

ИССЛЕДОВАНИЕ РЕАКЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА НА СНИЖЕНИЕ ФОСФОРНОЙ НАГРУЗКИ¹

© 2011 г. Л. А. Руховец*, Н. А. Петрова**, В. В. Меншуткин*, Г. П. Астраханцев*,
Т. Р. Минина*, В. Н. Полосков*, Т. Н. Петрова**, О. М. Сусарева**

*Санкт-Петербургский экономико-математический институт

Российской академии наук

191187 Санкт-Петербург, ул. Чайковского, 1

**Институт озероведения Российской академии наук

196199 Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, 9

Поступила в редакцию 01.02.2011 г.

Исследование трансформации экосистемы Ладожского оз. в 1996–2005 гг. показало, что снижение фосфорной нагрузки после 1995 г. не привело к снижению продуктивности экосистемы озера. Методами математического моделирования дано объяснение наблюдавшегося феномена. Тем самым подтверждена гипотеза лимнологов об ускорении внутриводоемного круговорота фосфора вследствие роста численности бактериопланктона и водных грибов. Вычислительные эксперименты показали, что недостающий для сохранения уровня продуктивности фитопланктона фосфор высвобождается дополнительно деструкторами (бактериопланктоном и водными грибами) из детрита и растворенного в воде органического вещества.

Ключевые слова: экосистема Ладожского оз., круговорот фосфора, бактериопланктон, водные грибы, антропогенное эвтрофирование, ассимиляционный потенциал, антропогенная нагрузка.

Ладожское оз. – крупнейшее в Европе, расположено между 59°54' и 61°47' с.ш., одно из самых северных среди великих озер мира. Значительные размеры Ладожского озера (площадь поверхности 18000 км²), полноводность (объем водного тела 908 км³, максимальная глубина 230 м), холодноводность и интенсивность перемешивания позволяли априори считать, что его не может постигнуть судьба Великих американских озер Эри и Онтарио, подвергшихся антропогенному эвтрофированию. Однако значительный рост поступления фосфора в Ладожское оз. (фосфорной нагрузки) с начала 1960-х гг. привел к началу 1980-х гг. олиготрофное прежде озеро в мезотрофное состояние. Здесь следует заметить, что для Ладожского оз. именно фосфор – основной фактор, регулирующий трансформацию его экосистемы [1, 7–9, 21].

Процесс антропогенного эвтрофирования существенно изменил основные фундаментальные соотношения в озере, привел к нарушению стабильности во всех звеньях озерной экосистемы вплоть до самых консервативных, таких как пул органического вещества в воде. Этапы этого процесса описаны в [1, 7–9, 21, 14, 18]. В этих работах на основе анализа данных наблюдений выявлены причинно-след-

ственные связи, получены обобщенные представления и количественные оценки процесса эвтрофирования. Так, были получены оценки внутриводоемных потоков фосфора, оценки вклада различных групп гидробионтов в регулирование обмена веществом и энергией в экосистеме, потоков вещества на границе вода–дно, вода–атмосфера и т.д.

В сравнительно недавних публикациях, посвященных анализу процесса антропогенного эвтрофирования Ладожского оз. [14, 18], весь процесс трансформации экосистемы Ладоги представлен как последовательность этапов, в течение которых трансформация экосистемы протекала по-разному. Эти различия этапов связаны, прежде всего, с изменениями внешних воздействий на водоем, из которых определяющий – изменение фосфорной нагрузки.

Этап трансформации экосистемы Ладожского оз. в 1996–2005 гг. в работах [14, 18] определяется как современный этап, который характеризуется, в частности, тем, что с 1996 по 2003 г. фосфорная нагрузка достигла столь низкого уровня, какой не наблюдался ни разу с конца 1960-х гг. Подчеркнем, что все фактические данные наблюдений за экосистемой Ладожского оз. почерпнуты авторами в уже упомянутых публикациях Института озероведения РАН и Института водных проблем Севера КарНЦ РАН.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 10-06-00380а).

Таблица 1. Средние за периоды фосфорная нагрузка, т Р_{общ}/год; концентрации общего/минерального фосфора, мкг Р/л; биомасса суммарного фитопланктона, мг/л, по данным Г.Ф. Расплетиной [8], Г.Ф. Расплетиной и О.М. Сусаревой [9], Н.А. Петровой и др. [14], В.А. Румянцева и В.Г. Драбковой [18]

Характеристики	1959–1962	1975–1983	1984–1995	1996–2005
Фосфорная нагрузка	2430	7100	6040	3580
Концентрации общего/минерального фосфора в воде озера	<10/3	25/11	20/8	16/4.5
Сырая биомасса суммарного фитопланктона средняя за летний период в приповерхностном слое 0–2 м	0.8	2.0–3.1	1.6	1.5

Интерес к современному этапу трансформации экосистемы озера в данной работе, как и в [14], связан с тем, что такие важные показатели как концентрации общего и минерального фосфора в воде озера стали близки к тем значениям, какие имели место в период олиготрофного статуса водоема в 1959–1962 гг. Однако состояние биоты, прежде всего фитопланктона, в последние годы рассматриваемого периода 1996–2005 гг. существенно отличается от ее состояния в 1959–1962 гг. Дело в том, что более низкая фосфорная нагрузка в 1996–2005 гг. и более низкие концентрации общего и минерального фосфора в воде озера позволяли ожидать, что и уровень развития фитопланктона станет сопоставимым с тем, что был в 1959–1962 гг. Фактически же оказалось, что изменение среднелетних значений биомассы в период 1996–2005 гг. практически находится в тех же пределах, что и ее изменения в предыдущий период 1984–1995 гг., когда фосфорная нагрузка была существенно больше. Объяснению этого явления как раз и посвящена работа [14]. Эта работа основана на анализе данных наблюдений за экосистемой Ладожского оз.

Одной из основных причин указанного явления Н.А. Петрова и ее соавторы [14] считают увеличение скорости внутриводоемного оборота фосфора. Соглашаясь в целом с аргументацией этого большого, обстоятельного исследования, нельзя не отметить, что доказательство справедливости предложенных интерпретаций и выводов не во всех частях подтверждено результатами прямых измерений. Это утверждение – не упрек в адрес исследователей. Дело в том, что основанные на данных наблюдений количественные оценки по многим причинам весьма приблизительные.

В этой связи исследование современного этапа трансформации экосистемы озера в 1996–2005 гг. с помощью методов математического моделирования представляется весьма полезным дополнением к исследованиям работ [14, 15].

В данной работе далее представлены вычислительные эксперименты по исследованию влияния скорости деструкции детрита и растворенного в воде органического вещества на функционирование экосистемы Ладожского оз. Эти эксперименты, как представляется авторам, смогли объяснить в рамках математической модели механизм внутренней пе-

рестройки функционирования экосистемы в 1996–2005 гг.

Здесь уместно отметить, что предлагаемое исследование трансформации экосистемы Ладожского оз. методами математического моделирования имеет самостоятельную ценность.

Часть результатов данной работы опубликована в 2010 г. [20].

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Основные этапы трансформации экосистемы Ладожского озера в процессе антропогенного эвтрофирования

Ладожское оз. до середины XX в. оставалось естественно-олиготрофным водоемом, в котором низкое содержание фосфора лимитировало развитие фитопланктона. До 1962 г. в озеро поступало с речным стоком, атмосферными осадками и со сточными водами не более 2430 т Р/год. На рис. 1 представлена динамика поступления фосфора в озеро в 1962–2005 гг. [6, 8, 9, 17]. Рост фосфорной нагрузки начался после 1962 г. Это стало результатом смелых сырьевых на Волховском алюминиевом заводе. К 1975 г. – началу цикла подробных исследований процесса антропогенного эвтрофирования Ладожского оз., начатого Институтом озероведения РАН, – поступление фосфора в озеро достигло 7500 т Р/год, т.е. выросло более чем в три раза [8].

Опираясь на работу [14] и многие другие упомянутые уже работы сотрудников Института озероведения РАН, можно выделить три этапа трансформации экосистемы Ладожского оз. в 1975–2005 гг. (табл. 1). Эта таблица получена путем элементарных расчетов на основе данных из указанных в таблице источников.

Для первого этапа трансформации экосистемы Ладожского оз. после 1974 г. – периода быстрого роста обеспеченности фосфором – наиболее значимыми были изменения видового состава доминантов основных биологических сообществ фитопланктона и бактериопланктона, определяющих продукционно-деструкционные процессы в экосистеме. К 1975 г. группа доминантов массовых видов водорослей фитопланктона значительно выросла за счет видов, преобладающих в богатых биогенами

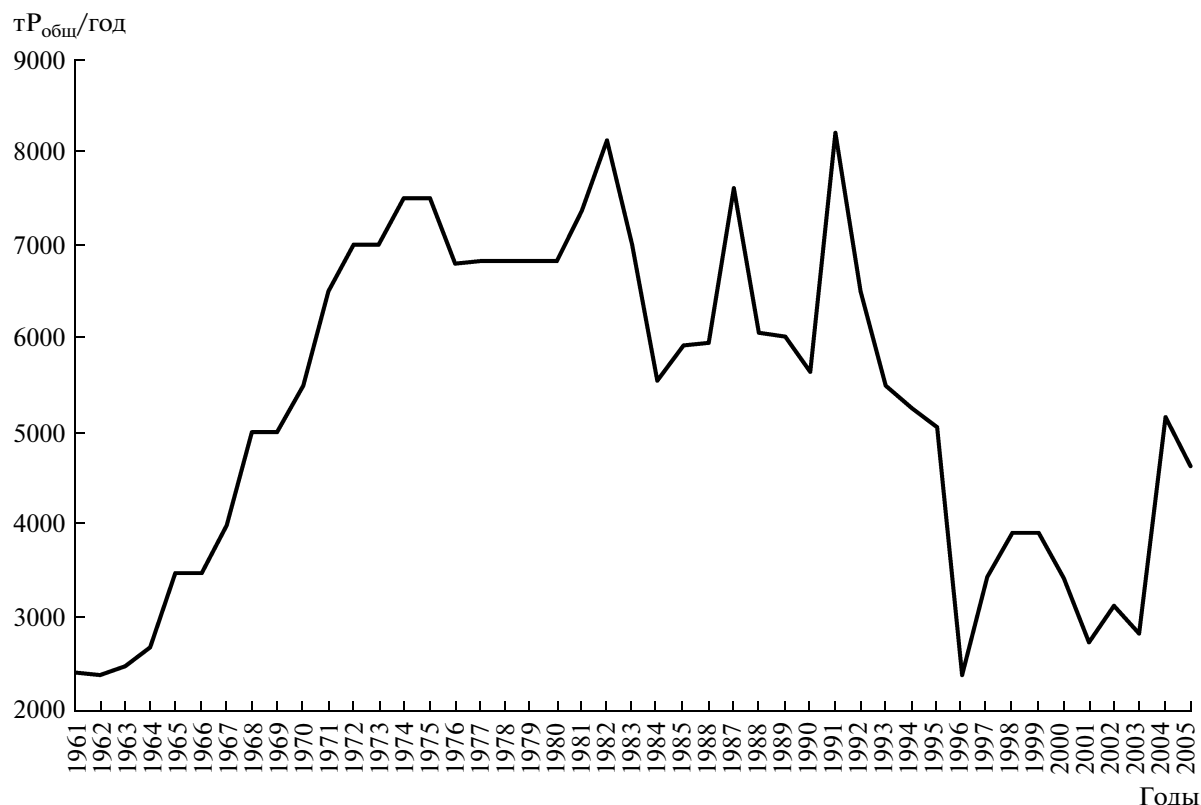


Рис. 1. Фосфорная нагрузка на Ладожское оз. в 1961–2005 гг. по данным [6, 8, 17].

эвтрофных озерах. Эти виды потребляют вдвое больше фосфора на единицу ассимилированного углерода, чем доминирующие виды олиготрофных озера. Именно это все послужило причиной кардинальной перестройки озерных процессов. В этот же период к 1982 г. возросло потребление фосфора бактериопланктоном. К концу рассматриваемого периода заметную роль в качестве деструкторов стали играть водные грибы. В результате выросла на порядок оборачиваемость фосфора во внутриозерном круговороте вещества по сравнению с олиготрофным периодом состояния озера до 1963 г. Таким образом, к началу 1980-х гг. Ладожское оз. из олиготрофного состояния перешло в развитое мезотрофное, что наиболее ярко проявлялось в наименее глубоководных частях на юге озера, в таких, например, как Волховская губа [8, 21]. Следует отметить, что в 1982 г. поступление фосфора в озеро достигло величины 8110 т $P_{общ}$ /год. В 1984 г. оно было существенно меньше – 5550 т $P_{общ}$ /год. Начиная со второй половины 1980-х гг. по инициативе А.Ф. Трешникова (Институт озераведения РАН) стали приниматься меры по снижению фосфорной нагрузки. Так, было принято постановление Совета Министров СССР о перепрофилировании Приозерского целлюлозно-бумажного комбината, и изменена технология производства на Волховском алюминиевом заводе.

После 1983 г. начался следующий этап перестройки экосистемных процессов в озере. В 1984–1995 гг. поступление фосфора в озеро снизилось и произошла очередная смена доминирующих видов: в фитопланктоне вновь стали преобладать массовые водоросли олиготрофного периода, потребляющие вдвое меньше фосфора на единицу ассимилированного углерода. Снизилась также общая продуктивность фитопланктона (табл. 1).

Не останавливаясь более на описании трансформации экосистемы Ладожского оз. в 1975–1995 гг., подробно рассмотренной в уже упоминавшихся работах, перейдем к сопоставлению состояния экосистемы Ладожского оз. к концу 1996–2005 гг. и в предыдущие периоды, опираясь на результаты работы [14], а также на работу [18].

Современный этап трансформации экосистемы Ладожского озера в сопоставлении с предыдущими этапами

Согласно данным наблюдений средняя для всего озера концентрация $P_{общ}$ в воде озера в 2003–2005 гг. не превосходила 14 мкг Р/л, концентрация неорганического фосфора $P_{мин}$ практически для всего периода 1996–2005 гг. для озера в целом не превосходила 4 мкг Р/л [14, 17]. При этом в летний период 1997–2003 гг., за исключением 1999 г., средняя по

эпилимниону концентрация $P_{\text{мин}}$ колебалась в пределах 1–3 мкг Р/л [14]. Состояние озера в олиготрофный период 1959–1962 гг. характеризовалось следующими показателями: концентрация $P_{\text{общ}}$ в среднем по озеру не превосходила 10, минерального – 3 мкг/л [1], средняя по эпилимниону (0–10 м) биомасса фитопланктона весной равнялась 0.7, летом – 0.07, осенью – 0.02 мг/л [1]. Таким образом, к 2005 г. концентрации общего и минерального фосфора в воде озера достигли практически тех же значений, что имели место в олиготрофный период состояния озера.

В работе [18] приводится информация для 1960–1962 гг.: средняя за летний период концентрация биомассы фитопланктона в слое 0–2 м равнялась 0.8 мг/л.

В [18] приводятся следующие данные о динамике среднелетних значений биомассы фитопланктона озера для 1960–2005 гг. в приповерхностном слое (0–2 м). Для этапа 1996–2005 гг. средняя за летний период величина биомассы фитопланктона меняется в пределах 1.1–1.7 мг/л, тогда как в 1960–1962 гг. средняя за летний период величина биомассы фитопланктона составляла 0.8 мг/л в приповерхностном слое (0–2 м).

Следует также отметить, что среднелетняя биомасса фитопланктона в приповерхностном слое озера (0–2 м) изменялась в 1996–2005 гг. примерно в тех же пределах, что и в 1984–1995 гг. Однако поступление фосфора в озеро в этот период составляло 6040 т $P_{\text{общ}}$ /год (табл. 1).

Кроме того, состояние экосистемы Ладожского оз. в 1996–2005 гг., а также в предыдущие 1984–1995 гг. существенно отличается от ее состояния в 1959–1962 гг. уровнем развития бактериопланктона. В работе [14] отмечается, что уровень развития бактериопланктона летом к 1976 г. вырос по сравнению с 1950-ми гг. в прибрежной зоне озера втрое, а в глубоководных зонах – вдвое. В последующие годы этот уровень менялся [14, 18], однако величина общей численности бактериопланктона в эпилимнионе в 1984–2005 гг. существенно выше, чем в 1977–1978 гг. [14], а деструкция бактериопланктона, тыс. т С, за летний период в объеме всего Ладожского оз. была одной из самых высоких [14]. Сравнивая уровень развития бактериопланктона в 1996–2005 гг. и 1984–1995 гг., следует отметить, что в целом численность бактериопланктона в оба эти периода оставалась существенно более высокой, чем до 1976 г. Наибольших значений эта численность достигала в 1981–1997 гг., а в начале второго этапа трансформации экосистемы озера и в конце современного этапа общая численность бактериопланктона находилась примерно на одинаковом уровне. Как уже отмечалось, к середине 1980-х гг. стала заметной роль водных грибов в деструкционных процессах [14]. Таким образом, рост численности бактериопланктона и развитие водных

грибов стали важным фактором перестройки экосистемы наряду со снижением фосфорной нагрузки, особенно на современном этапе трансформации экосистемы озера.

Подводя итоги проведенного сопоставления, следует отметить следующее:

снижение фосфорной нагрузки в 1996–2005 гг. до уровня, не превышающего в среднем величины 3580 т $P_{\text{общ}}$ /год, не привело к снижению среднелетних значений биомассы фитопланктона по сравнению с 1984–1995 гг., когда нагрузка была значительно выше – в среднем 6040 т $P_{\text{общ}}$ /год;

есть основания полагать, что поддержание уровня развития фитопланктона для современного этапа трансформации экосистемы озера (1996–2005 гг.) на уровне среднемесячных значений предыдущего этапа трансформации экосистемы (1984–1995 гг.) происходит за счет того, что выросла еще больше, чем в 1984–1995 гг., скорость деструкции органического вещества (иначе говоря, оборачиваемость фосфора во внутриозерном круговороте вещества) как реакция на существенное снижение концентраций в воде озера общего и неорганического фосфора;

можно также констатировать, что снижение к 2005 г. концентраций фосфора в воде до уровня, имевшего место в олиготрофный период, не привело к возвращению озера в олиготрофное состояние.

В следующей части данной работы с помощью методов математического моделирования будет проверена гипотеза о влиянии скорости деструкции органического вещества на функционирование экосистемы Ладожского оз. на современном этапе. Будут проведены вычислительные эксперименты для построения прогнозов функционирования экосистемы озера при снижении фосфорной нагрузки до уровня 2430 т $P_{\text{общ}}$ /год, имевшего место в олиготрофный период (1959–1962 гг.).

МОДЕЛИРОВАНИЕ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Модели экосистемы Ладожского озера

Первая модель экосистемы Ладожского оз. была создана в 1987 г. В.В. Меншуткиным и О.Н. Воробьевой [11] для исследования отклика экосистемы озера на изменение биогенной, прежде всего фосфорной нагрузки. Эта первая модель, несмотря на то, что она была реализована на весьма грубой сетке (на все озеро в модели использовалось 60 ячеек сетки при двух слоях по вертикали), обладала весьма важными достоинствами. В отличие от многих других моделей, в ней точно выполнялись законы сохранения массы биогенов (азота и фосфора) и массы воды. Кроме того, несмотря на использование всего шести переменных для описания состояния экосистемы озера, ее биотическая часть была сконструирована столь удачно, что с помощью этой

модели были получены результаты, адекватные имевшимся данным наблюдений.

В дальнейшем на базе биотической части модели [11] были созданы новые модели экосистемы Ладожского оз., с помощью которых были решены следующие задачи: получены оценки влияния погодных условий в вегетационный период на продуктивность экосистемы [22]; воспроизведена внутригодовая сезонная смена видов фитопланктона [26]; получена оценка влияния внутренней фосфорной нагрузки на функционирование экосистемы озера [3]; воспроизведена сукцессия фитопланктона (перестройка структуры фитопланктонного сообщества) в процессе антропогенного евтрофирования Ладожского оз. [3, 27]; исследована роль зообентоса в обмене фосфором на границе вода–дно [4]; оценены возможные изменения в экосистеме озера под влиянием возможных изменений климата вследствие глобального потепления [19].

Во всех новых моделях, созданных после 1998 г., использовалась гораздо более адекватная реальности гидротермодинамическая информация (скорости течений и температура воды) о круглогодичной циркуляции Ладожского оз. на существенно более подробных сетках по горизонтали и по вертикали [23]. В последних моделях использовались равномерные по горизонтали сетки с шагом 2.5 км при 30 слоях по вертикали [3]. Кроме того, для описания состояния экосистемы в моделях использовалось больше переменных. Во всех упомянутых моделях соблюдаются законы сохранения массы биогенов и массы воды. Необходимость выполнения законов сохранения для моделей экосистемы больших стратифицированных озер связана с тем, что время реакции этих озер на внешние воздействия кратно времени условного водообмена озера. Так, для Ладожского оз. это время равно 12 годам. Последнее обстоятельство требует, чтобы физическое время расчетов было не менее времени условного водообмена, так как задать начальное состояние экосистемы озера практически не представляется возможным. Проведение же расчетов на большие времена по моделям, для которых не выполняются законы сохранения, практически невозможно.

Модель сукцессии фитопланктона

Основной механизм трансформации экосистемы озера — сукцессия видового состава гидробионтов всех трофических уровней. Поскольку в Ладожском оз., в котором преобладает пелагиаль, основной продуцент — сообщество планктонных водорослей, занимающее в этой связи центральное место в экосистеме озера, то именно сукцессия фитопланктона интересовала исследователей в первую очередь [13]. По этой причине для воспроизведения круглогодичного функционирования экосистемы Ладожского оз. авторы использовали в этой работе созданную ими модель сукцессии фитопланктона [3, 27].

Модель сукцессии отличается от других моделей экосистемы Ладожского оз. тем, что в ней дано гораздо более подробное описание фитопланктонного сообщества. В этой модели состояние экосистемы в любой момент времени описывается трехмерными полями концентраций следующих субстанций: растворенного в воде минерального фосфора P_{\min} , мкг Р/л; девяти комплексов фитопланктона $Ph1$, $Ph2$, ..., $Ph9$, мг/л сырой биомассы; зоопланктона Z , мг/л сырой биомассы; детритного фосфора DP , мкг Р/л; растворенного в воде органического вещества DOP , мкг Р/л; растворенного в воде кислорода OX , мг ОХ/л. Комплексы фитопланктона названы по входящим в них доминантам, которые, как показано в [13, 24], дают от 55 до 95% первичной продукции комплекса. Четыре из этих комплексов являются диатомовыми с доминантами *Aulacosira islandica*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*, *Fragilaria crotonensis*. Желто-зеленые водоросли представлены одним комплексом с доминантом *Tribonema affine*. Еще четыре комплекса — это синезеленые с доминантами *Oscillatoria tenuis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Woronichinia naegeliana*.

В модели воспроизводятся следующие процессы: перенос субстанций течениями, турбулентная диффузия; оседание (детрита и растворенного в воде P_{\min} , сорбирующегося на взвесах); трансформация органических компонентов (фито- и зоопланктона, детрита и DOP), а также растворенных в воде P_{\min} и OX ; обмен кислородом на границе вода–атмосфера. Ввиду того, что фосфор — основной регулятор продуктивности экосистемы Ладоги, авторам удалось построить эту модель, как и несколько других моделей [3], в виде алгоритма внутриводоемного круговорота фосфора. В модели учитывается поступление фосфора со стоком втекающих рек, с осадками и из береговых источников. Воспроизводимые в модели процессы определяются изменяющимися во времени скоростями течений и температурой воды, поступлением фосфора и солнечной радиацией.

Как и во всех предыдущих моделях авторов, функционирование экосистемы в модели сукцессии описывается системой уравнений в частных производных. Подробно эта модель описана в статье [27] и в монографии [3]. Чтобы объяснить, какие изменения будут внесены в биотическую часть модели, приведем ее краткое описание.

Система уравнений модели имеет вид

$$\frac{\partial C}{\partial t} + u \frac{\partial C}{\partial x} + v \frac{\partial C}{\partial y} + (w - w_c) \frac{\partial C}{\partial z} = \frac{\partial}{\partial x} \left(v_x \frac{\partial C}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(v_y \frac{\partial C}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(v_z \frac{\partial C}{\partial z} \right) + L_c, \quad (1)-(14)$$

$$C = Ph1, Ph2, \dots, Ph9, Z, DP, P, DOP, OX.$$

Здесь L_C – нелинейные операторы, описывающие процессы биохимической трансформации субстанций; (u, v, w) – проекции вектора скорости течения воды, являющиеся функциями от переменных x, y, z, t ; $0, 0, -w_c$ – скорость оседания субстанций ($w_c > 0$); v_x, v_y, v_z – коэффициенты турбулентной диффузии субстанций.

В уравнениях (1) – (9)

$$L_{PhJ} \equiv -m_p [PhJ] PhJ + Prod[PhJ] - E_p [PhJ], \quad J = 1, 2, \dots, 9, \quad (15)-(23)$$

где $m_p [PhJ] PhJ$ – скорость отмирания комплекса фитопланктона PhJ , $m_p [PhJ]$ – коэффициент смертности для комплекса PhJ ; член $Prod[PhJ]$ – первичная продукция комплекса PhJ , понимаемая как скорость прироста биомассы; $E_p [PhJ]$ – скорость выедания фитопланктона зоопланктоном для каждого комплекса PhJ .

В уравнении (10) для зоопланктона

$$L_Z \equiv -m_Z Z + UCon - Z_R, \quad (24)$$

где $m_Z Z$ – скорость отмирания зоопланктона; m_Z – коэффициент смертности зоопланктона; $UCon$ – скорость прироста биомассы зоопланктона; U – коэффициент усвоения пищи зоопланктоном; Z_R – скорость выделения зоопланктоном минеральных форм фосфора в процессе метаболизма, величина, пропорциональная тратам на обмен [5].

Запасы детрита в модели пополняются за счет отмирания фито- и зоопланктона, а также неусвоенной пищи, что отражено в конструкции члена

$$Des \equiv \sum_{J=1}^9 m_p [PhJ] PhJ + m_Z Z + (1 - U) Con - E_D, \quad (25)$$

где E_D – скорость выедания детрита зоопланктоном. Член Des входит в состав L_{DP} в уравнении (11) для детрита DP

$$L_{DP} \equiv k_p Des - R_{DP} - R_{DOP}, \quad (26)$$

где R_{DP} и R_{DOP} – члены, характеризующие скорость перехода в растворенные минеральный и органический виды фосфора соответственно при разложении детрита. Все члены уравнения (26) измеряются в мкг P/л в единицу времени.

В модели предполагается, что элементарный состав биомассы фито- и зоопланктона таков, что в биомассе выполняются соотношения C:N:P = 40:10:1 (так называемые стехиометрические соотношения) [3, 11]. При этом считается, что в 1 мг сырой биомассы планктона содержится 2.5 мкг фосфора, 25 мкг азота и 100 мкг углерода. В этом случае для определения количеств фосфора, азота и углерода в биомассе могут быть введены коэффициенты $k_P = 2.5$ мкг P/мг сырой биомассы, $k_N = 25$ мкг N/мг сырой биомассы, $k_C = 100$ мкг C/мг сырой биомассы.

В описываемой модели используется только коэффициент k_p .

В уравнении (12) для растворенного в воде минерального фосфора

$$L_P \equiv -k_p \sum_{J=1}^9 Prod[PhJ] + k_p Z_R + R_{DP} + TR_{DOP}, \quad (27)$$

где не пояснен только член TR_{DOP} , характеризующий скорость перехода (деструкции) растворенного в воде органического вещества в растворенный в воде минеральный фосфор.

Для растворенного в воде органического фосфора в уравнении (13)

$$L_{DOP} \equiv R_{DOP} - TR_{DOP}. \quad (28)$$

Наконец, в уравнении (14) для растворенного в воде кислорода O_X

$$L_{O_X} \equiv h_A k_p \sum_{J=1}^9 Prod[PhJ] - h_Z k_p Z_R - h_{DP} R_{DP} - h_{DOP}^R D_{DOP} - h_{DOP}^{TR} TR_{DOP}. \quad (29)$$

В уравнении (14), где L_{O_X} задается равенством (29), изменение концентрации кислорода определяется выделением кислорода при фотосинтезе, и его потреблением в процессах окисления [3].

Для сформулированной математической модели были созданы дискретная модель и вычислительный алгоритм ее компьютерной реализации [3, 27].

Верификация и использование модели сукцессии

Модель сукцессии была верифицирована в [3, 27] по данным наблюдений за Ладожским оз. в 1984–1990 гг. [8]. Одна из важнейших характеристик адекватности модели – близость распределения фосфора по акватории, полученного в процессе моделирования, к данным наблюдений. Для фиксированной фосфорной нагрузки 6100 т P/год, средней за 1984–1990 гг., в условиях круглогодичной климатической циркуляции были проведены расчеты по воспроизведению круглогодичного функционирования экосистемы озера. Вычислительный эксперимент состоял в построении периодического решения созданной дискретной модели. В табл. 2 представлены концентрации общего фосфора $P_{общ}$ по зонам озера, для которых собирались данные наблюдений в [8]. Зонирование озера взято из [8]: I зона – прибрежная, с глубинами не более 15 м; II зона – с глубинами от 15 до 52 м; III зона – от 52 до 89 м; IV зона – с глубинами более 89 м. Сравнение результатов моделирования с результатами осреднения данных наблюдений показывает их близость. Более подробно результаты верификации модели сукцессии представлены в [3, 27].

С помощью модели сукцессии [27] воспроизведен процесс антропогенного евтрофирования Ла-

Таблица 2. Средние концентрации $P_{\text{общ}}$, мкг P/л, по зонам Ладожского оз. 1 – средние за 1984–1990 гг., рассчитанные по данным наблюдений; 2 – результаты моделирования при нагрузке 6100 т $P_{\text{общ}}$ /год

Зона	Весна: май–июнь		Лето: июль–август		Осень: сентябрь–октябрь	
	1	2	1	2	1	2
I	30	32.2	33	27.0	30	25.5
II	24	24.8	23	23.4	24	22.4
III	20	22.0	21	22.5	21	22.1
IV	20	20.6	21	21.3	21	22.1

дожского оз. [25] в 1962–2005 гг. В этом компьютерном эксперименте была воспроизведена перестройка структуры фитопланктонного сообщества (сукцессия) в процессе изменения фосфорной нагрузки на водоем согласно рис. 1. Кроме того, эта модель использовалась для оценки возможных изменений в экосистеме озера в XXI в. под влиянием антропогенных и климатических факторов [19].

По результатам расчетов для 1962–2000 гг. были определены годовые объемы выноса фосфора из озера р. Невой. В табл. 3 полученные величины сопоставлены с данными наблюдений о выносе фосфора из озера [6, 8, 9]. Погрешность составляет не более 15% данных наблюдений. Исключение составляет только 1992–1995 гг., когда погрешность достигает 25%.

На рис. 2 представлено распределение биомассы суммарного фитопланктона в эпилимнионе, полученное в вычислительном эксперименте, и распределение по поверхности водоема Хл «а». Достаточно очевидно, что эти распределения весьма схожи.

Материалы табл. 2, 3 и рис. 2, а также публикаций [3, 25, 27] показывают, что модель сукцессии фитопланктона адекватно воспроизводит функционирование экосистемы Ладожского оз., по крайней мере, до начала 1990-х гг.

Однако, как оказалось, результаты моделирования с помощью модели сукцессии 1996–2005 гг. не адекватны ситуации в озере. Чтобы пояснить это, рассмотрим рис. 3а. Как представлено на рис. 3а, максимальные значения суммарной биомассы фитопланктона в эпилимнионе (около 2 мг/л) в 2000 и 2005 гг. на 20% меньше, чем соответствующие максимальные значения в 1990 г. Еще более значим в этом отношении рис. 3б. Если сопоставить его с

рис. 1, представляется вполне очевидным, что динамика среднегодовых значений суммарной биомассы фитопланктона для 1962–2005 гг. весьма заметно коррелирует с динамикой годовых значений фосфорной нагрузки на водоем, т.е. снижению фосфорной нагрузки после 1995 г. соответствует тенденция снижения продуктивности фитопланктона. Таким образом, оказывается, что результаты моделирования периода 1996–2005 гг. не соответствуют данным в табл. 1, построенной по данным наблюдений из [14, 18].

Выявленное несоответствие модели современному этапу трансформации экосистемы Ладожского оз. требует модернизации модели. Предварительно представляется уместным сделать ряд общих замечаний.

Общие замечания

При создании математических моделей обычно используются данные и знания о моделируемых объектах, процессах или явлениях, имеющиеся на момент создания моделей, т.е. из прошлого и настоящего. Это, несомненно, следует учитывать при прогнозировании. То, что связано с изменениями внешних воздействий и что не меняет структуру модели, зачастую воспроизводится адекватно. Однако изменения в структуре модели или возникновение взаимодействий неизвестных при создании модели может приводить к неадекватности результатов моделирования реальности. Модель сукцессии фитопланктона создавалась в конце 1990-х гг., когда данные об изменениях роли бактериопланктона и водных грибов в экосистеме еще не были известны авторам, так как они не были представлены в публикациях.

При обсуждении результатов моделирования или самих моделей очень часто создателям моделей предъявляются претензии по поводу того, что в модели не учтены те или иные аспекты процессов или явлений. Авторам представляется, что наиболее значимый аргумент – суждение о том, что модель непременно должна быть существенно проще изучаемого процесса или явления, иначе возникает сопоставимая по сложности задача исследования самой модели. Очевидно, что успехи моделирования существенно зависят от способностей создателей модели понять и оценить самые главные черты и характеристики, которые следует учитывать.

Модели экосистем, в отличие от моделей неживой природы, хотя и используют в качестве языка

Таблица 3. Вынос фосфора Невой, т P/год

Годы	1959–1962	1976–1979	1981	1982	1984	1985	1986	1987	1988	1992–1995	1996–2000
Данные	740	2040	2140	2940	2170	2460	2530	2840	2340	1620	1320
Модель	850	2300	2350	2480	2320	2210	2180	2280	2290	2045	1520

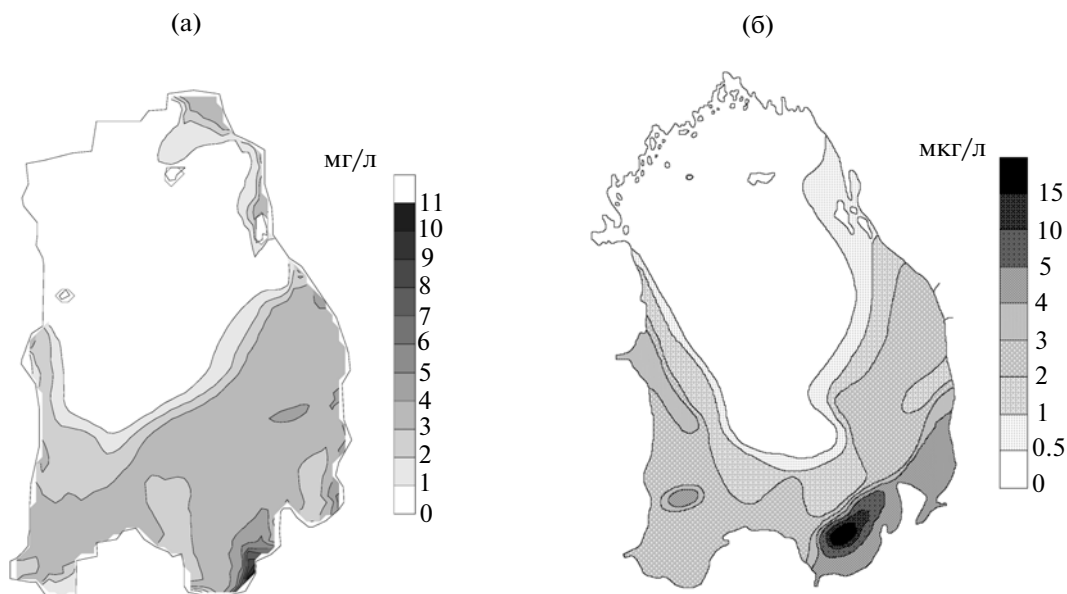


Рис. 2. Распределения биомассы суммарного фитопланктона в эпилимнионе, мг/л, 01.06.1982 г. (результаты моделирования) (а), Хл “а” (июньские съемки, 1982 г.) (б).

описания дифференциальные уравнения, они не основаны на физических законах (в части трансформации субстанций) и не основаны на уравнениях химических реакций, поскольку трансформации в моделях экосистем рассматриваются на макроуровне. Эти трансформации (практически все) весьма сложны, и многие из них не до конца изучены [3, 10]. Основу уравнений в экологических моделях, в частности, в моделях водных экосистем составляют различные эмпирические закономерности, установленные в процессе изучения и обработки результатов наблюдений. Эти уравнения содержат в изобилии эмпирические зависимости и коэффициенты. Фундаментальной и бесспорной основой этих уравнений служат законы сохранения (изменения) массы вещества. Точное выполнение законов сохранения массы вещества в дискретных моделях — важный фактор контроля за адекватностью дискретной реализации моделей.

Перечисленные ограничения возможностей создания и применения моделей не отрицают необходимости и важности математического моделирования экосистем как инструмента исследований.

МОДЕЛИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННОГО ЭТАПА ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Модернизация модели сукцессии фитопланктона

Согласно работе [14] изменилась роль бактериопланктона и грибов в функционировании экосистемы. Рост численности деструкторов, коими являются бактерии и грибы, привел к ускорению

внутриводоемного круговорота фосфора. Таким образом, можно принять гипотезу, что за счет увеличения скорости обращения фосфора возможно поддержание продуктивности фитопланктона на более высоком уровне, чем при меньшей скорости обращения фосфора при той же самой фосфорной нагрузке.

Чтобы учесть отмеченные изменения в экосистеме озера, в модель сукцессии фитопланктона внесены изменения в уравнения, учитывающие деструкцию детрита и растворенного в воде органического вещества. Поскольку в модели сукцессии отсутствуют бактериопланктон и водные грибы [3, 27], деструкция учитывается с помощью членов R_{DP} и TR_{DOP} , входящих в уравнения (11) и (13) в составе L_{DP} и L_{DOP} соответственно. Конкретно, конструкция членов R_{DP} и TR_{DOP} представлена в [3]. Так,

$$R_{DP} = DPf(T, T_{min}^{DP}, T_{max}^{DP}, R_{DP}^{min}, R_{DP}^{max}), \quad (30)$$

$$TR_{DOP} = \theta DOP, \quad (31)$$

где f — кусочно-линейная функция, заданная формулой [3]

$$f(x, x_1, x_2, y_1, y_2) = \begin{cases} y_1, & \text{при } x < x_1 \\ y_1 + \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1}(x - x_1), & \text{при } x_1 \leq x \leq x_2 \\ y_2, & \text{при } x > x_2 \end{cases}$$

Конкретные значения всех параметров, использованных для определения R_{DP} и TR_{DOP} , приведе-

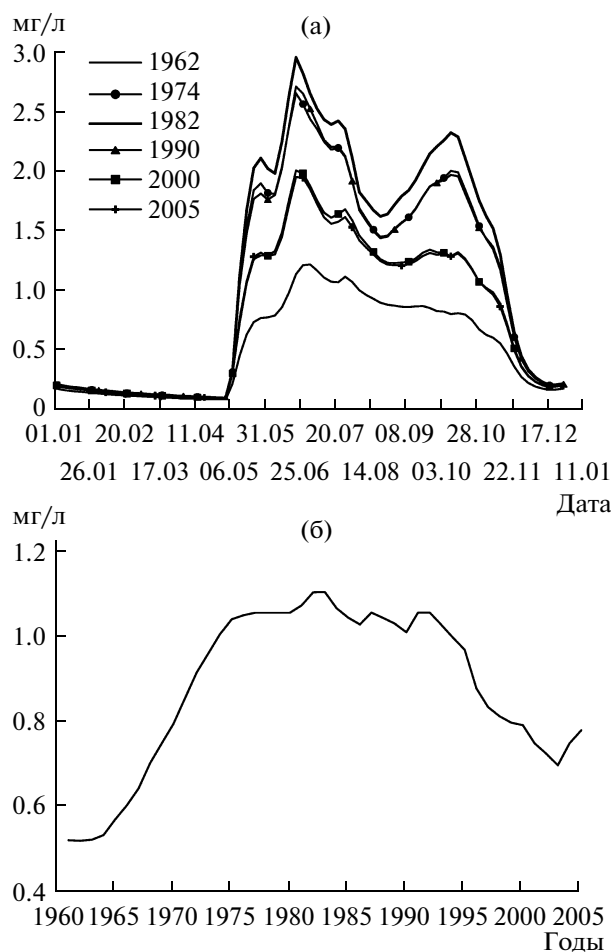


Рис. 3. Годовая динамика суммарной биомассы фитопланктона в эпилимнионе (результаты моделирования) (а), динамика среднегодовых значений биомассы суммарного фитопланктона (результаты моделирования) (б).

ны в [3]. Приведем сделанные авторами изменения. Старые значения параметров

$$T_{\min}^{DP} = 5^{\circ}\text{C}, \quad R_{DP}^{\min} = 0.05 \text{ 1/сут},$$

$$T_{\max}^{DP} = 15^{\circ}\text{C}, \quad R_{DP}^{\max} = 0.21 \text{ 1/сут}.$$

Изменены только R_{DP}^{\min} и R_{DP}^{\max}

$$R_{DP}^{\min} = 0.1 \text{ 1/сут}, \quad R_{DP}^{\max} = 0.4 \text{ 1/сут}.$$

Изменен также коэффициент θ в (31): $\theta = 0.01 \text{ 1/сут}$ – “старое” значение, $\theta = 0.1 \text{ 1/сут}$ – “новое” значение.

Возникает вопрос – каким образом были выбраны новые значения этих коэффициентов? К сожалению, получить оценку скорости деструкции количественно на основе данных наблюдений весьма проблематично. Поэтому авторы подобрали эти подходящие значения параметров в ходе вычислительных экспериментов.

Представим результаты проведенных вычислительных экспериментов с “новым” и “старым” блоками воспроизведения в модели процесса деструкции детрита DP и растворенного в воде органического вещества DOP.

Основные вычислительные эксперименты

В ходе исследования процесса антропогенного евтрофирования Ладожского оз. сотрудниками Института озераведения РАН была поставлена задача об определении уровня допустимой биогенной, прежде всего фосфорной, нагрузки. Было показано [16], что нагрузка на уровне 4000 т $P_{\text{общ}}/\text{год}$ может быть принята за допустимую. В работе [11] с помощью уже упоминавшейся модели было показано, что при нагрузке, равной 4000 т $P_{\text{общ}}/\text{год}$, Ладожское оз. сохраняется в слабо мезотрофном состоянии. В этой связи нагрузка на уровне 4000 т $P/\text{год}$ была определена как приемлемая. В последующих работах [22, 26, 27] эти результаты были подтверждены.

Напомним, что в 1996–2005 гг. средняя фосфорная нагрузка не превышала 4000 т $P/\text{год}$ (рис. 1). Однако уровень развития суммарного фитопланктона, согласно табл. 1, как уже отмечалось, не снизился по сравнению с 1984–1995 гг. В этой связи при фосфорной нагрузке 4000 т $P/\text{год}$ были проведены расчеты по воспроизведению функционирования экосистемы озера с помощью модели с “новым” и “старым” блоками деструкции. Расчеты проводились на срок не менее 15 лет для получения периодического решения дискретной модели. В качестве начальных значений трехмерных полей концентрации всех 14 переменных модели были взяты данные о состоянии экосистемы озера в 2000 г., полученные в ходе вычислительного эксперимента по воспроизведению функционирования экосистемы озера в 1962–2000 гг. при изменяющейся фосфорной нагрузке (рис. 1) в условиях климатической циркуляции [3].

Кроме того, были проведены аналогичные расчеты с помощью модели с “новым” и “старым” блоками деструкции на такой же срок 15 лет от того же самого начального состояния экосистемы озера при фиксированной нагрузке 2430 т $P_{\text{общ}}/\text{год}$ в условиях климатической циркуляции. Цель этого эксперимента – ответить на вопрос: что будет, если фосфорная нагрузка снизится до уровня, имевшего место до 1962 г.

Результаты проведенных расчетов представлены на рис. 4а, где показана годовая динамика биомассы суммарного фитопланктона в эпилимнионе на 2015 г. для всех четырех вариантов расчетов: сплошные кривые соответствуют нагрузке в 4000, пунктирные кривые – 2430 т $P_{\text{общ}}/\text{год}$. При этом кривые с точками соответствуют модели с “новым” блоком деструкции.

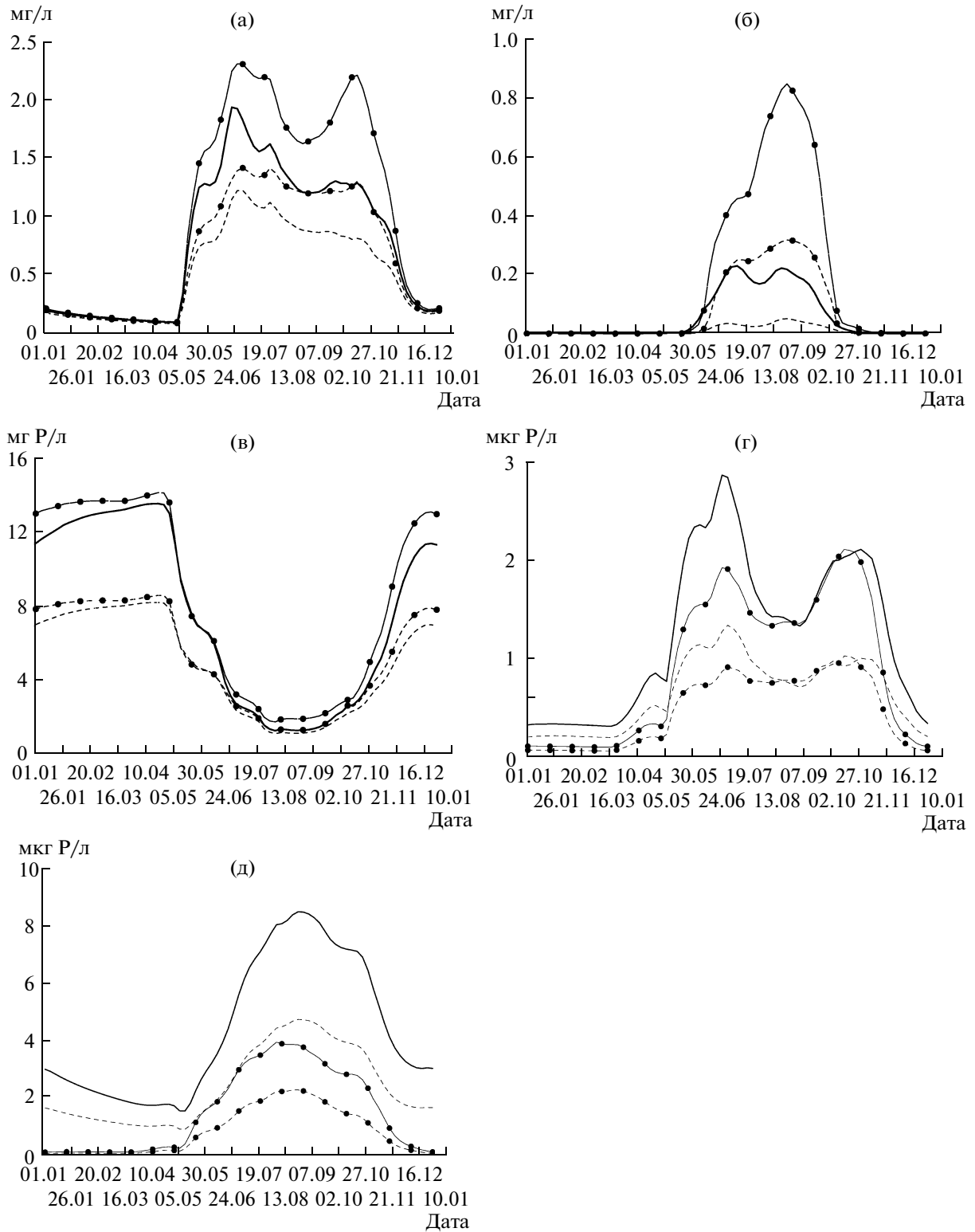


Рис. 4. Годовое изменение в эпилимнионе в 2015 г. (результаты моделирования): суммарной биомассы фитопланктона (а), биомассы зоопланктона (б), концентрации минерального фосфора (в), детрита (г) и DOP (д). Сплошные кривые соответствуют нагрузке в 4000, штриховые – 2430 т Р_{общ}/год; кривые с точками получены в расчетах с “новым” блоком деструкции.

Таблица 4. Общий фосфор, мкг $P_{\text{общ}}/\text{л}$, по зонам Ладожского оз. в 2015 г. (результаты моделирования 2000–2015 гг. с постоянной нагрузкой)

Зона	Параметры деструкции					
	старые	новые	старые	новые	старые	новые
	весна		лето		осень	
	4000 т Р/год					
I	20.9	19.6	16.9	15.5	15.9	14.4
II	16.2	14.8	15.3	13.9	14.5	13.0
III	14.5	13.0	14.8	13.4	14.6	13.2
IV	13.6	12.0	14.1	12.6	14.7	13.2
	2430 т Р/год					
I	12.7	12.0	10.3	9.5	9.7	8.9
II	9.9	9.1	9.4	8.5	8.9	8.0
III	8.9	8.0	9.1	8.2	9.0	8.1
IV	8.3	7.4	8.6	7.8	9.0	8.2

Отметим, что максимальные значения биомассы фитопланктона, соответствующие расчету с “новым” блоком деструкции при нагрузке 4000 т Р/год, мажорируют максимальные значения такого же расчета при той же нагрузке со старым блоком деструкции: они больше примерно на 15%. Более того, максимальные значения биомассы в расчете с “новым” блоком деструкции приближаются к максимальным значениям биомассы на рис. 3а, соответствующим 1990 г., когда фосфорная нагрузка была существенно выше (6000 т Р/год) (рис. 1).

Рассмотрим результаты расчетов при нагрузке 2430 т Р_{общ}/год. Здесь максимальные значения биомассы в эпилимнионе в расчетах с “новым” блоком на 20% больше, чем в соответствующих расчетах со “старым” блоком.

В табл. 4 представлены распределения общего фосфора по акватории на 2015 г. при нагрузке 4000 и 2430 т Р_{общ}/год. Результаты расчетов с “новым” и “старым” блоками деструкции отличаются между собой в табл. 4 незначительно. Здесь важно отметить, что концентрации общего фосфора к 2015 г. при нагрузке 2430 т Р/год практически те же, что были в 1962 г. Однако, как уже было отмечено, значения биомассы фитопланктона в расчетах на рис. 4а с “новым” блоком деструкции на переходе от лета к осени достигают значений биомассы, имеющих место при нагрузке 4000 т Р_{общ}/год при расчетах со “старым” блоком деструкции.

Таким образом, приведенное обсуждение результатов расчетов на рис. 4а позволяет сделать вы-

вод, что при использовании “нового” блока деструкции в рамках модели удастся воспроизвести явление, отмеченное в работе [14]: при снижении фосфорной нагрузки в 1996–2005 гг. продуктивность фитопланктона озера сохраняется приблизительно на уровне предыдущего периода трансформации экосистемы.

Поясним, каков же механизм этого явления. Результаты расчетов годовой динамики осреднённых по эпилимниону концентраций минерального фосфора P_{min} , биомассы зоопланктона Z и особенно – детрита DP (фосфора в детрите) и растворенного в воде органического вещества DOP (фосфора в DOP), представленные на рис. 4, позволяют определить, откуда берется недостающий фосфор для поддержания продуктивности фитопланктона. Анализ рис. 4в, 4д показывает, что в расчетах с “новым” блоком деструкции происходит “перераспределение” фосфора за счет деструкции DP и DOP : значения суммарной биомассы фитопланктона и зоопланктона выросли, а значения концентраций детрита и растворенного в воде органического вещества уменьшились (рис. 4). При этом DOP – наиболее консервативная фракция в воде озера, включающая фосфор гуминовых комплексов. Здесь уместно подчеркнуть, что результаты моделирования подтверждают заключение работы [14] о вовлечении во внутриозерный круговорот значительной части растворенного в воде органического вещества DOP .

ВЫВОДЫ

Основной результат проведенных вычислительных экспериментов состоит в том, что в расчетах с «новым» блоком деструкции биомасса суммарного фитопланктона выше, чем в расчетах со «старым» блоком деструкции. Тем самым в вычислительных экспериментах выявлен механизм изучаемого явления: поддержание продуктивности фитопланктона при снижении фосфорной нагрузки происходит за счет перераспределения потоков фосфора внутри экосистемы. Дополнительное количество $R_{\text{мин}}$ высвобождается за счет «ускорения» деструкции растворенного в воде DOP и DP .

Достоверность проведенных вычислительных экспериментов можно было бы поставить под сомнение, если бы в дискретной модели не выполнялся точно закон сохранения (изменения) для общего фосфора. Наличие у дискретной модели такого фундаментального свойства гарантирует то, что общее количество используемого фосфора определяется только обменом через границы водоема и тем, что внутри водного тела нет ложных источников и стоков вещества.

Наконец, авторы считают, что исследования трансформации экосистемы Ладожского оз. должны быть продолжены. Было бы важно сделать следующий шаг: создать модель, в которой деструкторы были бы представлены явно, а не путем параметризации. Авторы надеются продолжить свои исследования.

Авторы выражают глубокую благодарность Г.Ф. Расплетиной и другим сотрудникам Института озероведения РАН за консультации и предоставление данных новейших исследований Ладожского оз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. 304 с.
2. Астраханцев Г.П., Менишуткин В.В., Петрова Н.А. и др. Моделирование зоопланктона в составе комплексной модели экосистемы Ладожского озера // Моделирование экосистемы Ладожского озера. СПб.: Санкт-Петербургский экономико-математический ин-т РАН, 1998. С. 10–28.
3. Астраханцев Г.П., Менишуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер / Под ред. Руховца Л.А. СПб.: Наука, 2003. 363 с.
4. Астраханцев Г.П., Минина Т.Р., Петрова Н.А. и др. Моделирование зообентоса Ладожского озера и исследование его роли в обмене фосфором на границе вода-дно // Вод. ресурсы. 2003. Т. 30. № 2. С. 232–244.
5. Гутельмахер Б.Л. Функциональные связи между фито- и зоопланктоном и роль планктонных ракообразных в круговороте фосфора // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. С. 261–272.
6. Кондратьев С.А., Ефремова Л.В., Расплетина Г.Ф. и др. Оценка внешней нагрузки на Ладожское озеро // Экологическая химия. 1997. Т. 6. № 2. С. 73–84.
7. Ладожское озеро / Под ред. Филатова Н.Н. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 489 с.
8. Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы / Под ред. Петровой Н.А., Тержевика А.Ю. СПб.: Наука, 1992. 326 с.
9. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее / Под ред. Румянцева В.А., Дробковой В.Г. СПб.: Наука, 2002. 327 с.
10. Менишуткин В.В. Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. 160 с.
11. Менишуткин В.В., Воробьева О.Н. Модель экосистемы Ладожского озера // Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А., Расплетиной Г.Ф. Л.: Наука, 1987. С. 187–200.
12. Невская губа – опыт моделирования / Под ред. Менишуткина В.В. СПб.: Vorey Print, 1997. 375 с.
13. Петрова Н.А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990. 200 с.
14. Петрова Н.А., Иофина И.В., Капустина Л.Л. и др. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера (этапы трансформации экосистемы, 1975–2004 гг.) // Экологическая химия. 2005. Т. 14. № 4. С. 209–234.
15. Петрова Н.А., Петрова Т.Н., Сусарева О.М., Иофина И.В. Особенности эволюции большого стратифицированного озера гумидной зоны под влиянием антропогенного эвтрофирования (Ладожское озеро, 1975–2007) // Вод. ресурсы. 2010. Т. 37. № 5. С. 580–589.
16. Расплетина Г.Ф., Гусаков Б.Л. Применение прямого и косвенного методов для расчета биогенной нагрузки и концентрации веществ в воде Ладожского озера // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А. Л.: Наука, 1982. С. 222–242.
17. Расплетина Г.Ф., Сусарева О.М. Физико-географическая и экономико-географическая характеристика водосборного бассейна Ладожского озера // Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов. СПб.: ИНОЗ РАН, 2006. С. 6–11.
18. Румянцев В.А., Дробкова В.Г. Экологическая диагностика состояния Ладожского озера // Водные ресурсы Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 110–126.
19. Руховец Л.А., Астраханцев Г.П., Минина Т.Р. и др. Оценка возможных изменений в экосистеме Ладожского озера в 21 веке под влиянием антропогенных и климатических факторов // Вод. ресурсы. 2006. Т. 33. № 3. С. 367–382.
20. Руховец Л.А., Петрова Н.А., Менишуткин В.В. и др. Моделирование трансформации экосистемы Ладожского озера при снижении фосфорной нагрузки // Докл. РАН. 2010. Т. 434. № 5. С. 684–687.
21. Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Под ред. Петровой Н.А., Расплетиной Г.Ф. Л.: Наука, 1987. 244 с.

22. *Astrakhantsev G.P., Egorova N.B., Menshutkin V.V. et al.* Mathematical model for the ecosystem response of Lake Ladoga to phosphorus loading // *Hydrobiologia*. 1996. V. 322. 153–157.
23. *Astrakhantsev G.P., Poloskov V.N., Rukhovets L.A.* Numerical model of the Lake Ladoga: model of the climatic circulation and ecosystem model // *Proc. of Work-Shop in Helsinki*. Joensuu: Univ. of Joensuu, 1998. P. 80–97.
24. *Gutelmacher B.L., Petrova N.A.* Phosphorus and carbon assimilation of the individual species of algae in Ladoga Lake // *Rev. gesamt. Nydrobiol.* 1982. V. 67. P. 837–844.
25. *Ladoga and Onego Great European Lakes: Observation and Modelling* / Eds. Rukhovets L., Filatov N. Chichester: Springer-Praxis Publishing, 2010. 320 p.
26. *Menshutkin V.V., Astrakhantsev G.P., Yegorova N.B. et al.* Mathematical modelling the evolution and current conditions of Ladoga Lake ecosystem // *Ecol. Modelling*. 1998. V. 107. № 1. P. 1–24.
27. *Rukhovets L.A., Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V. et al.* Development of Lake Ladoga Ecosystem Models: Modelling of the Phytoplankton Succession in the Eutrophication Process // *Ecol. Modelling*. 2003. V. 165. № 1. P. 49–77.