

УДК 639.3.001.57

ОБЪЕДИНЕННАЯ БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ИЗМЕНЕНИЯ БИОМАССЫ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *RUDITAPES PHILIPPINARUM* И ФИЗИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭСТУАРИЯ АККЕСИ (О. ХОККАЙДО, СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯПОНИЯ)

А. С. Красненко*, Ю. Ю. Никонов**, М. Касиваи***, М. Дж. Киси****



*Сотрудник, ООО «Икаруга»

Япония, 249-0006, префектура Канагава, г. Дзуси, квартал Дзуси 4-3-36
Тел.: +81-46-873-5610

**Руководитель секции информационных технологий, Сахалинское метеоагентство
Россия, 693000, г. Южно-Сахалинск, ул. Западная, 78
Тел.: (4242) 423-692

***Профессор, Токийский сельскохозяйственный университет

Япония, 099-2493, префектура Хоккайдо, г. Абасири, квартал Ясака, 196
Тел.: +81-152-48-3912. Факс: +81-152-48-3914

E-mail: m3kashiw@bioindustry.nodai.ac.jp

**** Профессор, Аспирантура Университета Хоккайдо

Япония, 060-0810, префектура Хоккайдо, г. Саппоро, район Кита-ку, N10 W5
Тел.: +81-138-43-5015

МОЛЛЮСК РУДИТАПЕС, МОДЕЛЬ ЭКОСИСТЕМЫ, МОРСКАЯ ТРАВА ЗОСТЕРА, УСТРИЦЫ

Простая биоэнергетическая модель роста биомассы двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* (рудитапес, или морской петушок) совмещена с экологической моделью низкого трофического уровня для эстуарной экосистемы Аккеси, в которой рудитапес обитает естественным образом и частично культивируется искусственно местным рыбопромышленным кооперативом. Модель также включает в себя такие процессы как рост биомассы культивируемых японских устриц (*Crassostrea gigas*), потребление и отдачу биогенов морской травой зостера (*Zostera marina* L.) и изменение концентрации диатомовых в придонном слое. Экологическая модель совмещена с трехмерной гидродинамической Принстонской Океанической Моделью (POM — Princeton Ocean Model), которая была адаптирована к океанологическим, метеорологическим и географическим условиям эстуарной системы Аккеси. Модель экосистемы построена на основе учета потоков биогенных элементов — фосфора и азота, которые потребляются компонентами экосистемы и частично возвращаются в водную среду посредством физиологических процессов. Физическое перераспределение элементов в морской экосистеме Аккеси имитировалось Принстонской Океанической Моделью. Результаты имитационных экспериментов показали, что пространственные различия роста биомассы рудитапеса находятся в зависимости от обеспеченности питанием мест дислокации разных частей его популяции внутри эстуария. Анализ потока биогенов в придонном слое и баланса пищевых компонентов позволил установить различие концентрации элементов питания моллюска в разных частях эстуария. Имитационные эксперименты включали в себя также сценарий поиска наиболее оптимальной для роста плотности распределения рудитапеса, в зависимости от дислокации разных частей популяции в озере.

BIO-ENERGETIC MODEL OF MANILA CLAM *RUDITAPES PHILIPPINARUM* BIOMASS CHANGES COUPLED WITH PHYSICAL-ECOLOGICAL MODEL IN AKKESHI ESTUARY, HOKKAIDO, NORTHEAST JAPAN

A. S. Krasnenko*, Yu. Y. Nikonov**, M. Kishivai***, M. J. Kishi****

*Researcher, Ikaruga Inc.

Japan, 249-0006, Prefecture Kanagawa, Zushi-shi, Zushi 4-3-36,
Phone/fax.: +81-46-873-5610

**Head of IT-department ANO "Sakhalin Hydrometeorological Agency"
693000, Russia, Yuzhno-Sakhalinsk, Zapadnaya st., 78

***Professor, Tokyo University of Agriculture, Faculty of Bio-industry,
196 Yasaka, Abashiri, Hokkaido, 099-2493, Japan
Phone: +81-152-48-3912. Fax: +81-152-48-3914

E-mail: m3kashiw@bioindustry.nodai.ac.jp

****Professor, Hokkaido University, Faculty of Fisheries Sciences
N10 W5, Kita-ku, Sapporo, Hokkaido, 060-810, Japan
Phone.: +81-138-43-50-15

MANILA CLAM, ECOSYSTEM MODEL, EELGRASS, OYSTER

A simple bio-energetic model for biomass growth of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) coupled with lower trophic ecosystem model is developed and applied to Akkeshi Lake ecosystem, where Manila clam inhabits and partly artificially cultivated. The model also includes oyster (*Crassostrea gigas*) growth, nutrient uptake by eelgrass (*Zostera marina* L.) and bottom diatom as well as lower trophic ecosystem compartments. The ecological model

is coupled to three-dimensional hydrodynamic Princeton Ocean Model (POM), which is adapted to oceanographical condition of Akkeshi estuarine system. The lower trophic ecosystem model embedded to physical model is coupled with benthic ecosystem, clam, oyster and eelgrass. The ecosystem model is based on phosphorus and nitrogen flow, and these nutrients are used by benthic ecosystem compartments, which have feedback to water column through physiological processes. Results of simulation show the spatial difference of growth of clam corresponding to the location of the lake. By analyzing nitrogen flow in bottom layer and food components mass balance this is caused by the difference of food concentration. And this spatial un-uniformity is mainly resulted from the distance from river mouth and tidal exchange, the simulation can also suggest the best scenario of the clam culture density.

Популяция двустворчатого моллюска — *Ruditapes philippinarum* (рудитапес, или морской петушок) обитает естественным образом и частично культивируется местным рыбопромышленным кооперативом в эстуарии Аккеси — сообщающегося с Тихим океаном солоноватого озера, на северо-востоке острова Хоккайдо, Япония. Популяция регулярно эксплуатируется, и контроль ее объема в озере, наряду с разведением японской устрицы (*Crassostrea gigas*), важен для экономики рыбопромышленного кооператива и всего города Аккеси. Однако в противоположность полностью искусственно культивируемым устрицам, фермерское хозяйство по разведению которых занимает почти всю акваторию озерного эстуария, моллюск рудитапес обитает лишь локально в некоторых частях озера. Местным рыбакам, добывающим моллюска, хорошо известен тот факт, что его размеры и плотность обитания различны в зависимости от места добычи. Очевидно, что продуктивность аквакультур двустворчатых моллюсков зависит от обеспеченности их элементами питания внутри акватории обитания и гидрофизических факторов среды, под влиянием которых происходит перераспределение биогенных элементов.

Эффективным инструментом для понимания распределения потоков биогенных элементов в экосистеме и, соответственно, для успешного управления марикультурами, наряду с прочими океанологическими и экологическими методами, на протяжении последних десятилетий остаются исследования с постановкой численных имитационных экспериментов.

Относительно морской эстуарной экосистемы озера Аккеси подобные исследования проводились и ранее. Например, моделирование некоторых процессов в экосистеме озера было выполнено Осимой (Oshima et al., 1999). В контексте изучения потребления и отдачи биогенных элементов морской травой zostера (*Zostera marina* L.), поля которой занимают около 2/3 площади озера, Осима использовала трехмерную физико-экологическую модель, разработанную Кавамиа — ККYS (Kawamiya et al., 1995), совмещенную с моделью, описывающей потребление и отдачу биогенных элементов морской травой zostера, построенную

на основе модели Баха (Bach, 1993). Биологическая часть модели ККYS основана на цикле азота и содержит шесть компонентов. Осимой в модель был включен цикл фосфора, и внимание фокусировалось на изучении роли травы zostера в перераспределении потоков этих элементов в экосистеме озера Аккеси. В дальнейшем, Осимой и Акабанэ (Oshima et al., 2004; Akabane et al., 2003), с целью изучения роли бентосных организмов в цикле биогенных элементов в озере Аккеси, модель была дополнена включением эпифитов, как одного из первичных продуцентов экосистемы. Кроме этого, модель учитывала потребление двустворчатыми моллюсками — рудитапесом и устрицами — фитопланктона и взвешенного органического вещества с выделением растворенного неорганического азота и фосфора. На основании модельных экспериментов авторами был выполнен анализ взаимодействия между компонентами экосистемы и охарактеризована роль устриц и рудитапеса в перераспределении биогенов в экосистеме. Однако, что важно, данная модель не учитывала изменения биомассы рудитапеса и устриц в процессе роста, которая во всех экспериментах считалась неизменной.

На основе эмпирических данных по биологии рудитапеса, полученных Винатой (Winata, 2001), нами были составлены уравнения изменения его биомассы в озере Аккеси.

Наряду с этим, модель была дополнена модулем расчета изменения биомассы устриц и концентрации в придонном слое диатомовых водорослей, которые также являются пищевым компонентом для двустворчатых моллюсков.

Биологическая модель динамики популяции японской устрицы (*Crassostrea gigas*), использованная нами, разработана Кобаяси (Kobayashi et al., 1997). Модель была калибрована и применена для популяции устриц, обитающих на акватории близ Хинасэ (префектура Окаяма, Япония). Вслед за моделью для американской устрицы, разработанной Пауэллом и Хофманном (Powell et al., 1992; Hofmann et al., 1992; Hofmann et al., 1994; Hofmann et al., 1995; and Powell et al., 1996), модель Кобаяси является биоэнергетической моделью для искусственно регулируемой популяции устриц. Модель позволяет проводить численные эксперимен-

ты по расчетам роста десяти размерных классов устриц с учетом эффективности воспроизводства.

Однако целью настоящего исследования преимущественно является обсуждение роли моллюсков в пелагической экосистеме, а также обсуждение роли пелагической экосистемы в пространственных различиях роста моллюсков. В примененной модели нами не принималась в расчет популяционная динамика моллюсков, а использовалась модель изменения общей биомассы с использованием усредненных биологических параметров обоих моллюсков (рудитапеса и устрицы) в озере Аккеси, без учета размерных классов и воспроизводства.

Настоящее исследование сосредоточено на росте моллюска рудитапеса, биомасса которого намного больше, чем устрицы (Oshima et al., 2004), в контексте взаимодействий в экосистеме озера Аккеси и оценки факторов, которые влияют на общий рост его популяции. Соответственно, модель роста моллюсков принималась как биоэнергетическая модель роста общей биомассы. В связи с этим, в модель последовательно был введен еще один биологический компонент — диатомовые, обитающие на донном субстрате, которые, наряду с фитопланктоном и взвешенными органическими частицами, также являются важным компонентом питания моллюсков. Часть их, находящаяся во взвешенном состоянии в придонном слое, служит кормом моллюскам. Очевидно, что объем взвешенной в воде биомассы диатомовых зависит от интенсивности перемешивания в придонном слое.

Модифицированная и дополненная экологическая модель эстуария Аккеси была совмещена с физической моделью. В качестве физической модели была использована широко применяемая в настоящее время трехмерная гидродинамическая Принстонская Океаническая Модель — POM (Mellor, 1998; Mellor, 2004) в сигма-координатах, адаптированная к локальным океанографическим условиям эстуария. Используя такую объединенную модель, мы поставили ряд численных имитационных экспериментов, направленных на выяснение взаимодействия компонентов экосистемы, его влияния на рост моллюска рудитапеса, а также некоторых аспектов сосуществования двух отчасти конкурирующих между собой видов: рудитапеса и устрицы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описание модели

Модель и исследуемая область. Трехмерная бароклиническая гидродинамическая модель (POM) (Mellor, 1998; Mellor, 2004), в сигма-

координатной системе, включающая схему турбулентности Меллора и Ямады (Mellor and Yamada, 1982), была применена с шагом 43×23 (размер модельной ячейки 500×500 м), одной открытой границей на юге, одной впадающей рекой на севере и 4 равно-пропорциональными вертикальными сигма-слоями.

В модели учтены указанные ниже географические, гидрологические и экосистемные особенности области исследования.

Озеро Аккеси расположено на севере Японии, в восточной части тихоокеанского побережья Хоккайдо (рис. 1а). Озеро округлой формы с площадью водного зеркала 32 км^2 связано с бухтой Аккеси посредством узкого канала (ширина 500 м, средняя глубина — 6 м). Течения в озере зависят от местной розы ветров и водообмена, определяемого речным стоком и приливами (Oshima et al., 1999, 2004). Озеро является мелководным (средняя глубина — 1 м) солоноватым эстуарием, почти полностью замерзающим зимой.

Бухта Аккеси выходит в Тихий океан и имеет полузакрытую конфигурацию площадью около 110 км^2 при максимальной глубине 30 м в юго-восточной части, на границе с океаном.

Приливные течения в озере и бухте имеют характер неправильных полусуточных. В модели для расчета приливов были использованы четыре приливных составляющих, которые в основном определяют характер приливов в бухте и озере: M_2 — главная лунная полусуточная, K_1 — лунно-солнечная деклинационная, S_2 — главная солнечная полусуточная, O_1 — главная лунная суточная. Средний интервал наступления высокой воды в бухте — 3 ч. 45 мин. и — 4 ч. 14 мин. в озере. Амплитуда приливов в сизигию составляет 1,3 м и 1,2 м в бухте и озере, соответственно. В квадратурный прилив амплитуда составляет 1,0 м и 0,9 м. Происходящее при этом осушение части литоральных отмелей в физической и, соответственно, экологической модели в нашем исследовании пока не принималось во внимание из-за математической сложности задания подобного алгоритма. Средний уровень минимального отлива — 0,86 м для бухты и 0,77 м для озера (Japan Coast Guard, WGS-84, 2001).

Поступление пресной воды и приток биогенов в эстуарий осуществляется, главным образом, из реки Бекканбеуси и ее притоков, основное устье которой (ширина 500 м) расположено в северной части озера Аккеси (рис. 1а). По нашей оценке, основанной на данных Мукаи (Mukai et al., 2002), полученных в 2000–2001 гг., среднегодовой сток пресной воды через устье реки Бекканбеуси с

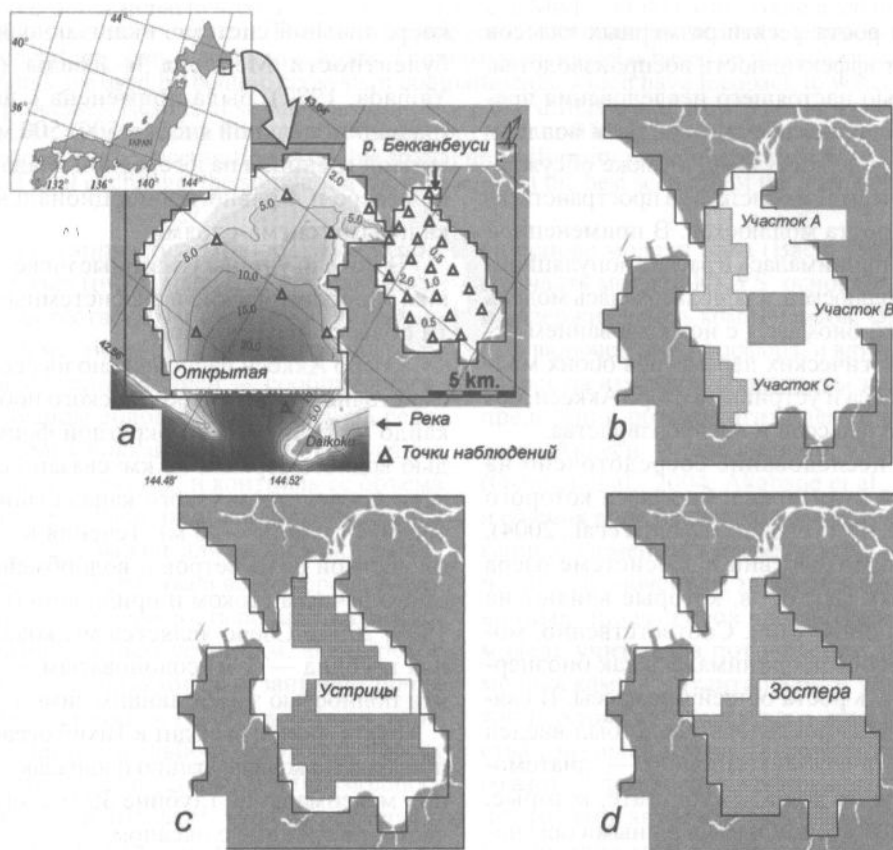


Рис. 1. Батиметрия и географическое расположение эстуария Аккеси, модельная область и положение точек гидрологических наблюдений и отбора проб на биохимический анализ в 2003 году (а), заданные в модели участки обитания рудитапеса (b), устричная ферма (с), площадь покрытия зостерой (d)

притоками в эстуарий составляет $23 \text{ м}^3/\text{сек}$, но в течение года он подвержен значительным вариациям. Кроме зимы и ранней весны, колебания расхода в основном зависят от объема осадков.

С мая по октябрь большая часть поверхности озера покрыта полями морской травы — зостеры, исключая западную сторону вблизи канала. Множество литоральных отмелей в западной и центральной частях озера используются аквакультурой рудитапеса, чей вылов оценивается почти в 900 тонн в год. Также большая часть озера используется как высокопродуктивная устричная ферма, где вылов составляет примерно 1400 тонн в год (Akkeshi Fishery Market Information, 2002). Площадь покрытия озера зостерой и расположения садков для разведения устричной культуры (рис. 1c,d) принята в модели на основе спутникового снимка 2003 года. Участки обитания рудитапеса (рис. 1b) приняты на основе данных популяционных исследований этого моллюска, полученных Винатой (Winata, 2001).

Начальные, граничные и управляющие условия. Принятые в модели начальные, граничные и управляющие условия

соответствуют реальной гидрометеорологической ситуации и биохимическим условиям в эстуарной системе Аккеси в 2003 году.

Гидрологические и гидробиохимические наблюдения, данные которых были использованы для определения начальных и граничных условий, а также для калибровки модели (станции отбора проб и океанологических наблюдений показаны на рис. 1a), проводились ежемесячно в период с марта по декабрь 2003 года.

Данные о вертикальном профиле температуры, солености и концентрации хлорофилла-*a* получены с помощью прибора CHLOROTEC (Alec Electronics Co., Ltd.). Данные о концентрации нитратов, включая нитриты, аммония, фосфатов и взвешенного органического вещества были получены в результате химического анализа после отбора проб в лабораторных условиях.

Начальные значения компонентов модели (табл. 1) взяты в виде средних величин, характерных для эстуарной системы Аккеси ранней весной.

На открытой границе для биохимических компонентов модели были применены условия ад-

вективного потока. В случае если поток был направлен в бухту, значения компонентов равнялись установленным на открытой границе (табл. 2). Соленость, в случае потока, направленного в бухту, приравнивалась к принятому начальному значению.

Условия физической модели на твердой границе, соприкасающейся с берегом и дном, были приняты согласно стандартным условиям Принстонской Океанической Модели (Mellor, 1998; Mellor, 2004).

Текущие внешние метеорологические данные для управления численным модельным экспериментом были взяты в виде последователь-

ного временного ряда с часовым шагом с марта по декабрь (табл. 3). Температура воздуха, направление ветра и скорость были взяты в соответствии с данными, принимаемыми системой автоматического сбора метеорологических данных (AMEDAS) (Японское Метеорологическое Агентство — JMA), находящейся вблизи озера Аккеси (Ohta (43° 05.5'N, 144° 46.8'E)), данные по атмосферному давлению фиксировались на морской биологической станции Аккеси (MBS) (43° 01'N, 144° 50.5'E), изменение солнечной радиации в течение дневных часов рассчитывалось с учетом широты и продолжительности светового дня.

Таблица 1. Начальные значения компонентов экологической и физической модели

Компонент	σ -слой 1	σ -слой 2	σ -слой 3	σ -слой 4	Единицы
PHY	1,00	1,00	1,00	1,00	$\mu\text{gChl-a/l}$
NH ₄	2,50	2,40	2,20	2,00	$\mu\text{мольN/l}$
NO ₃	2,00	2,00	2,20	2,50	$\mu\text{мольN/l}$
PO ₄	0,50	0,50	0,60	0,70	$\mu\text{мольP/l}$
PON	10,00	10,00	10,00	10,00	$\mu\text{мольN/l}$
DON	3,00	3,00	3,00	3,00	$\mu\text{мольN/l}$
POP	0,80	0,80	0,80	0,80	$\mu\text{мольP/l}$
DOP	0,30	0,30	0,30	0,30	$\mu\text{мольP/l}$
ZOO	0,15	0,15	0,15	0,15	$\mu\text{мольN/l}$
Температура воды	1,50	1,50	1,80	1,80	°C
Соленость	30,50	31,00	31,50	32,50	‰

Таблица 2. Значения компонентов экологической модели на открытой границе

Период моделирования	PHY	NH ₄	NO ₃	PO ₄	PON	DON	POP	DOP	ZOO	
	$\mu\text{gChl-a/l}$	$\mu\text{мольN/l}$	$\mu\text{мольN/l}$	$\mu\text{мольP/l}$	$\mu\text{мольN/l}$	$\mu\text{мольN/l}$	$\mu\text{мольP/l}$	$\mu\text{мольP/l}$	$\mu\text{мольN/l}$	
Март–апрель	σ -слой 1	1,0	2,2	1,4	0,3	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2
	σ -слой 2	1,2	2,0	1,6	0,4	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2
	σ -слой 3	1,6	1,8	1,8	0,5	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2
	σ -слой 4	1,8	1,6	2,0	0,6	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2
Май–июнь	σ -слой 1	2,0	1,6	1,0	0,5	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
	σ -слой 2	2,2	1,4	1,2	0,6	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
	σ -слой 3	2,4	1,2	1,4	0,7	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
	σ -слой 4	2,6	1,0	1,6	0,8	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
Июль–август	σ -слой 1	3,0	1,2	1,4	0,3	5,0	3,0	0,5	0,3	0,5
	σ -слой 2	3,2	1,0	1,6	0,4	5,0	3,0	0,5	0,3	0,5
	σ -слой 3	3,4	0,8	1,8	0,5	5,0	3,0	0,5	0,3	0,5
	σ -слой 4	3,6	0,6	2,0	0,6	5,0	3,0	0,5	0,3	0,5
Сентябрь–октябрь	σ -слой 1	2,8	1,0	0,6	0,5	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
	σ -слой 2	3,0	0,8	0,8	0,6	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
	σ -слой 3	3,2	0,6	1,0	0,7	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
	σ -слой 4	3,4	0,4	1,2	0,8	5,0	3,0	0,5	0,3	0,3
Ноябрь–декабрь	σ -слой 1	2,2	1,4	1,4	0,5	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2
	σ -слой 2	2,4	1,2	1,6	0,6	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2
	σ -слой 3	2,6	1,0	1,8	0,7	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2
	σ -слой 4	2,8	0,8	2,0	0,8	5,0	3,0	0,5	0,3	0,2

Таблица 3. Управляющие условия для физической и экологической модели

Параметр	Установка	Единицы	Комментарии или ссылки
Скорость ветра	Почасовые данные в п. Ohta (43°05.5'N; 144°46.8'E)	м/сек	Система AMEDAS (JMA), 2003
Направление	Почасовые данные в п. Ohta (43°05.5'N; 144°46.8'E)	градусы	Система AMEDAS (JMA), 2003
Атмосферное давление	Почасовые данные для п. МБС Аккеси	hPa	Расчет на основе ежедневных данных в п. МБС Аккеси, 2003
Температура воздуха	Почасовые данные в п. Ohta (43°05.5'N; 144°46.8'E)	°C	Система AMEDAS (JMA), 2003
Солнечная радиация	$I_{surf}(t) = (1 - albedo) \times (1 - 0.52 \times N^{1.3}) \times I(t)$	лy / час	Ivanov, 1978
	$I_{surf}(t)$ — Солн. рад. в расчетный час- t на поверхн. моря альbedo = 0.07	безразмерный	после Matsuike, 1970
	N — Средняя облачность = 0.5	безразмерный	Ivanov, 1978
	$I(t)$ — Солн. радиация в расчетный час — t		Средняя для Аккеси
	$I(t) = I_{max} \times \sin^3(\pi/DL \times t)$	лy / час	Yokoyama, 1993
	$I_{max} = I_{45max} + I_{trend}$		после Ikushima, 1967
	I_{45max} — Максимум (средний по месяцам) величины солнечной радиации на широте 45°N	лy / час	Ivanov, 1978
I_{trend} — рассчитанная средняя дневная тенденция $t = 1, 2, \dots, DL$ (номер расчетного часа)	лy / час		
	DL — Средняя длина дня (помесечно) на широте 45°N	час	Ivanov, 1978
Приливная составляющая			
M_2	Период	12,42	час
	Амплитуда	0,285	метр
S_2	Период	12,00	час
	Амплитуда	0,127	метр
K_1	Период	23,93	час
	Амплитуда	0,248	метр
O_1	Период	26,87	час
	Амплитуда	0,176	метр
Река			
Сток	Расчет	м ³ /сек	Уравнение (1)
Температура воды	Расчет	°C	Уравнение (2)
Концентрация NO ₃	8,5	μмольN/л	
Концентрация NH ₄	5,0	μмольN/л	
Концентрация PO ₄	0,7	μмольP/л	
Концентрация POM	10,0	μмольN/л	

Изменение уровня моря на открытой границе рассчитывалось в модели на основе 4 приливных составляющих: M_2 , S_2 , K_1 и O_1 .

Данные о концентрации биогенов в реке за 2003 год отсутствовали, поэтому были введены постоянные средние объемы растворенного неорганического вещества и взвешенного органического вещества. Принятые величины были установлены на основе данных еженедельных измерений с апреля 2000 г. по июнь 2001 г. в реке Бекканбеуси и ее притоках (Mukai et al., 2002).

Также отсутствовали данные по расходу реки за 2003 год, поэтому они были рассчитаны на основе ежечасных данных по осадкам в пункте Ohta, фиксируемых системой AMEDAS (JMA) по урав-

нению (1). Уравнение (1) получено нами на основе данных о расходе реки в 2000–2001 гг. (Mukai et al., 2002) и метеорологических данных об осадках в Ohta за указанный период. За исключением зимы, когда река покрыта льдом, уравнение (1) отражает зависимость в виде линейной регрессии между расходом реки и кумулятивными осадками за предшествующую неделю (коэффициент корреляции между этими параметрами составляет 0,75).

$$RD = 0,335 \times Pr + 14,57 \quad (1),$$

где RD — расход реки [м³ S⁻¹], Pr — кумулятивные осадки за предшествующую неделю [мм неделю⁻¹].

Обеспечивающий модель расход реки строился как последовательность почасовых данных с марта по декабрь.

Уравнение (1) применялось для расчета почасового расхода реки с 15 марта по конец декабря. В период, предшествующий 15 марта, использовался постоянный объем минимального расхода $14,57 \text{ [m}^3 \text{ S}^{-1}\text{]}$, поскольку река была полностью покрыта льдом.

Температура речной воды также рассчитывалась на основе полученного нами уравнения линейной регрессии (2), с использованием почасовых данных о температуре воздуха в 2003 г. в пункте Ohta. Уравнение (2) было получено на основе данных за 2000–2001 гг. (Mukai et al., 2002). Температура речной воды определялась как функция средней температуры воздуха за предшествующую неделю (коэффициент корреляции составляет 0,90).

$$Trw = 0,860 \times Ta + 2,963 \quad (2),$$

где Trw — температура воды в реке, Ta — средняя температура воздуха за предшествующую неделю.

Применение уравнения (2) дает отрицательное значение для температуры речной воды, если средняя температура воздуха за предшествующую неделю ниже, чем минус $3,45^\circ\text{C}$. В связи с этим, уравнение (2) применялось для вычисления температуры воды в реке начиная с 25 марта 2003 года. В период, предшествующий 25 марта, и в период с 9 декабря по конец декабря 2003 года температура речной воды была принята постоянной — $1,5^\circ\text{C}$.

Экологическая модель. Экологическая модель пелагической экосистемы, примененная нами в имитационных экспериментах данного исследования, базируется на KKYS-модели, описанной в работе Кавамия (Kawamiya et al., 1995). Ранее Осима (Oshima et al., 1999) и Акабане (Akabane et al., 2003) также использовали модифицированную ими модель KKYS с соответствующими параметрами для озера Аккеси. Поэтому большая часть значений экологических параметров и уравнений (табл. 4), примененных нами, соответствует модели KKYS.

Уравнения модели роста устриц применялись в упрощенном виде следующим образом.

Функция темпов фильтрации, приведенных Хин (Hyun et al., 2001), использовалась нами для японской устрицы согласно Кобаяси (Kobayashi et al., 1997). Измененное уравнение Хин (Hyun et al., 2001), использующее температуру, соленость и сухой вес устрицы вместо длины раковины, как у Хофмана (Hofmann et al., 1995; Powell et al., 1995), в качестве аргументов функции фильтрации, яв-

ляется более удобным для нашего исследования, в котором рассматривается изменение общей биомассы.

Прочие уравнения модели, описывающие дыхание устрицы и смертность, как функции температуры воды, солености и веса особей, а также темпов эффективности ассимиляции пищи, применялись так же, как и у Хофмана (Hofmann, Powell et al., 1995), но учетом средних параметров устриц, обитающих в озере Аккеси (табл. 4с). Процесс экскреции (выделения) в воду у устрицы принимался как разница между общим потреблением пищи и ее усвоением (ассимиляцией). В модели Хофмана (Hofmann, Powell et al., 1995) так же, как и в моделях Хин (Hyun et al., 2001) и Кобаяси (Kobayashi et al., 1997), не оценивалось выделение устрицей аммония. Однако для данного исследования это необходимо, поэтому мы использовали оценки выведения, приводимые Киси и Учияма (Kishi and Uchiyama, 1995).

Модель зостеры (*Zoostera marina* L.) была применена в нашем случае согласно Баху (Bach, 1993) и Осиме (Oshima et al., 1999), использованные параметры приведены в табл. 4d.

Информация о плотности пространственного распространения биомассы устрицы и зостеры в эстуарии не была подробной, поэтому начальное распределение, численные параметры которого показаны в табл. 5, были установлены единообразно на всей площади их распространения.

Схематический вид потоков вещества в экологической модели показан на рис. 2.

В модели учитывались следующие биохимические и биологические компоненты:

Фитопланктон (PHY), донные диатомовые (BtDt), зоопланктон (ZOO), зостера, рудитапес, устрица;

Растворенная неорганическая материя (DIM): нитраты, включая нитриты (NO_3), аммоний (NH_4), фосфаты (PO_4);

Взвешенная органическая материя (POM): взвешенный органический азот (PON), взвешенный органический фосфор (POP);

Растворенная органическая материя (DOM): растворенный органический азот (DON), растворенный органический фосфор (DOP).

Символы в скобках использованы в тексте, рисунках и таблицах здесь и далее.

Главное уравнение модели (3) описывает изменение компонентов, за исключением тех, положение которых принято статичным, т. е. зостеры, рудитапеса и устриц:

Таблица 4а. Параметры экологической модели. Общие параметры

Параметр	Значение	Единицы измерения	Ссылки
Коэф. роста фитопланктона при 0°C	0,893	/день	Yokoyama, 1993
Температурный коэф. роста фитопланктона	0,063	/°C	Nakata, 1993
Коэф. полунасыщения для нитратов	3,0	μмольN/литр	Nakata, 1993
Коэф. полунасыщения для аммония	1,0	μмольN/литр	Nakata, 1993
Коэф. полунасыщения для фосфатов	0,1	μмольP/ литр	Nakata, 1993
Коэф. задержки для аммония	1,462	/μмольN	Wroblewski, 1977
Оптимальная интенсивность освещения	200,0	ly/день	Yokoyama, 1993
Продолжительность светового дня	по месяцам	час	Ivanov, 1978
Коэф. рассеяния света в морской воде	0,035	/метр	Kawamiya et al., 1995
Коэф. отражения света планктоном	0,015	литр / μгрChl-а на метр	Kawamiya et al., 1995
Коэф. внеклеточного выделения планктоном	0,135	безразмерный	Kawamiya et al., 1995
Коэф. дыхания фитопланктона при 0°C	0,03	/день	Kawamiya et al., 1995
Температурный коэф. дыхания фитопланктона	0,0519	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэф. смертности фитопланктона при 0°C	0,030	литр / μгрChl-а в день	Калибровка
Температурный коэф. смертности фитопланктона	0,0693	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэф. максимального выедания при 0°C	0,1	/день	Калибровка
Температурный коэф. выедания фитопланктона	0,0693	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэффициент Ивлева	1,410	литр /°C мольN	Kawamiya et al., 1995
Пороговое значение потребления пищи	0,043	мольN/литр	Kawamiya et al., 1995
Эффективность ассимиляции для зоопланктона	0,7	безразмерный	Kawamiya et al., 1995
Эффективность роста зоопланктона	0,3	безразмерный	Kawamiya et al., 1995
Коэф. смертности зоопланктона при 0°C	0,060	литр / μмольN в день	Калибровка
Температурный коэф. смертности зоопланктона	0,0693	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэф. декомпозиции POM в DIM при 0°C	0,03	/день	Kawamiya et al., 1995
Температурный коэф. декомпозиции POM в DIM	0,0693	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэф. декомпозиции POM в DOM при 0°C	0,03	/день	Kawamiya et al., 1995
Температурный коэф. декомпозиции POM в DOM	0,0693	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэф. декомпозиции DOM в DIM при 0°C	0,03	/день	Kawamiya et al., 1995
Температурный коэф. декомпозиции DOM в DIM	0,0693	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэф. нитрификации при 0°C	0,03	/день	Kawamiya et al., 1995
Температурный коэф. нитрификации	0,0693	/°C	Kawamiya et al., 1995
Коэф. осаждения POM	0,43	метр / день	Yokoyama, 1993
Коэф. выделения аммония из седимент. POM при 0°C	0,03	/день	Калибровка
Температурный коэф. выделения аммония	0,0693	/°C	Калибровка
Коэф. выделения фосфатов из POM при 0°C	0,03	/день	Калибровка
Температурный коэф. выделения фосфатов	0,0693	/°C	Калибровка
C / CHL-а пропорция для фитопланктона	4,16	мольC/грChl-а	Nakata, 1993
N / C пропорция для фитопланктона	0,146	мольN/ мольC	Ivanov, 1978, после Fleming, 1940
P / N пропорция для фитопланктона	0,0645	мольP/мольN	Ivanov, 1978, после Fleming, 1940
N / C пропорция для зоопланктона	0,1320	мольN/мольC	Nakata, 1993
P / N пропорция для зоопланктона	0,0294	мольP/ мольN	Nakata, 1993
N / C пропорция для POM	0,0643	мольN/ мольC	Nakata, 1993
P / N пропорция для POM	0,126	мольP/ мольN	Nakata, 1993

Таблица 4б. Параметры экологической модели. Рудитапес

Параметр	Значение	Единицы измерения	Ссылки
Полный сырой вес средней особи	6,0	грамм	Данные наблюдений (2003)
Средний сухой вес тканей особи	0,3	грамм	Данные наблюдений (2003)
Коэф. ассимиляции пищи	0,7	безразмерный	Предположение
Коэф. фильтрации	расчет	л / час на мольN	Уравнение (7)
Коэф. экскреции аммония	расчет	мольN / час на мольN	Уравнение (10)
Коэф. захвата пищи	0,5	безразмерный	Предположение
C / сухой вес — коэф. соотношения	0,038	мольC/ грамм	Экспериментальные данные МБС Аккеси
N / C пропорция	0,270	мольN/ мольC	Экспериментальные данные МБС Аккеси
Коэф. естественной смертности	10,0	% биомассы в год	Предположение
Вылов	74000	кг сырого веса / месяц	Akkeshi Fishery Market Information List, 2002

Таблица 4d. Параметры экологической модели. Зостера

Параметр	Значение	Единицы измерения	Ссылки
Коэф. максимального роста при 20°C	0,095	безразмерный	Bach, 1993
Коэф. диссипации света	0,1	/метр	Ivanov, 1978
Интенсивность света на глубине	расчет	лy/ день	Bach, 1993
Интенсивность насыщения светом	расчет	лy/ день	Bach, 1993
Интенсивность насыщения светом при 20°C	25,5	Е /м ² день	Bach, 1993
Темп. коэф. точки насыщения светом	1,04	Е /м ² день	Bach, 1993
Компенсационная интенсивность света	расчет	лy/ день	Bach, 1993
Компенсационная интенсивность света при 20°C	2,40	Е /м ² день	Bach, 1993
Темпер. коэф. точки компенсац. интенсивности	1,17	Е /м ² день	Bach, 1993
Коэф. захвата нитратов	11,28	/грамм день	Oshima et al., 1999
Константа захвата нитратов	20,16	μмольN / грамм день	после Short and McRoy, 1984 Oshima et al., 1999
Коэф. захвата аммония	19,20	/грамм день	после Short and McRoy, 1984 Oshima et al., 1999
Константа захвата аммония	21,36	μмольN / грамм день	после Short and McRoy, 1984 Oshima et al., 1999
Коэф. максимального захвата фосфатов	24,00	μмольP / грамм день	после Short and McRoy, 1984 Oshima et al., 1999
Ограничение захвата фосфатов	0,50	μмольP / l	после Stapel et al., 1996 Oshima et al., 1999
Полунасыщение захвата фосфатов	8,00	μмольP / l	после Stapel et al., 1996 Oshima et al., 1999
Максимальный темп дыхания при 20°C	0,01	/день	после Stapel et al., 1996 Oshima et al., 1999
Темпер. коэф. дыхания	1,07	/°C	после Bach, 1993 Oshima et al., 1999
Коэф. максимальной гибели при 20°C	0,015	/день	после Bach, 1993
Темпер. коэф. гибели	1,07	/день	Bach, 1993
Коэф. функции гибели 1	2,00	безразмерный	калибровка
Коэф. функции гибели 2	0,50	безразмерный	калибровка
Значение функции ограничения питания	0,90	безразмерный	калибровка
Коэф. фрагментации погибшей зостеры в POM	0,50	безразмерный	калибровка
C / сухой вес — коэф. соотношения	0,033	мольC / г сух. веса	Oshima et al., 1999
N / C пропорция	0,057	мольN / мольC	после Mukai et al., 1979 Oshima et al., 1999
P / N пропорция	0,026	мольP / мольN	после Aioi & Mukai, 1980 Oshima et al., 1999
			после Atkinson & Smith, 1983

как модели является функцией его биомассы в ячейке, темпа фильтрации на единицу биомассы и суммарной концентрации пищи (фитопланктона, взвешенной биомассы донных диатомовых и органической материи) в придонном слое.

$$\text{Потребленная пища} = \text{Биомасса}(t) \times FR \times FC \times (PHY + VitD + POM) \quad (6),$$

где биомасса (t) — биомасса рудитапеса в период t в ячейке модели в единицах содержания азота (molN/m^2), FR — темп фильтрации ($\text{л}/\text{ч}$ на единицу биомассы рудитапеса), FC — безразмерный коэффициент, учитывающий степень захвата моллюском потенциальной пищи, содержащейся в фильтруемой им воде. Мы приняли этот коэффици-

ент равным 0,5. Данное допущение нуждается в уточнении, поскольку основано на предположении о том, что коэффициент захвата пищи рудитапесом является функцией размера частиц пищи. Однако в литературе подобной информации, касающейся рудитапеса и основанной на экспериментальных данных, мы не обнаружили. Ориентиром послужили данные для другого двустворчатого моллюска — устрицы, опубликованные Кусуки (Kusuki Y., 1978). Согласно этих данных, коэффициент захвата пищи устрицей равен 0,4. Темп фильтрации (FR) является функцией температуры воды

$$FR = 8,076 \times EXP(0,1654 \times T) \quad (7),$$

Таблица 5. Площади распределения, начальная плотность распределения рудитапеса, устриц, zostеры и донных диатомовых и плотность их распределения в эквиваленте содержания азота

	Единицы	Участок А	Участок В	Участок С
Рудитапес				
Площадь	м ²	4,00×10 ⁶	3,00×10 ⁶	2,25×10 ⁶
Плотность	особей/м ²	1500	1200	400
Содержание азота	мольN/м ²	4,64	3,71	1,24
Устрицы				
Площадь	м ²	1,00×10 ⁶	3,00×10 ⁶	1,25×10 ⁶
Плотность	особей/м ²	40	40	40
Содержание азота	мольN/м ²	0,45	0,45	0,45
Зостера				
Площадь	м ²	0,0	3,00×10 ⁶	2,25×10 ⁶
Плотность	гр. сух веса/м ²	0,0	50	50
Содержание азота	мольN/м ²	0,0	0,09	0,09
Донные диатомовые				
Площадь	м ²	4,00×10 ⁶	3,00×10 ⁶	2,25×10 ⁶
Плотность	гр. Chl- <i>a</i> /м ²	5,0×10 ⁻³	5,0×10 ⁻³	5,0×10 ⁻³
Содержание азота*	мольN/м ²	3,0×10 ⁻³	3,0×10 ⁻³	3,0×10 ⁻³

*Содержание азота в донных диатомовых рассчитано на основе соотношения для фитопланктона

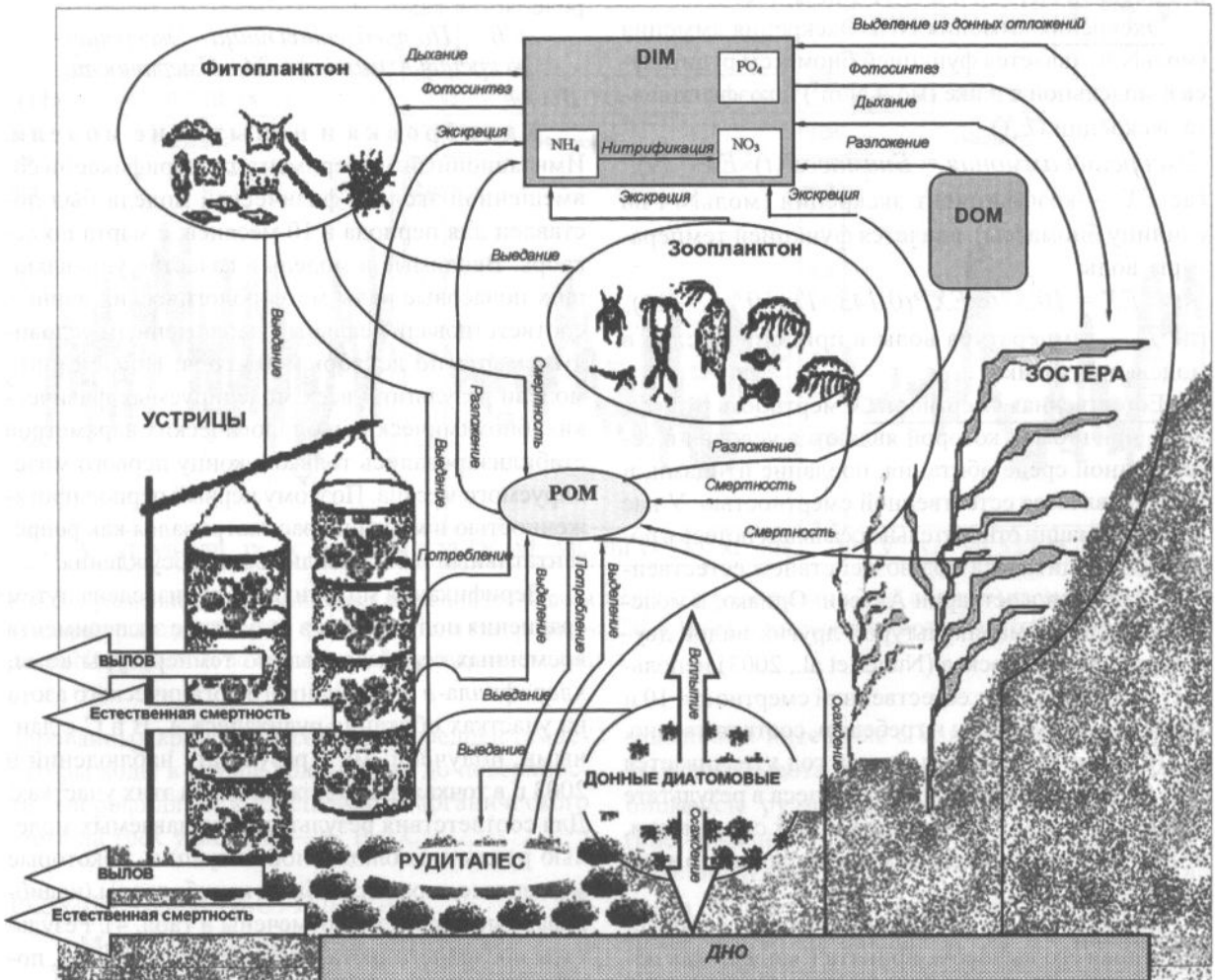


Рис. 2. Схема взаимодействия компонентов в экологической модели эстуария Аккеси

где T — температура воды в донном слое в ячейке модели.

Экскреция (выделение). Темп экскреции пропорционален потреблению, т. е.

$Экскреция = (1 - A) \times Потребленная\ пища$ (8), где A — коэффициент ассимиляции пищи (безразмерная величина). Вината (Winata, 2001) в лабораторном эксперименте при температуре 15–20° С и исключительно естественном питании фитопланктоном отмечала высокую пищевую ассимиляционную способность рудитапеса около 0,95 и зависимость ее от температуры. Однако искусственные условия значительно отличаются от реальных условий в эстуарии. Поэтому использование таких высоких темпов ассимиляции для моделирования роста рудитапеса весьма спорно, учитывая, что для прочих двустворчатых моллюсков они ниже (коэффициент ассимиляции для устрицы, использованный Кобаяси (Kobayashi et al., 1997), составляет 0,7). На основе этих данных мы приняли для рудитапеса коэффициент ассимиляции пищи такой же, как и для устрицы, т. е. 0,7.

Экскреция аммония NH_4 . Экскреция аммония (мольN/ч) является функцией биомассы рудитапеса в модельной ячейке (мольN/м²) и коэффициента экскреции (EX).

$Экскреция\ аммония = Биомасса(t) \times EX$ (9), где EX — коэффициент экскреции (мольN/ч на единицу биомассы) является функцией температуры воды

$$EX = 10,576 \times EXP(0,143 \times T) \times 10^{-6} \quad (10),$$

где T — температура воды в придонном слое в модельной ячейке.

Естественная смертность. Смертность рудитапеса, причинами которой являются условия в естественной среде обитания, поедание птицами, и т. п. — является естественной смертностью. У нас нет информации относительно реальных потерь в популяции рудитапеса под воздействием естественных факторов в эстуарии Аккеси. Однако, в модели управления марикультурой других видов двустворчатых моллюсков (Nunes et al., 2003) используется коэффициент естественной смертности 10 и 20% в год для устрицы и гребешка, соответственно.

Поэтому допущение, что за год утрачивается 10% биомассы популяции рудитапеса в результате воздействия факторов естественной смертности, не выглядит нереальным, и мы применили его в модельных расчетах.

Добыча. Убыль популяции рудитапеса, обусловленная его выловом, принята в модели как постоянная величина, основанная на сообщенном объеме вылова в озере Аккеси (Akkeshi Fishery

Market Information, 2002), т. е. в среднем 74 000 кг сырого веса в месяц. Известно, что добыча моллюска ведется лишь в западной и центральной части эстуария Аккеси; соответственно, это участки А и В в модели, так как обитающий здесь рудитапес достигает промысловых размеров. Вината (Winata, 2001) также сообщала об этом. Моллюск, населяющий южную часть (модельный участок С), непромыслового размера и поэтому не облавливается. Исходя из этого, убыль биомассы рудитапеса за счет вылова учитывается в модели только на участках А и В. Принимая в расчет средние параметры рудитапеса в эстуарии Аккеси, приведенные в табл. 4b, и площадь участков А и В (табл. 5), средний объем вылова в месяц 74 000 кг полного сырого веса (с раковинной), убыль биомассы на участках А и В при пересчете в азотный эквивалент составляет 180 $\mu\text{molN}/\text{m}^2$ в день.

Таким образом, с учетом всех определенных выше процессов, окончательное уравнение модели, описывающее прирост биомассы рудитапеса (ΔCB) в азотном эквиваленте (molN/m^2 в день) определяется как:

$$\Delta CB = [Потребленная\ пища - Экскреция - Экскреция\ Аммония] \times 24 - Смертность - Вылов \quad (11).$$

Калибровка и испытание модели. Имитационный эксперимент для верификации совмещенной эколого-физической модели был поставлен для периода в 10 месяцев, с марта по декабрь. Вводимые в модель в качестве управляющих почасовые ряды метеорологических данных соответствовали реальным наблюдаемым условиям с марта по декабрь 2003 года. После старта модели результаты всех моделируемых физических, биохимических и биологических параметров стабилизировались только к концу первого моделируемого месяца. Поэтому первый период протяженностью в месяц не рассматривался как репрезентативный и был исключен из обсуждения.

Верификация модели была произведена путем сравнения полученных в результате эксперимента временных серий данных по температуре воды, хлорофилла- a и взвешенного органического азота на участках обитания рудитапеса А, В и С с данными, полученными в результате наблюдений в 2003 г. в точках, расположенных на этих участках. Для соответствия результатов, выдаваемых моделью реально наблюдаемой ситуации, некоторые модельные параметры были калиброваны (калиброванные параметры отмечены в табл. 4). Результаты последнего теста, приведенные на рис. 3, показывают, что в результате калибровки было достигнуто удовлетворительное соответствие смодели-

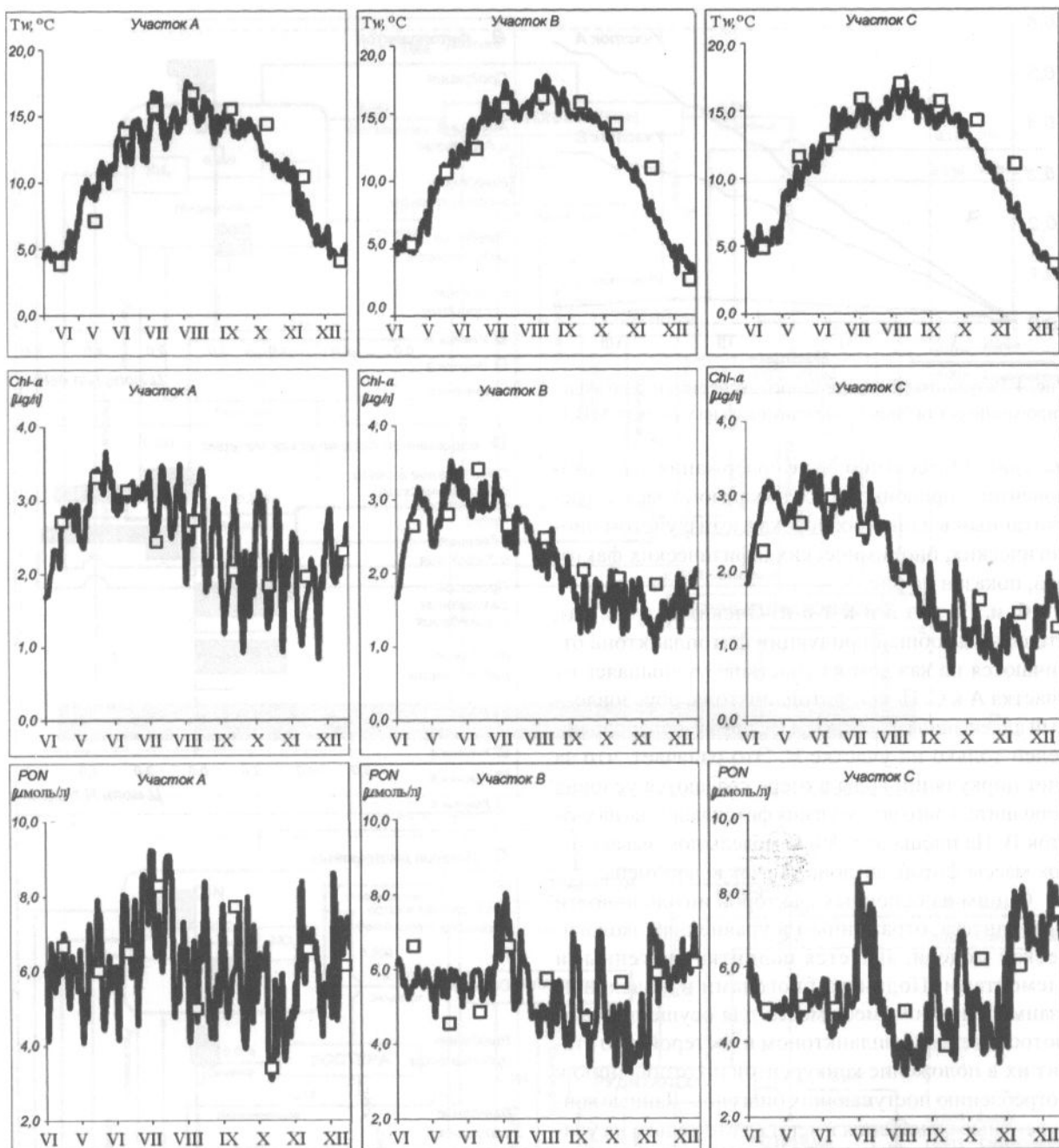


Рис. 3. Сравнение смоделированных значений (сплошная линия) с измеренными в 2003 г. (точки) на участках А, В, С: температуры воды (T_w , °C), фитопланктона (хлорофилл- a , Chl- a , $\mu\text{g/l}$), и взвешенной органической материи (PON, $\mu\text{mольN/l}$), средних по столбу воды от поверхности до дна

лированных временных серий для средней температуры воды в столбе воды от дна до поверхности, хлорофилла- a и взвешенного органического азота на трех участках — А, В и С.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Моделирование роста рудитапеса

Имитационный эксперимент по моделированию роста биомассы рудитапеса был поставлен на

модельном интервале с мая по август. Результаты эксперимента показали различное увеличение биомассы рудитапеса на участках А, В и С (рис. 4). Данное различие в рамках модели может быть объяснено исходя из аргументов функции роста биомассы рудитапеса, каковыми являются температура окружающей среды и концентрация компонентов питания рудитапеса: фитопланктона, донных диатомовых и взвешенной органической

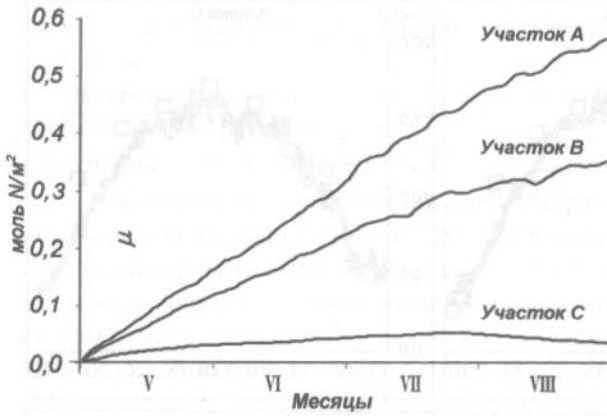


Рис. 4. Результаты имитационного эксперимента по моделированию роста биомассы рудитапеса на участках А, В, С

материи. Массовый баланс содержания этих компонентов в придонном слое на каждом участке, рассчитанный в единицах потока азота с учетом биологических, биохимических и физических факторов, показан на рис. 5.

Фитопланктон. Очевидно (рис. 5а), что объемы общей продукции фитопланктона отличаются на каждом из участков, уменьшаясь от участка А к С. Поток фитопланктона, обусловленный адвективным переносом и диффузией, положителен только на участке В. Это означает, что за счет циркуляции воды в озере создаются условия дополнительного поступления фитопланктона на участок В. На площадках А и С модель показывает отток массы фитопланктона за счет водообмена.

Одним из основных факторов интенсивности фотосинтеза, отраженным в уравнениях экологической модели, является подпитка биогенными элементами. Подпитка биогенами в модельном взаимодействии имеет место для осуществления фотосинтеза фитопланктоном и зостерой, что ставит их в положение конкурентов по отношению к потреблению поступающих биогенов. Данные конкурентные отношения имеют место только на участках В и С, поскольку заданное в модели распространение зостеры есть только на данных участках. На рис. 6, в контексте показанного среднего дневного распределения потоков азота в придонном слое между компонентами модели на каждом из участков, приведены численные значения потребления растворенного неорганического азота зостерой и фитопланктоном для фотосинтеза. На обоих участках (В и С) потребление зостерой превосходит потребление фитопланктоном более чем в два раза.

На рис. 7 показан баланс массы растворенного неорганического азота и суммарный обмен массы вследствие физических и биохимических про-

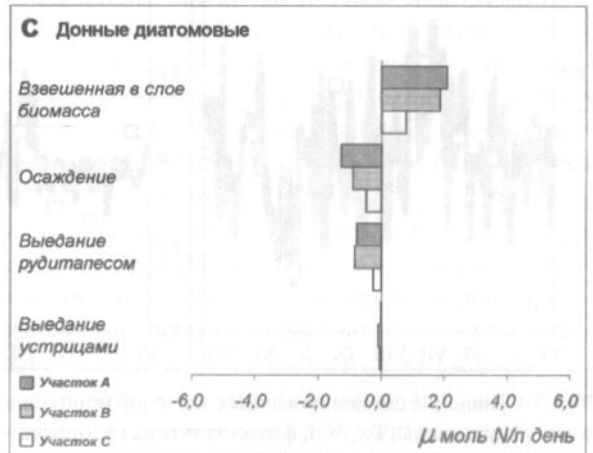
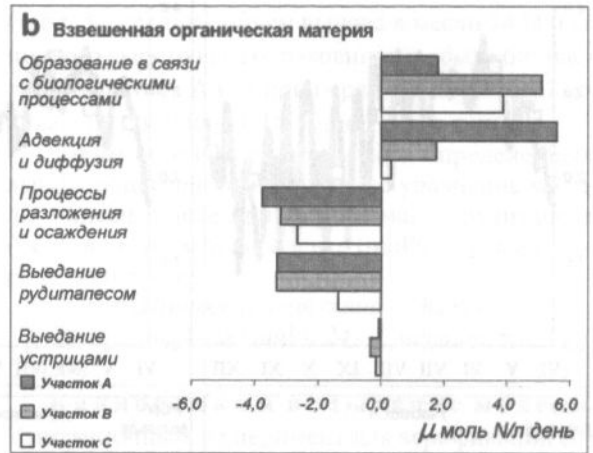
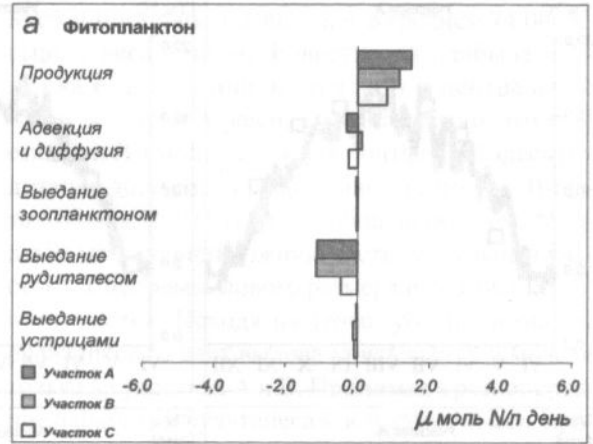
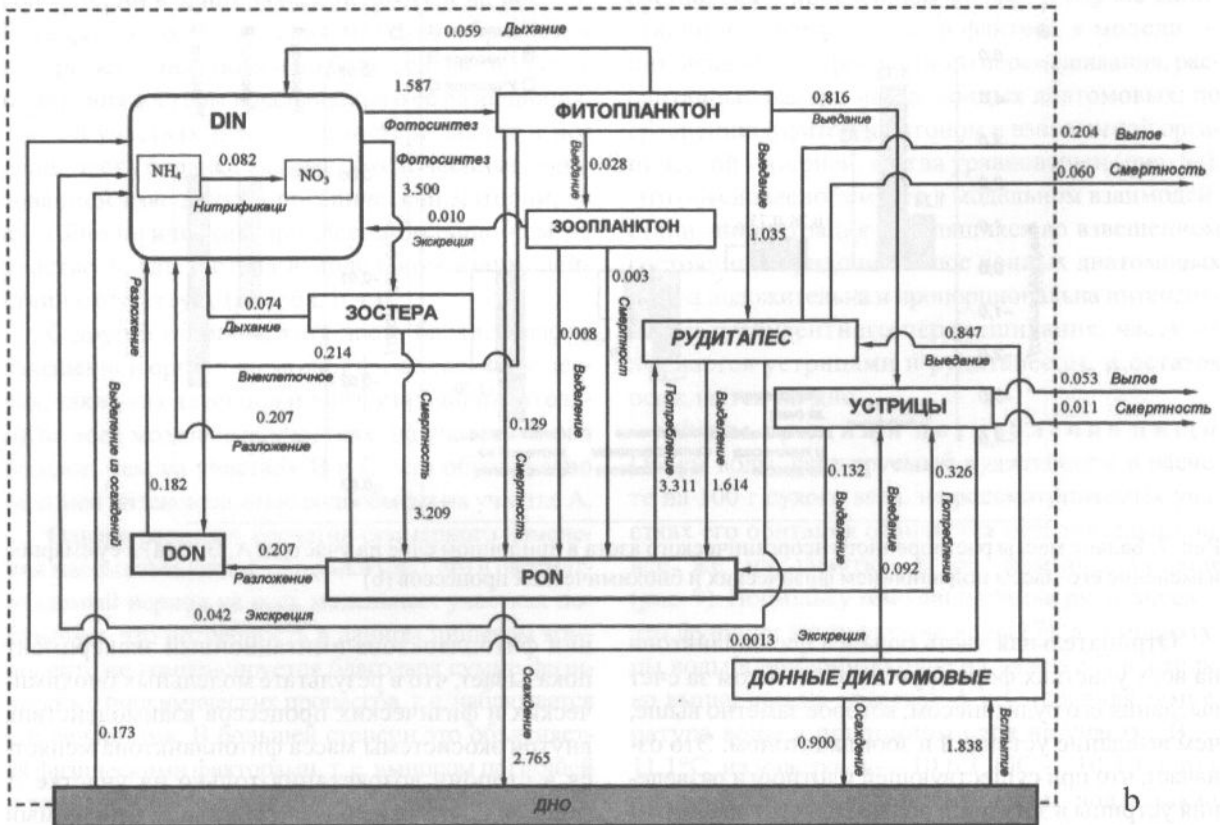
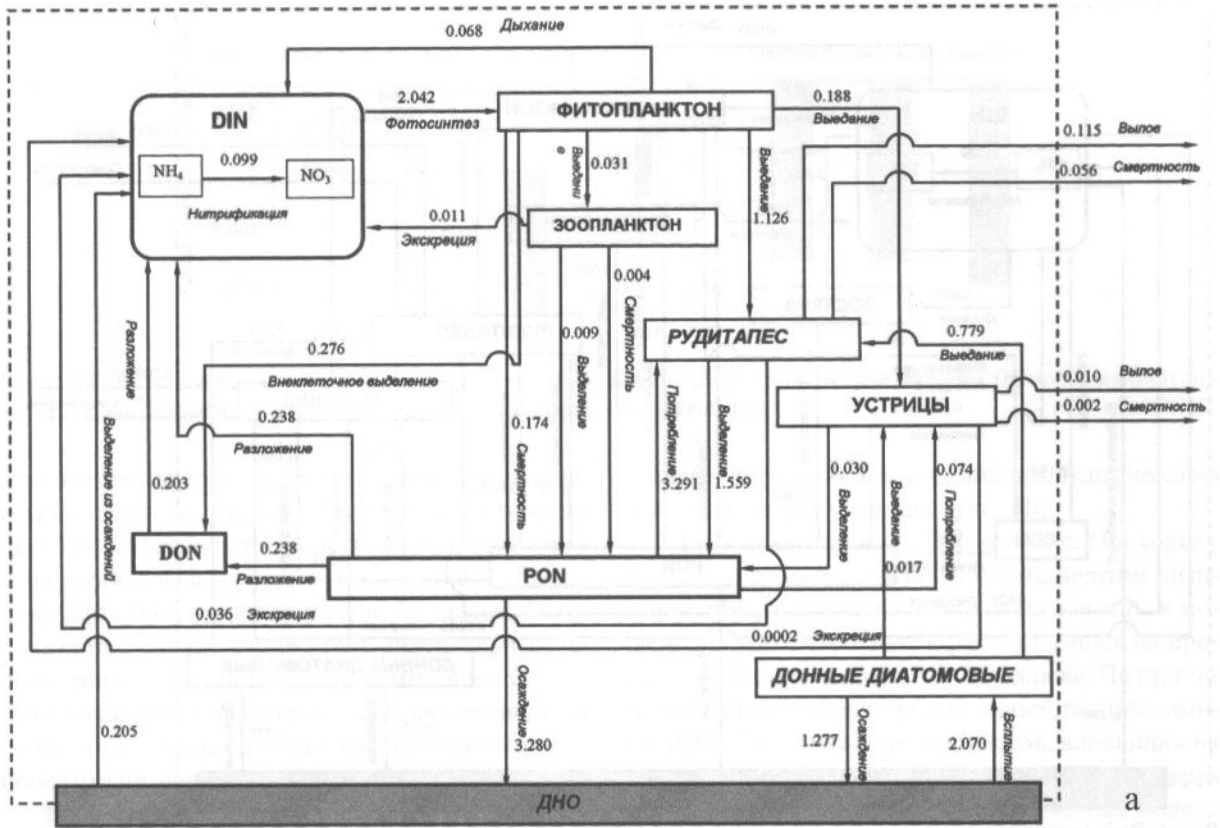


Рис. 5. Баланс массы компонентов питания в придонном слое на участках А, В, С: а) Фитопланктон; б) Взвешенная органическая материя; в) Донные диатомовые

цессов. Очевидно, что лишь на модельном участке А присутствует небольшой положительный баланс этого биогена. На площадках В и С баланс отрицательный, что указывает на недостаток суммарного поступления неорганического азота за счет физических и биохимических процессов.

Рис. 6. Распределение потоков азота в придонном слое ($\mu\text{моль N/l}$ день) на участках: А—(а), В—(б), С—(с)

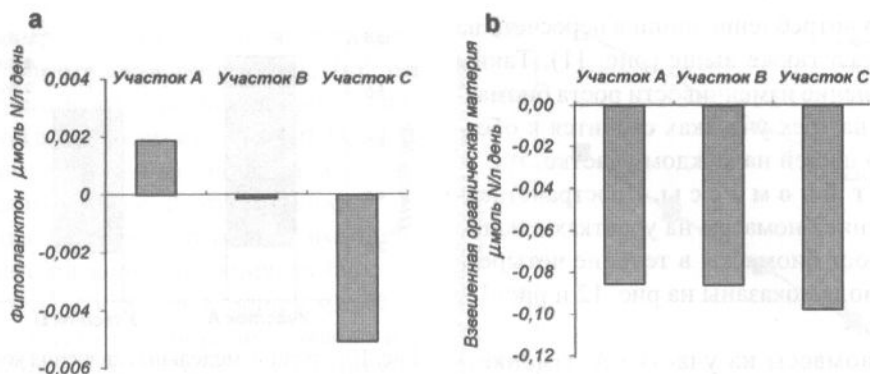


Рис. 8. Суммарное изменение массы фитопланктона (а) и взвешенной органической материи (б) под влиянием физических, биологических и биохимических процессов на участках А, В, С

ком обеспечивает потребности в нем, как в пищевом компоненте, учитываемых в модели потребляющих его звеньев трофической цепи: зоопланктона, рудитапеса и устриц. На участке В модель показала отрицательный баланс биомассы фитопланктона, однако же не столь значительный по сравнению с участком С, где сумма всех биологических и физических процессов дает очевидный недостаток обеспеченности участка данным компонентом питания.

Взвешенная органическая материя. Массовый баланс взвешенной органической материи в единицах азота показан на рис. 5b. Взвешенная органическая материя образуется внутри эстуария Аккеси по большей части за счет отмирания zostеры и дальнейшего ее разрушения. Так, на участках В и С, где zostера задана в модели, часть баланса массы, обусловленная образованием взвешенной органической материи, за счет биологических процессов больше, чем на участке А, где zostера в модельном взаимодействии отсутствует (рис. 6a, b, c).

С другой стороны, хотя часть баланса массы взвешенной органики, за счет физических процессов, таких как адвекция и диффузия, положительна на всех модельных участках, на участке А она больше, чем на участках В и С, что обусловлено большей интенсивностью водообмена на участке А.

Однако результат расчетов суммарного изменения массы взвешенной органики (рис. 8b) в рассматриваемый период на всех модельных участках показывает, что потребность в данном пищевом компоненте не компенсируется благодаря сумме физических и биохимических процессов, т. е. наблюдается его недостаток. В большей степени это объясняется физическими факторами, т. е. выносом погибшей и разрушенной zostеры в бухту и далее в океан.

Потребление частиц органической материи устрицами, как и в случае фитопланктона, не со-

ставляет значимой конкуренции для рудитапеса на всех модельных участках (рис. 5b).

Донные диатомовые. Поскольку донные диатомовые являются компонентом питания устриц и рудитапеса, они были введены в модель для того, чтобы этот факт отразился на процессе роста и того и другого моллюска. По причине отсутствия литературных данных, ряд биохимических и биологических процессов, влияющих на изменение их концентрации в придонном слое, нами не учитывался, поэтому математическая модель их взаимодействия с окружающей средой была составлена в простейшей форме. В случае единственного возмущающего фактора в модели — интенсивности турбулентного перемешивания, рассчитанный баланс массы донных диатомовых, по сравнению с фитопланктоном и взвешенной органической материей, всегда уравновешен (рис. 5c). Это обусловлено тем, что в модельном взаимодействии концентрация находящихся во взвешенном состоянии в придонном слое донных диатомовых всегда положительна и пропорциональна интенсивности турбулентного перемешивания, часть их выедается устрицами и рудитапесом, и остаток осаждается на дно.

Фильтрация и потребление пищи. Объем воды, фильтруемый рудитапесом в расчете на 100 г сухого веса, на рассматриваемых участках его обитания отличается незначительно, но все же на участке В он немного больше (рис. 9). Поскольку темп фильтрации рудитапеса — это функция температуры воды (7), а температуры воды в придонном слое на участке В несколько выше, чем на участках А и С (средняя температура воды в придонном слое на участке В — 11,1°C, на участке А — 10,6°C и С — 10,4°C), то и объем фильтруемой рудитапесом воды также выше. Отметим, что суммарная концентрация компонентов питания выше на участке А (рис. 10), и

соответственно потребление пищи в пересчете на 100 г сухого веса также выше (рис. 11). Таким образом, объяснение изменчивости роста биомассы рудитапеса на трех участках сводится к обеспеченности его пищей на каждом участке.

Прирост биомассы. Пространственное распределение биомассы на участках в конце августа и прирост биомассы в течение четырехмесячного периода показаны на рис. 12 и рис. 13, соответственно.

Прирост биомассы на участке А изменяется в пределах 0,2–0,8 molN/m^2 , на участке В — 0,1–0,4 molN/m^2 и С — 0,0–0,04 molN/m^2 . Учитывая

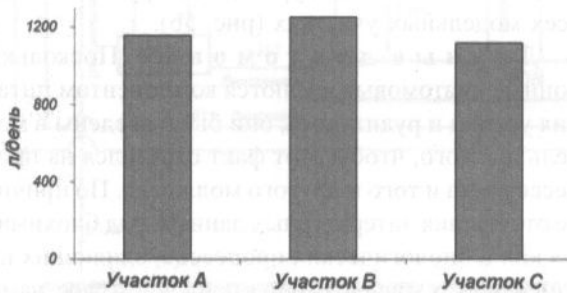


Рис. 9. Средние модельные значения объема фильтруемой воды на 100 гр. сухого веса биомассы рудитапеса на участках А, В, С

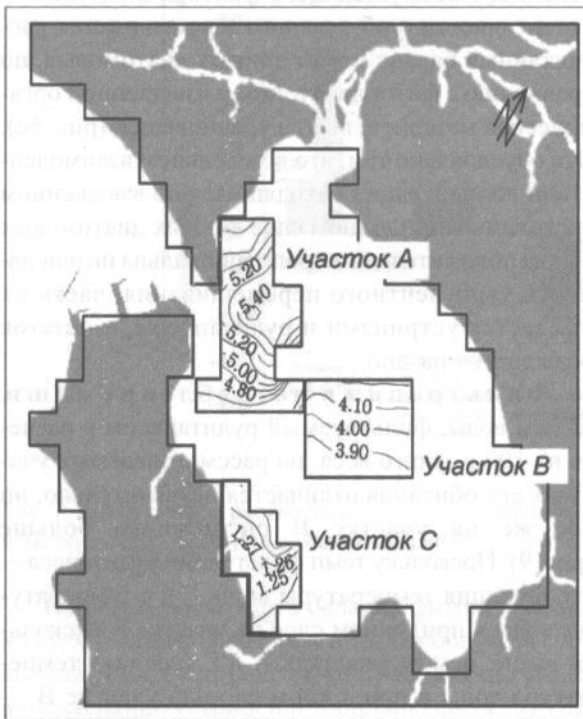


Рис. 12. Распределение биомассы рудитапеса (molN/m^2) в конце августа, полученное в результате модельного эксперимента

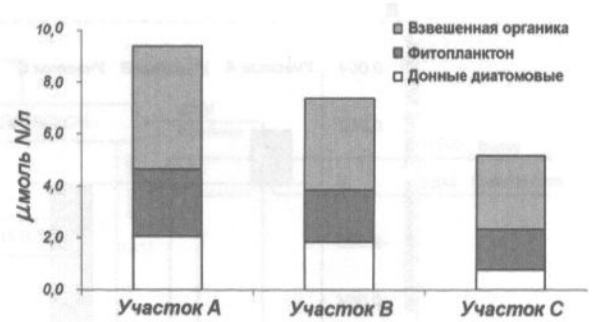


Рис. 10. Средние модельные значения концентрации компонентов питания в придонном слое на участках А, В, С

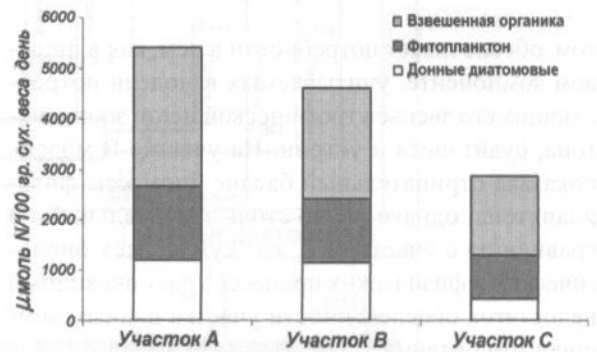


Рис. 11. Средние модельные значения потребления компонентов питания на 100 гр. сух. веса биомассы рудитапеса на участках А, В, С

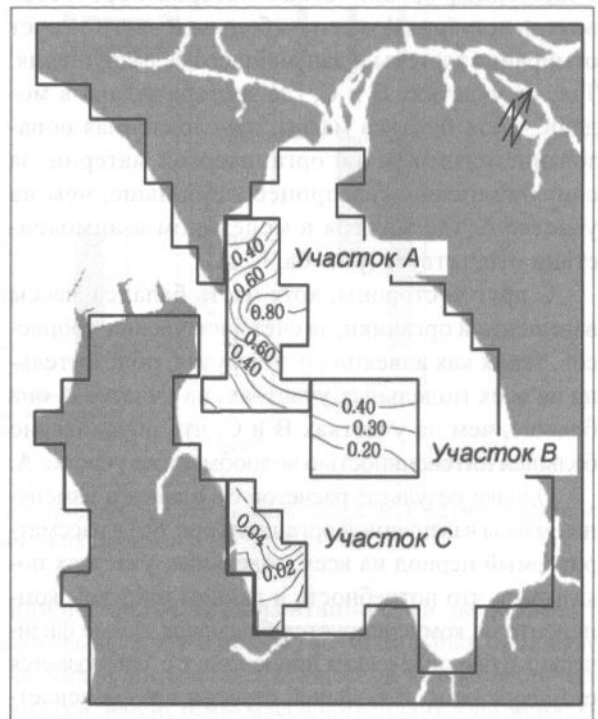


Рис. 13. Распределение прироста биомассы рудитапеса (molN/m^2) на конец августа, полученное в результате модельного эксперимента

соотношение содержания азота в тканях рудитапеса и средние параметры моллюска (табл. 4b), эти величины соответствуют в среднем приросту биомассы модельной особи рудитапеса 0,04, 0,03 и 0,01 в граммах сухого веса за 4-месячный модельный период на каждом участке, соответственно.

Рассчитанные нами по результатам имитационного эксперимента данные по приросту биомассы средней особи рудитапеса, в общем удовлетворительно согласуются с данными, приводимыми Винатой (Winata, 2001). Эксперимент Винаты по искусственному выращиванию рудитапеса проводился в лабораторных условиях в бассейне с температурой воды, поддерживаемой на уровне 15–20°C и обильным кормлением рудитапеса исключительно фитопланктоном. При этом за три месяца был отмечен прирост биомассы особей рудитапеса по разным размерным классам, изменяющийся в пределах от 0,002 до 0,3 грамм сухого веса ткани. Прирост биомассы средней особи составлял 0,06 грамм сухого веса ткани.

Влияние эффекта плотности обитания на рост. Проведенные Винатой (Winata, 2001) измерения роста раковины рудитапеса в природных условиях при содержании моллюска в садках показали, что темпы его естественного роста на участках А, В и С отличаются, при этом было выдвинуто предположение о том, что наряду с прочими, имеет место влияние на рост рудитапеса эффекта плотности обитания.

Мы поставили ряд модельных имитационных экспериментов с использованием различных сценариев задания начальной плотности рудитапеса на участках при одних и тех же прочих условиях, в том числе плотности устрицы. Полученные результаты отражают зависимость прироста продукции на каждые 100 грамм сухого веса биомассы за 4 месяца для рудитапеса и устрицы в зависимости от заданной плотности рудитапеса.

Результаты моделирования, представленные на рис. 14, показывают очевидную простую линейную зависимость между показателями прироста продукции (продукция на биомассу) и значением начальной плотности рудитапеса. Также очевидно, что увеличение плотности рудитапеса приводит к снижению прироста продукции устриц, поскольку кормовая база этих моллюсков общая, а рост рудитапеса влечет за собой возрастание пищевой конкуренции по отношению к устрицам, плотность которых во всех сценариях эксперимента оставалась неизменной.

С целью ответа на вопрос, какова оптимальная плотность обитания рудитапеса на каждом из уча-

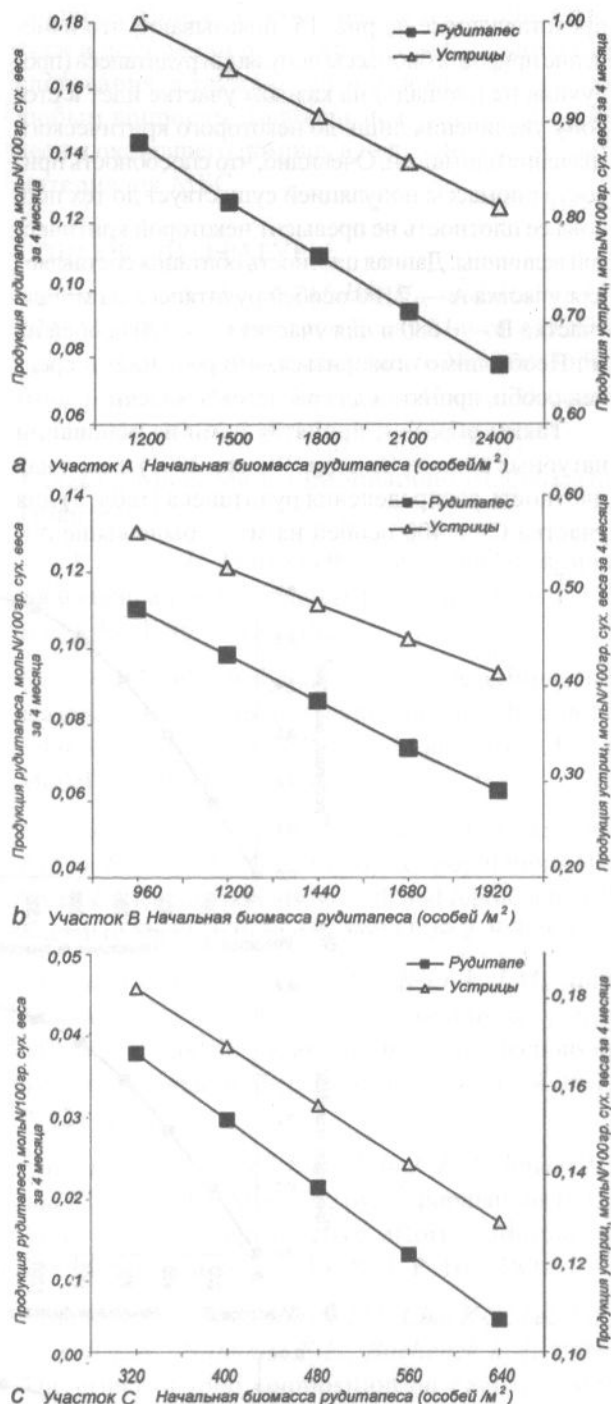


Рис. 14. Рассчитанные в модели значения прироста биомассы (продукция на биомассу) рудитапеса и устрицы в зависимости от задания величины начальной биомассы рудитапеса на участках А — (а), В — (б), С — (в)

стков, при которой прирост его продукции, при неизменных прочих условиях, в т. ч. обеспеченности кормом, был бы максимален, мы рассчитали изменение продукции рудитапеса в пересчете на площадь в зависимости от плотности его обитания на данной площади. Результаты моделирования,

представленные на рис. 15, показывают, что изменение прироста биомассы популяции рудитапеса (продукция на площадь) на каждом участке идет в сторону увеличения лишь до некоторого критического значения плотности. Очевидно, что способность прироста биомассы популяцией существует до тех пор, пока ее плотность не превысит некоторой критической величины. Данная плотность обитания составляет для участка А — 2100 особей рудитапеса на m^2 , для участка В — 1680 и для участка С — 320 особей на m^2 . Необходимо оговориться, что речь идет о средней особи, принятой для расчетов в модели.

Таким образом, принятая нами на основании натурных данных Винаты (Winata, 2001) начальная плотность распределения рудитапеса (табл. 5) для участка С — 400 особей на m^2 — была выше оп-

тимального предела плотности, а для участков А и В — 1500 и 1200, соответственно, — ниже. Следовательно, опираясь на результаты моделирования, можно считать, что фактор плотности обитания рудитапеса в зависимости от места дислокации части популяции в озере, наряду с распределением кормовой базы, также оказывает влияние на его рост и объясняет существующую и наблюдаемую на практике неравномерность его распределения и роста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ограничения физической модели не позволили исследовать влияние такого важного физического фактора, наблюдаемого в эстуарии Аккеси, как осушение части литоральных отмелей, на которых

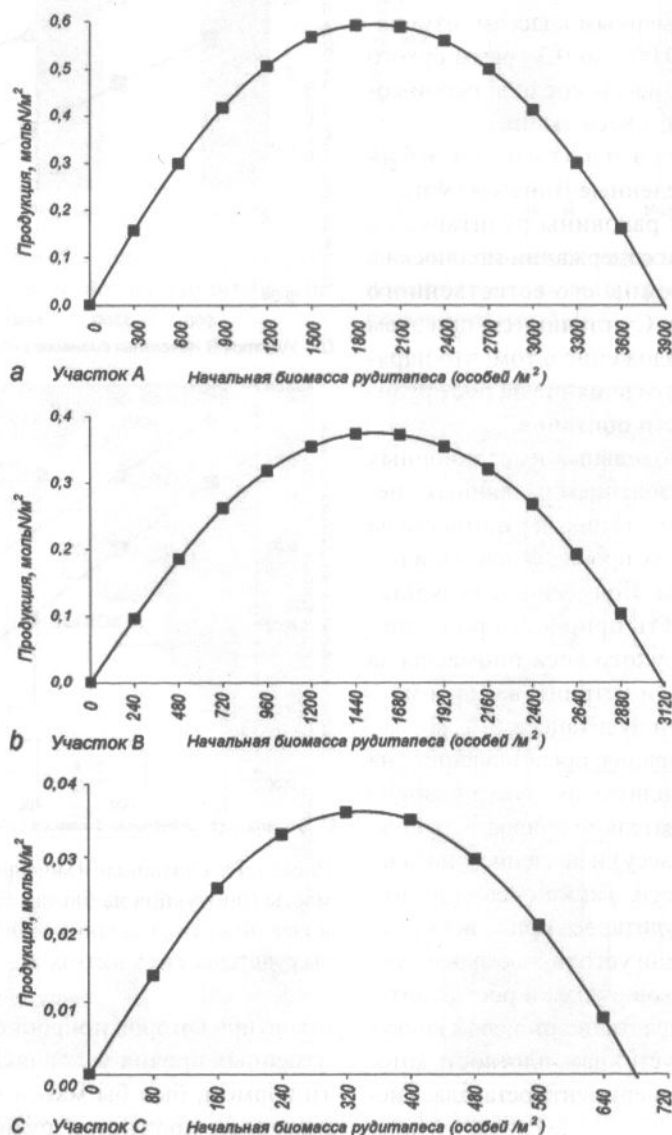


Рис. 15. Рассчитанные в модели значения прироста биомассы (продукция на площадь) рудитапеса в зависимости от задания величины начальной биомассы рудитапеса на участках А (а), В (б), С (с)

обитает рудитапес, во время сильных отливов и резкий перепад солености при движении приливного фронта. Также не брался в расчет разный рост размерных классов рудитапеса и его воспроизводство в озере Аккеси в августе. Эти данные о физических и биологических условиях могут быть учтены в модели после дополнительных полевых наблюдений и биологических экспериментов, что позволит более подробно описать динамику внутривидовых взаимодействий рудитапеса и конкурентных отношений с устрицей в почти закрытом озерном эстуарии Аккеси.

Тем не менее, результаты данного исследования позволяют сделать предварительное заключение о том, что рудитапес является заметным пищевым конкурентом для устрицы в донном слое, поскольку, как показали результаты численных экспериментов, именно этот моллюск, а не устрица, потребляет в этом слое преобладающий объем пищевых компонентов. Этот факт может быть важным для менеджмента марикультур в озере и понимания места рудитапеса и устрицы в морской экосистеме Аккеси, поскольку их пищевая и коммерческая ценность, как продуктов промысла, значительно отличаются. Если разведение марикультуры устриц является одной из основных отраслей рыбопромышленного кооператива г. Аккеси, его торговым брендом, известным по всей Японии и приносящим значительный доход, особенно в период так называемого «Праздника устриц», устраиваемого ежегодно, на который приезжают тысячи туристов, то добыча рудитапеса, хотя и составляет в общей массе более двух третей от добычи устрицы, все же не является отраслью, определяющей, с экономической точки зрения, развитие кооператива и города.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят постоянных сотрудников и студентов Морской биологической станции Аккеси университета Хоккайдо, которые помогли в выполнении гидрологических наблюдений и отборе проб на биохимический анализ в 2003–2004 гг.

Благодарим к. ф.-м. н. Б. Архипова, заведующего сектором математического моделирования водных систем Вычислительного центра им. Дороницина Российской АН и доктора И.А. Ольберт из Департамента Гражданской Инженерии Национального Университета Ирландии, Гэллуэй, за их советы по применению Принстонской Океанической Модели на мелководье.

Особая благодарность доктору Х. Мукаи, профессору Университета Хоккайдо, руково-

дившему Морской биологической станцией Аккеси в период сбора материала для данного исследования, а также консультировавшего нас по любым вопросам, касающимся экосистемы Аккеси и оказавшего помощь в получении архивных материалов МБС.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akabane H., Kishi M., Mukai H., and Iizumi H. 2003. The Responses of the Ecosystem of Akkeshi Lake, an Estuary in Northern Japan, to Nutrients Input from Terrestrial Area // *Bulletin of Coastal Oceanography*, Vol. 40. № 2. P. 171–179. (In Japanese)
- Akkeshi Fishery Market Information List, 2002. (In Japanese)
- Aioi K., Mukai H. 1980. On the distribution of organic contents in a plant of eelgrass (*Zostera Marina* L.) // *Jpn. J. Ecol.* 30. P. 189–192.
- Bach H.K. 1993. A dynamic model describing the seasonal variation in growth and the distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.) I. T. Model theory. *Ecol. Modell.* 65. P. 31–50.
- Hofmann E.E., Powell E.N., Klinck J.M., and Wilson E.A. 1992. Modeling oyster populations III. V. Critical feeding periods, growth and reproduction // *Journal of Shellfish Research*. Vol. 11. № 2. P. 399–416.
- Hofmann E.E., Powell E.N., Klinck J.M., and Saunders G. 1995. Modeling diseased oyster populations. I. T. Modeling *Perkinsus marinus* infections in oysters // *Journal of Shellfish Research*. Vol. 14. № 1. P. 121–151.
- Hofmann E.E., Powell E.N., Klinck J.M., Boyles S., and Ellis M. 1994. Modeling oyster populations II. U. Adult size and reproductive effort // *Journal of Shellfish Research*. Vol. 13. № 1. P. 165–182.
- Hyun K-H., Pang I-C., Klinck J.M., Choi K-S., Lee J-B., Powell E.N., Hofmann E.E., Bochenek E.A. 2001. The effect of food composition on Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) growth in Korea: a modeling study // *Aquaculture*. 199. P. 41–62.
- Iizumi H., Taguti S., Minami T., Mukai H. and Maekawa S. 1995. Distribution and variability of nutrients, chlorophyll-*a*, particulate organic matters, and their carbon and nitrogen content, in Akkeshi-Ko, an estuary in northern Japan. *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.* № 59. P. 43–67.
- Ivanov A. 1978. Introduction in oceanology. Moscow. "Mir". (Translated from French into Russian), p. 574.

- Japan/Meteorological/Agency/HP/http://www.jma.go.jp.
- Kawamiya M., Kishi M.J., Yamanaka Y., Sugino-hara N.* 1995. An ecological-physical coupled model applied to station Papa // *J. Oceanogr.* 51. P. 635–664.
- Kawamiya M., Kishi M.J., Kawser M.D., Sugimoto A., Sugimoto T.* 1996. Causes and consequences of spring phytoplankton blooms in Otsuchi Bay, Japan. *Continental Shelf Res.* 16 (13). P. 1683–1698.
- Kishi M.J., Uchiyama M.* 1995. A three-dimension numerical model for a mariculture nitrogen cycle: case study in Shizugawa Bay, Japan // *Fish. Oceanogr.* 4 (4), P. 303–316.
- Kobayashi M., Hofmann E.E., Powell E.N., Klinck J.M., Kusaka K.* 1997. A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Aqua-culture.* 149. P. 285–321.
- Kusuki Y.* 1978. Relationship between quantities of fecal material produced and of the suspended matter removed by Japanese oyster. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 44. P. 1183–1185.
- Mukai H., Iizumi M., Kishi M.* 2002. Substance inflow from land in stationary and not stationary state in Akkeshi Water System. *Ocean.* Vol. 34. № 6. 449–457. (in Japanese).
- Mellor G.L.* 1998. User's guide for a three-dimensional, primitive equation numerical ocean model. Report: Program in Atmospheric and Oceanic Sci. Princeton University Princeton NJ 08544-0710, 35 p.
- Mellor G.L.* 2004. User's guide for a three-dimensional, primitive equation numerical ocean model. Report: Program in Atmospheric and Oceanic Sci., Princeton University Princeton NJ 08544-0710, 56 p.
- Mellor G.L., Yamada T.* 1982. Development of a turbulence closure model for geophysical fluid problems. *Reviews of Geophysical Research* 20. P. 851–875.
- Mukai H., Aioi K., Koike I., Iizumi H., Ohtsu M. and Hattori A.* 1979. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera Marina* L.) in temperate waters of the Pacific Coast of Japan. I. T. Growth analysis in spring-summer // *Aquatic Botany.* 7. P. 47–56.
- Nakamura H., Mukai H., Moroi M., Hamano S. Katsuragawa H., Gomi H.* 2005. Meteorological and oceanographical measurements at Akkeshi MBS in 2003–2004. Activity report of Akkeshi Marine Biological Station, Hokkaido University. P. 34–63.
- Nakata K.* 1993. Ecosystem Model; its formulation and estimation method for unknown rate parameters.