

## ФРАКЦИОНИРОВАНИЕ ПЛАНКТОНА С ПОМОЩЬЮ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОЙ ФИЛЬТРАЦИИ И ПОСТРОЕНИЕ ПИРАМИД БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Савицкий М.А.<sup>1</sup>, Кузнецов А.В.<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> ГБОУ «Центр дополнительного образования «Малая академия наук»

г. Севастополь, РФ

<sup>2</sup> ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН

просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РФ

<sup>3</sup> Севастопольский государственный университет

ул. Университетская 33, г. Севастополь, 299053, РФ

Поступила в редакцию 30.06.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0596

**Аннотация.** Модели хищник-жертва Лотки–Вольтерры используются для изучения экологии сообществ, но их способность генерировать пирамиды Элтона в сравнении с полевыми данными подробно не исследовалась. В данной работе вместо систем обыкновенных дифференциальных уравнений (ODE – ordinary differential equation) использовали агентно-ориентированное программирование (ABM – agentbased modeling). Показано, что двухкомпонентная система продуцент-консумент нестабильна, тогда как трёхкомпонентная система с консументами 1-го и 2-го порядка стабильна при длительной симуляции. Временные срезы по ходу выполнения программы могут порождать как пирамиды Элтона, так и каскады. Результаты моделирования согласуются с экспериментами по разделению черноморского планктона из района м. Фиолент (Крым) на фракции размером от 2 мм до 2 мкм. Хотя биоразнообразие в отдельных пробах в разные моменты времени, как и обилие варьируют в широких пределах, оба показателя предсказуемо снижаются с повышением трофического уровня в случае увеличения числа экспериментов с течением времени.

**Ключевые слова:** модель Лотки–Вольтерры, пирамида Элтона, агентно-ориентированное программирование, последовательная фильтрация, микропланктон.

### ВВЕДЕНИЕ

Под биоразнообразием понимают разнообразие форм жизни на трёх уровнях её организации: генетическое разнообразие, видовое разнообразие и экосистемное биоразнообразие, то есть разнообразие самих экосистем. Поэтому, видовое богатство в данной среде обитания можно принять как один из аспектов биоразнообразия. Чем больше разнообразие видов, тем обширнее взаимодействие между ними. В свою очередь, организмы связаны между собой в пищевые сети. При этом, чем выше связность сети, тем больше стабильность экосистемы [1], т.к. у каждого организма есть выбор. Существенным моментом является связь между биоразнообразием и функционированием экосистемы [2]. Последствия уменьшения биоразнообразия для функционирования экосистем вызывают значительную тревогу. Так, изучение коралловых рифов показывает, что как биоразнообразие, так и биомасса являются показателями здоровья рифов [3]. Традиционно исследования сосредоточены на видовом разнообразии в пределах отдельных трофических уровней. На большом количестве материала показано, что видовое богатство последовательно уменьшается в ряду трофических уровней [4], а структура трофического разнообразия морских местообитаний в целом имеет пирамидальную форму [5]. Распределение видового богатства по трофическим уровням зависит от внешних факторов [6], общего числа видов в сообществе [7] и рассматриваемого пространственного масштаба [8].

Фитопланктон является первичным продуцентом органического вещества в морских экосистемах, находясь в основании пищевых цепей, что обуславливает интерес к его исследованию [9-11]. Изучение фитопланктона Севастопольской бухты было начато Н.В. Морозовой-Водяницкой [12] и продолжено другими исследователями. Было показано, что количество видов в планктонном сообществе варьирует от 150 до 200 [13]. В течение года в бухте наблюдается сезонная динамика фитопланктона, т.е. последовательная и закономерная смена одних видов другими на определённом участке во времени [14]. Так, зимой, весной и осенью в Севастопольской бухте доминируют диатомовые, летом – динофитовые водоросли, в январе-феврале регулярно наблюдается интенсивное развитие *Skeletonema costatum*, а в апреле-мае – различных видов из рода *Chaetoceros*. Выявлено несколько циклов в развитии фитопланктона в течение года с периодичностью от 0,5 до 2 месяцев. Интересно, что максимумы численности водорослей и концентрации хлорофилла-а в основном формируются либо одним, либо двумя-тремя доминирующими видами, а в холодный период наблюдалась более быстрая смена доминирующих видов, чем в тёплое время года [15,16].

Обычно динамические смены объясняют тем, что экологическое сообщество лимитировано питательными веществами для отдельных видов [17]. Для описания конкурентных отношений в сообществах были разработаны соответствующие математические модели, начиная с канонических уравнений экспоненциального [18] и логистического [19,20] роста, включая системы линейных дифференциальных уравнений хищник-жертва [21,22], матричные популяционные модели [23,24] и более сложные многокомпонентные модели «вольтерровского» типа

[25]. К этому можно добавить регуляцию численности популяции по кворум-механизму, впервые открытому у бактерий [26], а ныне известному и у планктонных организмов [27]. Показано, что биообъекты способны регулировать как собственный рост и размножение, так и оказывать влияние на членов сообщества. Знание молекулярных механизмов таких процессов чрезвычайно важно и интенсивно исследуется [28,29].

С другой стороны, для общего описания функционирования экосистемы необходимы интегральные оценки сообщества организмов, а также характеристики взаимодействий живого и косного вещества. Наглядным примером такого подхода является экологическая пирамида, впервые разработанная Ч. Элтоном [30], которая представляет графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами всех уровней. Различают несколько типов экологических пирамид: видов, чисел, биомассы, энергии и т. д. В силу правила Р. Линдемана [31], согласно которому на каждом этапе передачи по пищевой цепи теряется примерно 90% вещества и энергии и только 10% переходит к очередному потребителю, количество трофических уровней конечно. Данное обстоятельство позволяет изучать пищевые цепи реальных сообществ. Так, с целью оценки морского планктона была разработана линейка устройств последовательной фильтрации Viber и испытана в акватории г. Севастополь [32]. Обнаружено, что распределение числа «морфотипов» по разным размерным фракциям может трансформироваться в каскады [33]. Мы предполагаем, что искажение пирамид разнообразия видов [5], наблюдаемое в отдельных пробах, происходит в результате конкурентных отношений между организмами. Представляет несомненный интерес всесторонне исследовать существующую проблему. Данная работа посвящена изучению организмов размером от 2 мм до 2 мкм на примере модельной станции в районе пляжа Каравелла на м. Фиолент в районе г. Севастополь (Крым, Чёрное море).

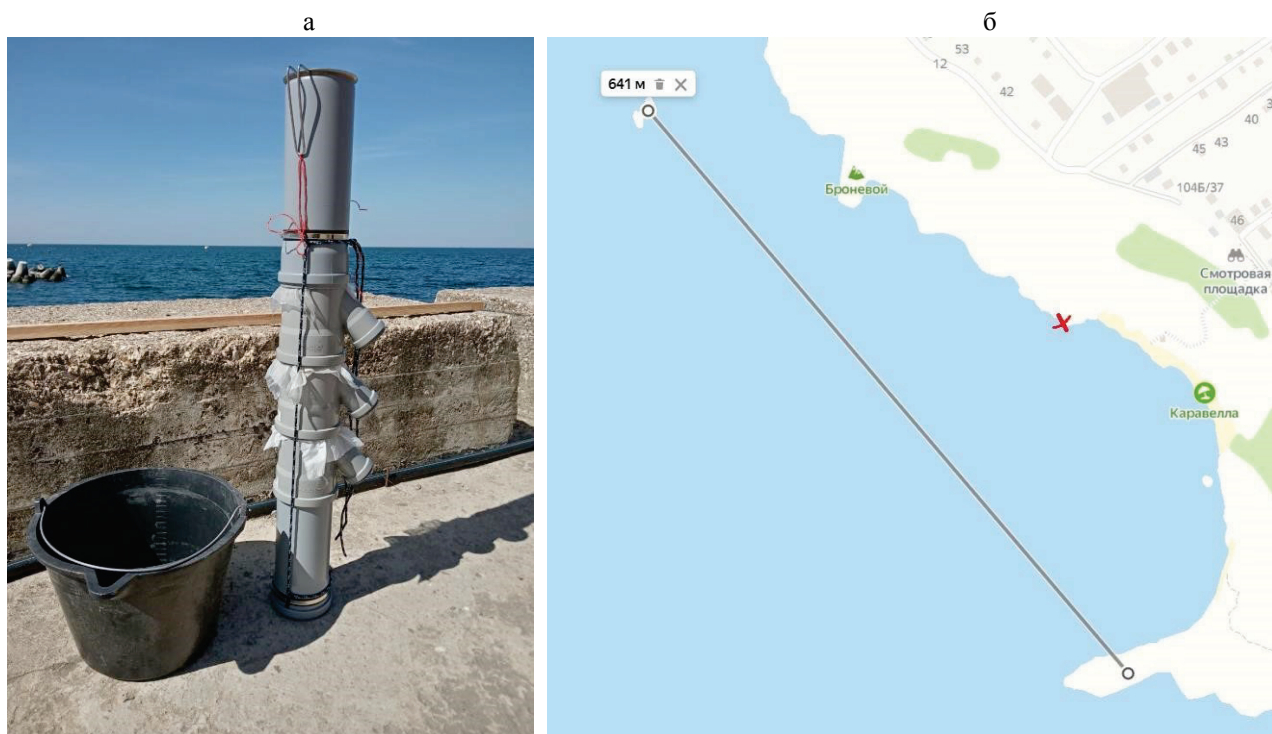
### ПОСТАНОВКА ЦЕЛИ И ЗАДАЧ

Нами предпринята попытка анализа размерной структуры и трофических связей в локальном планктонном сообществе Чёрного моря путём сопоставления натурных данных с результатами имитационного моделирования. Исходили из того, что понятия «численность» (число особей) и «разнообразие» (в данном случае – число «морфотипов» в пробе) теоретически сопоставимы [5], хотя на материале из близкого района не было показано, что число видов и численность планктона коррелируют [13]. В силу того, что экологические пирамиды отражают не только распределение интегральных характеристик сообщества, таких как численность, биомасса или продукция по трофическим уровням, но и могут визуализировать разнообразие видов на трофических уровнях [5], в данной работе, как в статье Уфимцевой и Кузнецова (2022), рассматривается распределение числа «морфотипов» по разным размерным фракциям, которые предполагаются эквивалентными трофическим уровням, что позволяет конструировать «пирамиды Элтона» для биоразнообразия. Рассматриваются причины нарушения формы пирамид в отдельных пробах, что обозначено, как «каскады», которые преобразуются обратно в пирамиды при суммировании данных по длительным интервалам времени. Исследуются размерные спектры разнообразия в отдельных пробах и сравниваются со спектрами обилия особей, полученными при компьютерном моделировании в отдельные моменты времени.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор и сепарацию планктона осуществляли во второй половине лета 2022 г. в районе пляжа Каравелла с географическими координатами 44°30'43.3"N 33°28'44.0"E на м. Фиолент. Для этого использовали установку последовательной фильтрации Viber-6 диаметром 11 см и длиной 98 см, состоящую из 5 вставляемых друг в друга секций, между которыми прокладывались нейлоновые сетки различной ячеистости. Диаметр отверстий входного сита составлял 2 мм, последующих – 300, 150 и 84 мкм, размер пор последнего волоконного фильтра EN14683 был 1–5 мкм. Вся конструкция в сборе скреплялась репшнуром. Сепаратор Viber-6 в сборе без поплавков и грузил показан на рисунке 1а. Устройство позволяет изучать нано- (2–20 мкм), микро- (20–200 мкм) и мезо- (200 мкм – 20 мм) планктон. Применяли два способа отбора проб: стационарную фильтрацию и сбор планктона из поверхностного горизонта протягиванием пробоотборника (горизонтальный лов). В первом случае образцы собирали в поверхностном слое воды, забрасывая ведро с верёвкой со скалы; заливали по 100 л воды. Место сбора прибрежного планктона находилось правее пляжа Каравелла на скале с глубиной под ней более 2 м (рис. 1б). Во втором случае применяли горизонтальный лов с надувной весельной лодки на глубине 50 см. Лов начинали с пляжа Каравелла в направлении арки Диана, потом до острова Звериный (наше обозначение) недалеко от м. Броневой, и далее обратно к пляжу. Таким образом, сбор планктона вдали от берега осуществляли со скоростью ~5 км/ч на дистанции около 1500 м (рис. 1б). Было проведено три экспедиции: 13.07.22, 03.08.22 и 31.08.22, причём, в первой поездке испытывали установку Viber-6 в двух режимах – стационарного отбора и горизонтального лова, а в остальных случаях только протягиванием пробоотборника.

Обработка проб. Образцы смывали с фильтров 5 мл искусственной морской воды с солёностью 18‰, фиксировали 2,5% глутаровым альдегидом и хранили при 4 °С. Аликвоты по 200 мкм исследовали на часовом стекле под бинокулярной лупой ZEISS Stemi 305 при увеличениях от 8 до 40 раз. Препараты фотографировали на предметном стекле под микроскопом Nikon Eclipse Ts2R при увеличении 400 раз. Так как у многих видов диагностические признаки малозаметны, проводили идентификацию с точностью до рода и использовали понятие «морфотип», т.е. сводили в одну категорию все объекты, обладающие визуально схожими морфологическими признаками [33].



**Рисунок 1.** Устройство Viber-6 (а) и место сбора проб на м. Фиолент (б), где крестиком обозначено место сбора планктона возле берега, а линией горизонтальный лов вдали от берега

Имитационное компьютерное моделирование проводили в среде NetLogo. Применяли программу Wolf Sheep Predation (Docked Hybrid).nlogo для изучения двухкомпонентной системы в терминах обыкновенных дифференциальных уравнений (ODE) и агентно-ориентированного моделирования (ABM), а также программу WolfSheepPredation.nlogo для ABM-анализа двухкомпонентной и трёхкомпонентной систем [34-36]. В простейшем случае использовали аналитическую модель Лотки-Вольтерры:

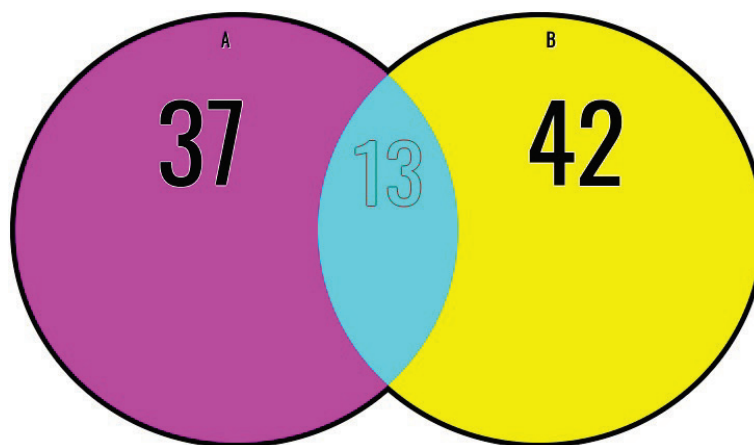
$$\frac{dx}{dt} = (\alpha - \beta y)x, \quad (1)$$

$$\frac{dy}{dt} = (-\gamma + \delta x), \quad (2)$$

где  $x$  – количество жертв;  $y$  – количество хищников;  $t$  – время;  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  – коэффициенты, отражающие взаимодействия между видами, которая была проинтегрирована численным методом. Асимптотическая устойчивость стемы зависела от параметров модели, обрисовывая устойчивый фокус или предельный цикл на фазовой плоскости, выражающийся в колебаниях численности популяции от времени (рис. 3а). Модель системной динамики представляла собой систему конечно-разностных уравнений. В ходе моделирования агенты беспорядочно бродили по экрану, где хищники случайно встречались с добычей. Каждый шаг стоил энергии, поэтому они должны были питаться. Когда энергия заканчивалась, они умирали. Чтобы популяция продолжала существовать, каждый агент обладал фиксированной вероятностью размножения на очередном временном шаге. Варьировали начальный размер популяции каждого агента от 0 до 100. Количество энергии, получаемое хищником за каждую съеденную жертву, и вероятность воспроизводства агентов на очередном временном шаге оставались постоянными по умолчанию. После того, как продуценты были съедены, они вырастали только через определённое время [37]. Исследовали системы продуцент-консумент с разным числом консументов. Стабильной считалась система, агенты которой не вымирали как минимум в трёх независимых длительных симуляциях (более 2000 шагов), квазистабильной, если результат имитационного моделирования зависел от начального положения агентов в пространстве, и нестабильной, если кто-то из консументов вымирал при любых условиях.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Различие между зачерпыванием прибрежного планктона и горизонтальным ловом вдали от берега с помощью устройства Viber-6. При анализе проб от 13.07.22 обнаружено, что образцы, взятые возле берега, несколько отличаются по разнообразию видов от тех, что собрали вдали от берега. Так, в суммарной фракции



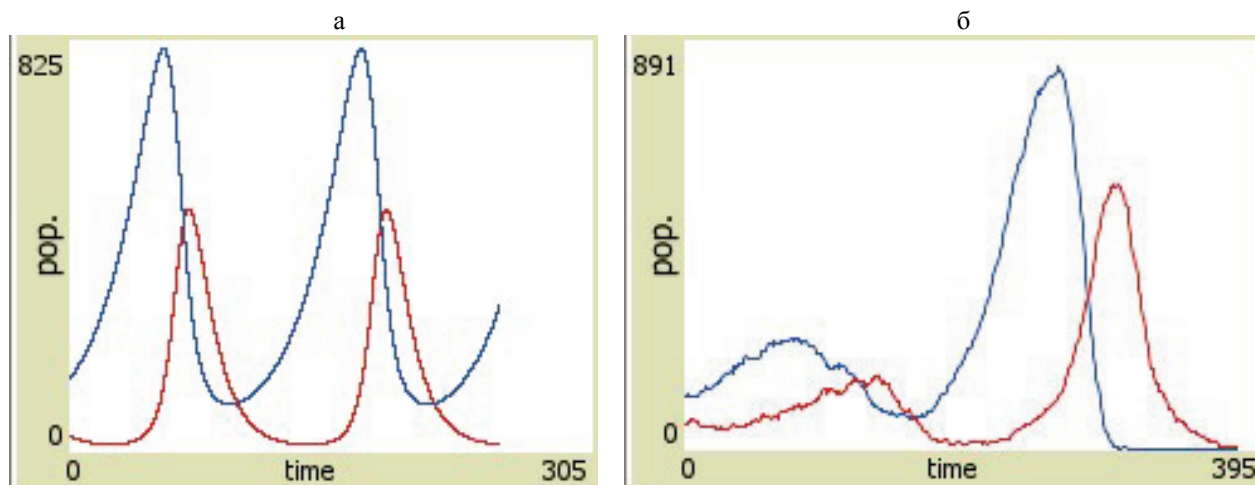
**Рисунок 2.** Круги Эйлера для числа морфотипов суммарных фракций при зачерпывании (А) и тралении (В)

прибрежного планктона было идентифицировано 50 морфотипов (А), а после траления – 55 морфотипов (В), причём 13 из них принадлежали обеим группам (рис. 2). Качество отбора планктонных организмов на сетках при заливке воды в сепаратор и при тралении было удовлетворительным, что позволило продолжить исследования.

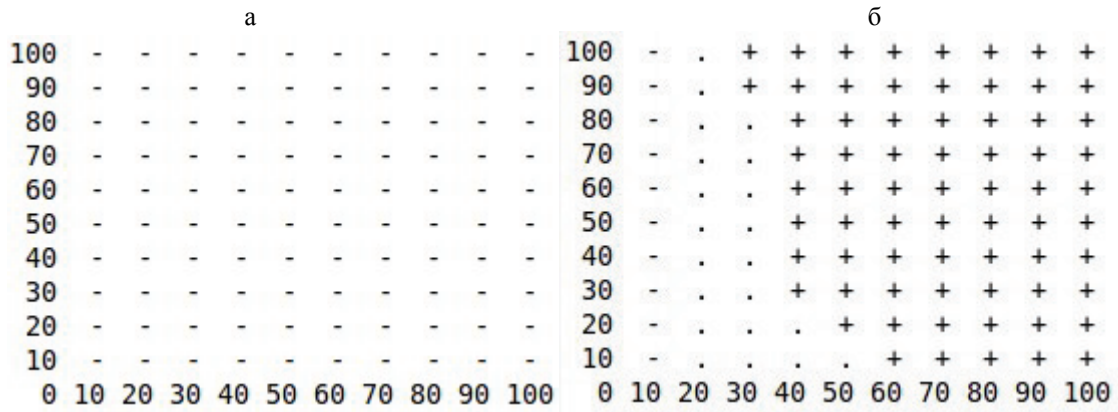
Двухкомпонентная экологическая система хищник-жертва. Сравнительные эксперименты были проведены и в ходе компьютерного моделирования. Оказалось, что в отличие от аналитической модели Лотки–Вольтерры (рис. 3а), результаты агентно-ориентированного моделирования (АВМ) отличаются. А именно, двухкомпонентная АВМ-модель является нестабильной (рис. 4а), что приводит к гибели всех участников (рис. 3б).

Трёхкомпонентная система. В свою очередь, в отличие от двухкомпонентной системы хищник-жертва, трёхкомпонентная система с консументами первого и второго порядка, проявляет стабильность (рис. 5а) в большей части параметрического пространства (рис. 4б). Стабильность сохранялась на протяжении длительного вычислительного эксперимента, несмотря на значительные флуктуации численности агентов (рис. 5б). Это обстоятельство позволяет сравнивать найденную минимальную модель с данными полевых исследований.

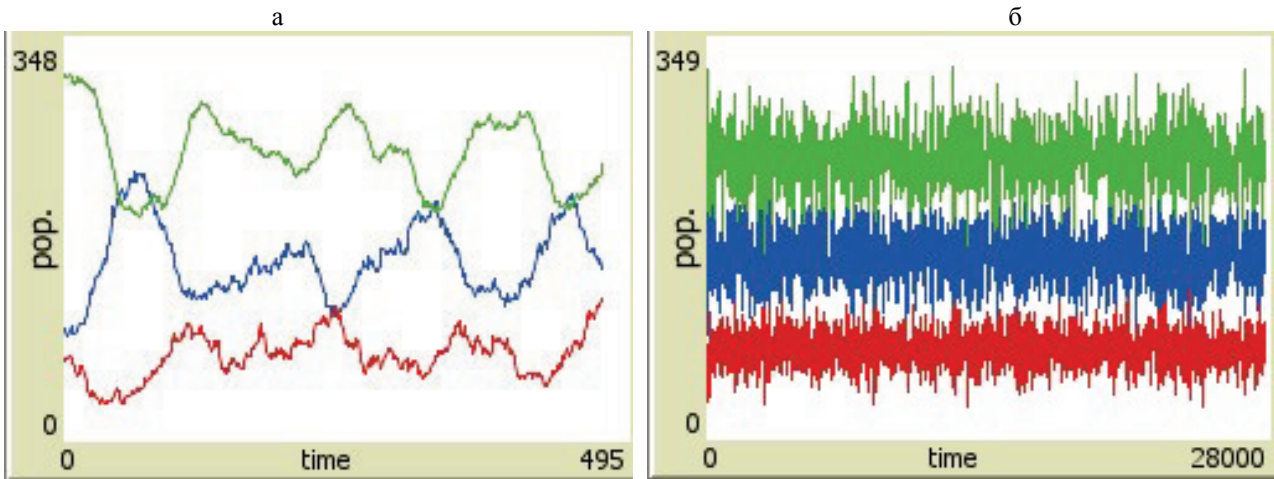
Сравнение временных диаграмм, построенных на реальных и модельных данных. Образцы, смытые с фильтров в опытах от 13.07.22 и 03.08.22, были проанализированы на богатство морфотипов отдельно для каждой размерной фракции. Число морфотипов для каждого фильтра в отдельных опытах отложено по оси ординат и затем осуществлена линейная аппроксимация между числом морфотипов для соответствующих размерных фракций в промежутке между опытами (рис. 6а). Для дальнейшего анализа был выбран временной срез I между 13 июля и 3 августа. Помимо этого, был определён временной срез II от 3.08.22. Затем выбрали два временных среза III и IV на графиках модельной экологической системы из одного продуцента и двух консументов разного порядка (рис. 5а, рис. 6б).



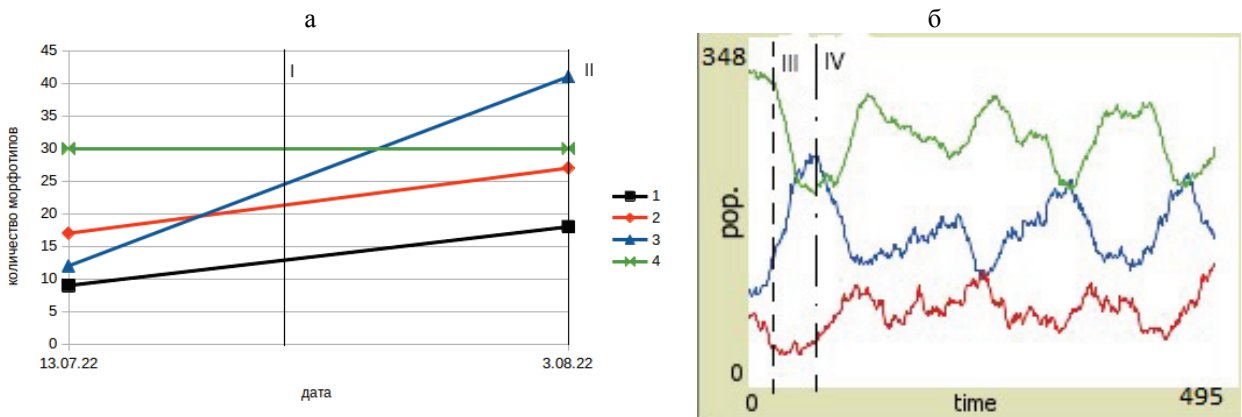
**Рисунок 3.** Нестабильность двухкомпонентной системы в агентно-ориентированном моделировании, а) классическая модель Лотки–Вольтерры, б) АВМ (agent-based modeling), где по абсциссе время симуляции, по ординате количество агентов, красный цвет – хищник, синий – жертва



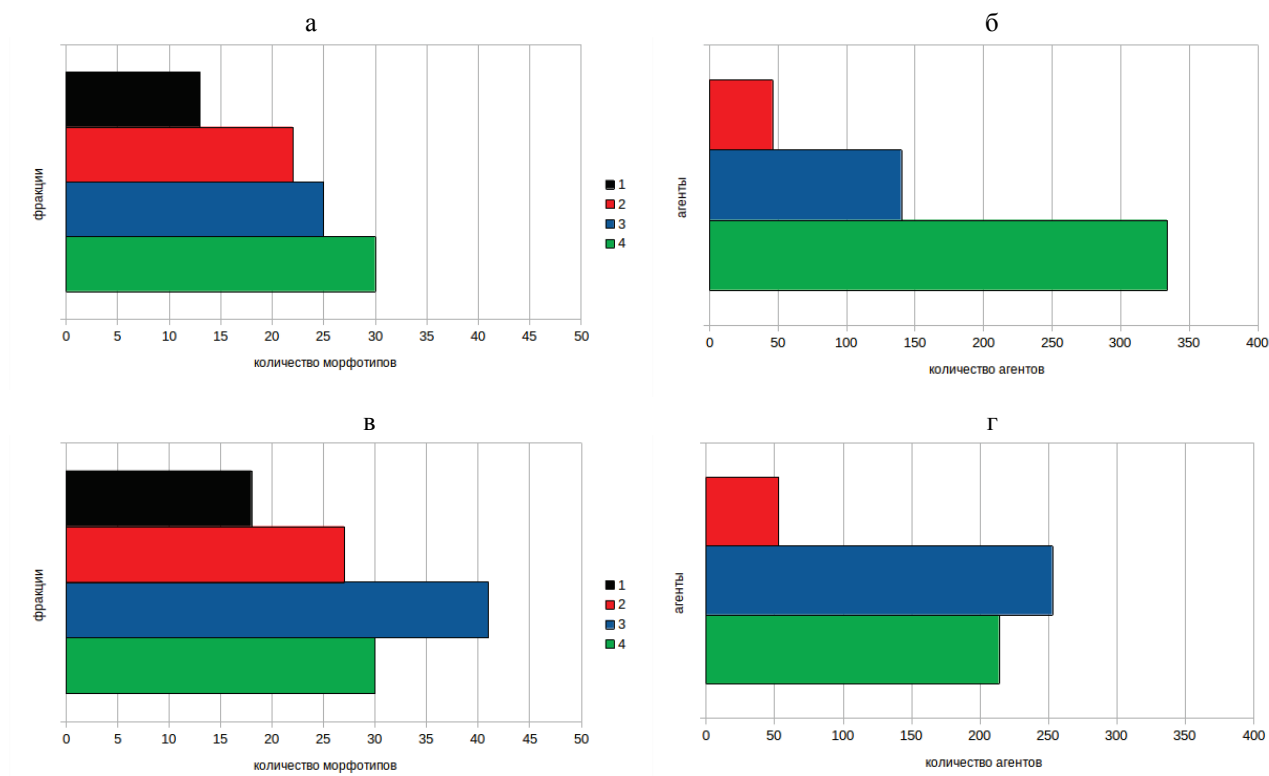
**Рисунок 4.** Области стабильности и нестабильности модели а) двухкомпонентной системы продуцент - консумент, б) трёхкомпонентной системы продуцент - консументы 1-го и 2-го порядка, где «+» – стабильность, «-» нестабильность, «.» – квазистабильное состояние.  
 Ось y – число консументов число консументов 2-го порядка.  
 Ось x – число продуцентов число консументов 1-го порядка



**Рисунок 5.** Стабильность трёхкомпонентной системы, а) кратковременная симуляция, б) долгосрочная симуляция, где по абсциссе время симуляции, по ординате количество агентов, зелёный цвет – продуцент, синий и красный – консументы первого и второго порядка, соответственно



**Рисунок 6.** Временные профили количества планктона, а) полученные на основе данных горизонтального лова, где 1–4 номера фильтров с размером ячеек 300, 150, 84 и 2 мкм, соответствующие фракции обозначены чёрным, красным, голубым и зелёным цветом, б) построенные с помощью моделирования, где зелёный цвет – это продуцент, а голубой и красный консументы первого и второго порядков; I, II, III и IV обозначают срезы в разное время

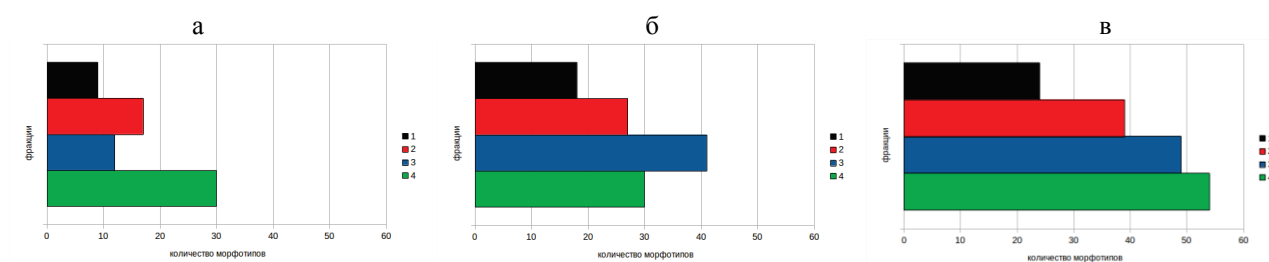


**Рисунок 7.** Пирамиды Элтона для планктона, построенные по данным горизонтального лова (а – временной срез I; в – 3.08.22, и на основе моделирования (б – временной срез III, г – срез IV), канонические пирамиды (а, б), каскады (в, г), где цифры 1, 2, 3 и 4 на (а) и (в) означают номера фильтров, цвета в (б) и (г) соответствуют цветам рис. 6б

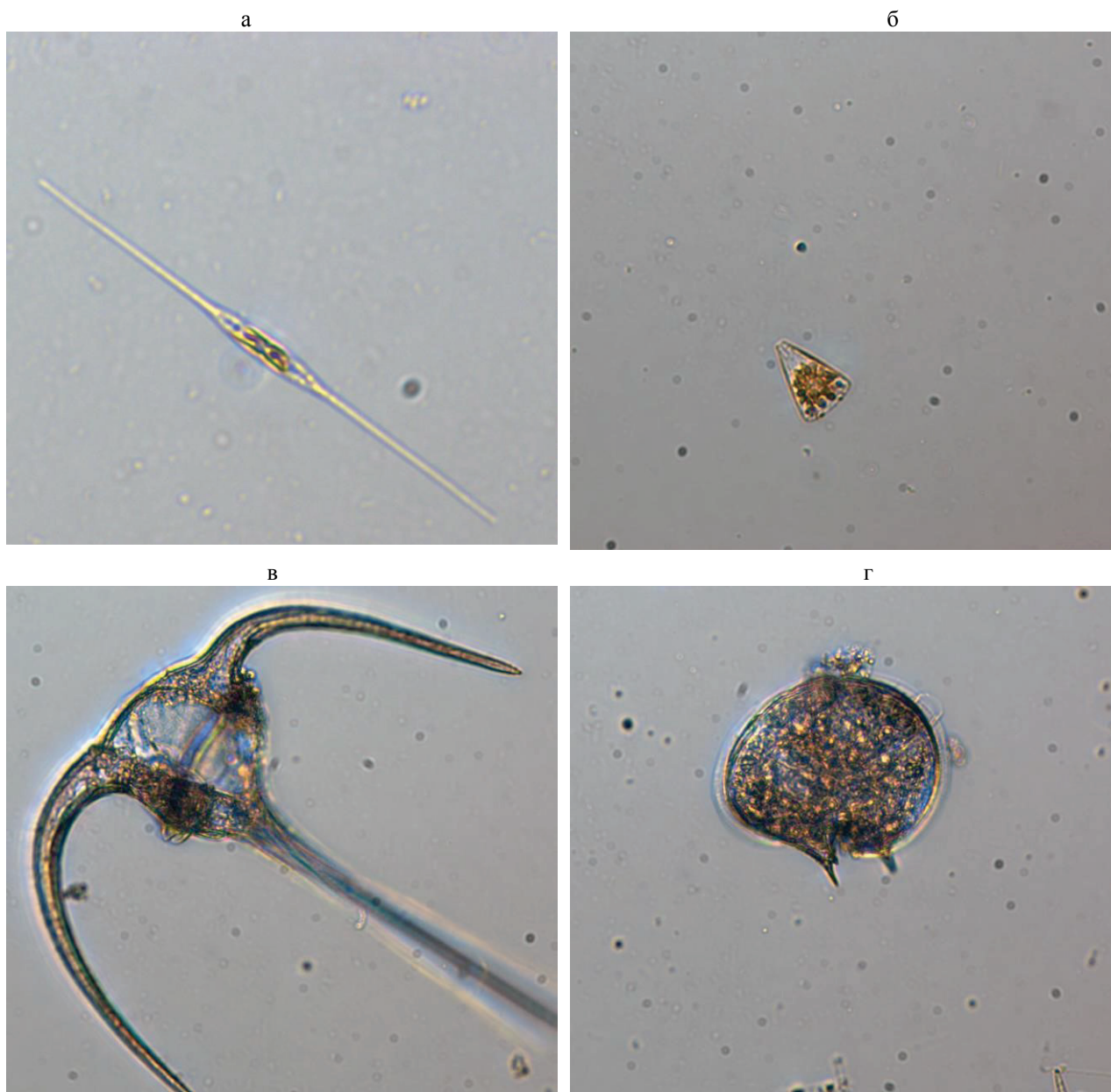
Сравнение пирамид Элтона, построенных на реальных и модельных данных. Численные значения, полученные для временных срезов, использовали для построения пирамид Элтона, где визуализируется количество морфотипов для последовательно уменьшающихся ячеек фильтров либо данные численного эксперимента. Как можно видеть, временной срез I между 13 июля и 3 августа (рис. 6а), а также временной срез III графиков численного моделирования (рис. 6б) представляют канонические пирамиды Элтона (рис. 7а, 7б, соответственно). В отличие от этого, срез II для пробы от 3 августа 2022 г. (рис. 6а) и срез IV численного моделирования (рис. 6б) демонстрируют искажённые пирамиды Элтона, представляющие каскады (соответственно, рис. 7в, 7г).

Распределение планктона по размерным фракциям. Результаты подсчёта морфотипов на фильтрах с уменьшающейся ячеистостью для экспериментов от 13 июля и 3 августа показаны на рисунках 8а и 8б, соответственно, и представляют собой каскады. Объединение данных по дням ведёт к получению пирамиды Элтона (рис. 8в).

Ранжировка видов планктона по встречаемости. Во второй половине лета возле пляжа Каравелла доминировали мелкие одноклеточные водоросли *Nitzschia tenuirostris* (рис. 9а), реже встречались микроводоросли *Licmophora abbreviata* (рис. 9б), панцирные жгутиконосцы *Ceratium tripos* (рис. 9в) и динофлагелляты *Protoperidinium depressum* (рис. 9г). В порядке убывания частоты встречаемости можно далее расположить крупнейший род морских планктонных диатомей *Chaetoceros*, диатомовую водоросль *Pseudosolenia calcar-avis*, представителей рода динофлагеллят *Dinophysis*, колониальный вид диатомовых водорослей *Bacillaria paxillifer*, одноклеточные диатомовые водоросли *Navicula* sp., диатомеи *Achnanthes* sp. и *Bacteriastrium* sp., из зоопланктона находили циклопов *Cyclopidae* sp. и веслоногих ракообразных *Harpacticoida* sp.



**Рисунок 8.** Пирамиды Элтона для планктона второй половины лета 2022 г. на м. Фиолент, а) каскад от 13.07.22, б) каскад от 03.08.22, в) объединённые данные обеих проб



**Рисунок 9.** Представители наиболее часто встречающихся видов, предположительно, а) *Nitzschia tenuirostris*, б) *Licmophora abbreviata*, в) *Ceratium tripos*, г) *Protoperidinium depressum*, где (а) увеличение 800 раз, (б, в, г) – 400 раз

Изменение числа морфотипов и видов во второй половине лета. Объединяли количество морфотипов или идентифицированных видов из размерных фракций планктона по дням. Так, 13.07.22 было выявлено 55 морфотипов и 11 отдельных видов, 3.08.22 определили 90 морфотипов и 19 видов, а 31.08.22 – 53 морфотипа и 12 видов. Таким образом, максимум биоразнообразия соответствует 3 августа 2022 г. (рис. 10).

Выявление возможных пищевых отношений в экологическом сообществе планктона м. Фиолент второй половины лета 2022 г. Анализ полученных размерных фракций микро- и нано-планктона явно свидетельствует в пользу обобщенной двухзвенной пищевой цепочки: морской фитопланктон → веслоногие рачки, где веслоногие рачки имплицитно питаются фитопланктоном. Можно также предположить, что протоперидиниумы поедают ликмофор, а веслоногие рачки – копеподы в свою очередь поглощают протоперидиниумов. Следовательно, допускается выделить и более длинную пищевую цепь: ликмофоры → протоперидиниумы → копеподы.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В экологических сообществах потребители (за исключением паразитов) в целом крупнее и менее многочисленны, чем их ресурс. Теория пищевых сетей, в целом, объясняет пирамиды чисел [30], осцилляции потребитель-ресурс [21,22] и каскады [38], тем не менее остаётся предметом споров. Поэтому резонно

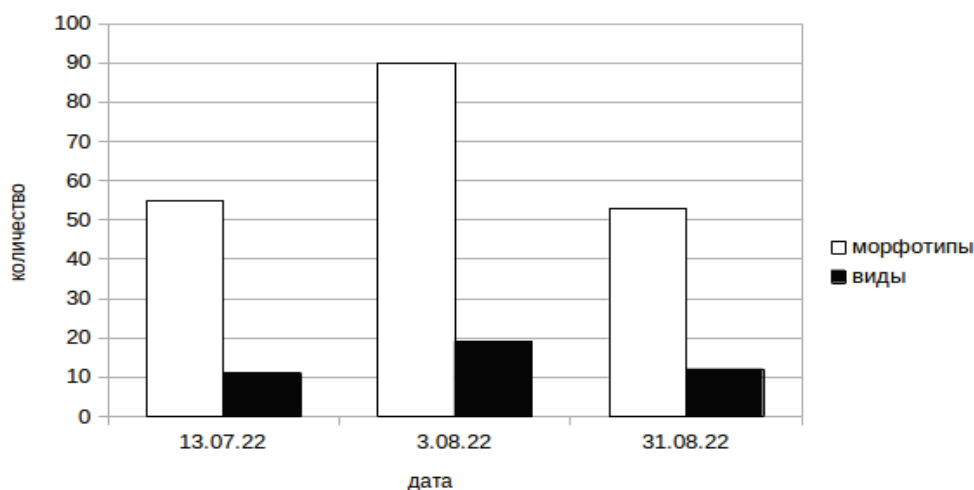


Рисунок 10. Временная диаграмма биоразнообразия планктона второй половины лета

рассматривать не каждое явление в отдельности, а понимать их вместе [39,40]. Напомним, что энергетическая парадигма [31] основана на потоке энергии по пищевой цепи и связана с крупномасштабными экспериментами, особенно в морских исследованиях [41-43]. Она объясняет, как виды распределяются по трофическим уровням или размеру тела [44,45]. Динамическая парадигма [21,22] описывает поведение хищников и жертв, но теория и эксперимент редко совпадают [46]. Энергетические аргументы приводят к пирамидальным распределениям, тогда как динамические модели часто их не дают [38]. Терамото [47] первый проанализировал условия для пирамидальности в линейных пищевых цепях с динамикой Лотки–Вольтерры. Позже была предпринята попытка объединить две парадигмы в теоретическом исследовании [40].

Следует обратить внимание на последовательное развитие теоретических представлений об экосистемах с акцентом на трофические взаимодействия [48], энергетический [49], физиологический [50] и минеральный обмен [51]. Модифицированные модели Лотки–Вольтерры применялись к многовидовым системам для изучения динамических и стабильных свойств пищевых сетей [52,53]. Мы сравнивали собственные теоретические расчёты и полученные экспериментальные данные. В случае использования АВМ, двухкомпонентная система хищник-жертва оказалась нестабильной (рис. 3б), тогда как уже трёхкомпонентная система с консументами 1-го и 2-го порядка демонстрировала стабильность на длительном отрезке времени симуляции (рис. 5б), что дополняет работу [54]. В этом случае численности популяций имеют тенденцию колебаться в предсказуемом темпе при неизменных параметрах [37].

Ч. Элтон [30] обратил внимание на то, что "... животные в основании пищевой цепи относительно многочисленны, в то время как те, что находятся в конце, относительно малочисленны...". Концепция Элтона также подразумевает форму пирамиды в распределении численности видов (т.е. пирамиду видов), что хорошо согласуется с нашими результатами. Срез I временного профиля роста планктона с 13 июля по 3 августа 2022 г. (рис. 6а), а также срез III результата соответствующего численного моделирования (рис. 6б) продемонстрировали классические пирамиды Элтона (рис. 7а, 7б). Наоборот, проба от 3 августа 2022 г. (срез II, рис. 6а) и срез IV во время численного моделирования (рис. 6б) выявили искажения пирамиды Элтона в виде каскадов (рис. 7б, рис. 7г, соответственно). Как каскад выглядела и проба от 13 июля 2022 г., однако объединение данных обоих дней приводило к выравниванию результирующей пирамиды Элтона (рис. 8). Заметим, что в литературе отмечены исключения из пирамидального представления трофической структуры экосистемы, как бочкообразное распределение биомассы в пресноводной пищевой сети [55] или перевёрнутые пирамиды биомассы в некоторых морских системах [56].

В наших пробах второй половины лета превалировали микроводоросли *Nitzschia tenuirostris* (рис. 9а), что дополняет наблюдения [16]. Реже встречались микроводоросли рода *Licmophora* (рис. 9б), динофитовая водоросль *Seratium tripos* (рис. 9в) и динофлагелляты рода *Protoperidinium* (рис. 9г), а также всё реже обнаруживались представители фитопланктона, как *Chaetoceros* sp., *Pseudosolenia calcar-avis*, *Dinophysis* sp., *Vacillaria raхillifer*, *Navicula* sp., *Achnanthes* sp., *Bacteriastrium* sp. и зоопланктона, как *Cyclopidae* sp., *Harpacticoida* sp. Пик биоразнообразия, выраженный в виде числа морфотипов или идентифицированных видов пришёлся на 3 августа (рис. 10). В силу того, что динофлагелляты могут поедать мелких водорослей [57,58], можно предположить, что протоперидиниумы питаются ликмофорой, а копеподы протоперидиниумами. Значит, возможно предложить следующую гипотетическую пищевую цепочку:

ликмофоры → протоперидиниумы → копеподы.



## ВЫВОДЫ

Агентно-ориентированное моделирование позволяет естественным путём описывать отношения между отдельными организмами.

Причиной вариаций разнообразия и численности организмов являются пищевые отношения в экологической нише.

Пищевые сети имеют наивысшее видовое богатство на базальном трофическом уровне и все меньшее видовое богатство по мере увеличения трофического уровня.

Уменьшение биоразнообразия с трофическим уровнем соответствует известным пирамидам численности и биомассы, впервые представленным Элтоном (1927) и обусловлено потерей энергии на каждом трофическом уровне, которое было отмечено Линдеманом (1942).

Установлена логическая связь между пирамидами чисел и биомассы с распределением биоразнообразия по трофическим уровням в пирамидах видового богатства. Полученные локальные результаты согласуются с метаданными Терни и Баддл [5].

## ОСТАВШИЕСЯ ВОПРОСЫ

Приведённые в статье сведения неполны. Скажем, размерная фракция <80 мкм может включать в себя самые разные группы авто-, миксо- и гетеротрофов: бактерии, водоросли, инфузории, жгутиконосцы и мелкий зоопланктон (особенно ювенильные формы). Точно также и более крупные фракции могут содержать как фитофагов, так и хищников. Как заметил один из рецензентов, это делает «атрибуцию» трофического статуса фракций ненадёжной. Наконец, копеподы питаются преимущественно диатомовыми, а не динофлагеллятами, так что реальные трофические взаимодействия в этой системе заведомо сложнее предполагаемой цепи «кликмофоры → протоперидиниумы → копеподы». Поэтому недостаток экспериментальных данных компенсировали результатами компьютерного моделирования, при котором значения параметров имели существенные черты, а не были взяты из натуральных экспериментов.

К сожалению, даже когда прогнозы согласуются с эмпирическими данными, их бывает недостаточно для установления трофической структуры [59]. Тем более, когда предсказанные закономерности не наблюдаются, часто неясно, кроется ли проблема в теории и её применении или во влиянии других факторов. Многие модели пищевых сетей, не допускают явного саморегулирования в виде зависящей от плотности смертности, однако они часто содержат вмешательство хищников, что подтверждается эмпирическими данными. Внешние энергетические источники, например, приток органического вещества, могут быть также ответственны за выраженные каскады. По мнению акад. РАН В.Н. Егорова "учёт трофических закономерностей В.С. Ивлева наряду с моделированием вещественного, метаболического, энергетического и минерального баланса экосистем позволит продвинуться в понимании трофодинамических процессов, а также уточнении характеристик пирамиды Элтона", что естественным образом имплементируется в агентно-ориентированном подходе.

*Авторы благодарят Суглобова А.С., Баутину О.В., Курченко В.М., Зейналова А.И. и Бебиаишвили А.В. за практическую помощь, Губанова В.В., Челядину Н.С., Поспелову Н.В. и Подзорову Д.В. за содействие, Скуратовскую Е.Н., Довгала И.В. и Сергееву Н.Г. за ценные советы, Егорова В.Н. за любезный экскурс в моделирование экосистем, анализ работы и расстановку акцентов, Акимову О.А. за доступ к библиографии, рецензентов за полезные замечания и структуризацию работы. Работа выполнена в рамках проектов Сирисус..Лето № 100220220512058031 и ФИЦ ИнБЮМ № 121030300149-0.*

### Список литературы / References:

1. MacArthur R. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 1955, vol. 36, no. 3, pp. 533-536.
2. Thebault E., Loreau M. Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, vol. 100, no. 25, pp. 14949-14954.
3. Bellwood D.R., Hughes T.P., Folke C., Nystrom M. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 2004, vol. 429, pp. 827-833.
4. Pimm S.L., Lawton J.H., Cohen J.E. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 1991, vol. 350, pp. 669-674.
5. Turney S., Buddle C.M. Pyramids of species richness: the determinants and distribution of species diversity across trophic levels. *Oikos*, 2016, vol. 125, pp. 1224-1232.
6. Vermaat J.E., Dunne J.A., Gilbert A.J. Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology*, 2009, vol. 90, no. 1, p. 278282.
7. Martinez N.D., Lawton J.H. Scale and food-web structure: from local to global. *Oikos*, 1995, pp. 148-154.
8. Wood S.A., Russell R., Hanson D., Williams R.J., Dunne J.A. Effects of spatial scale of sampling on food web structure. *Ecol Evol.*, 2015, vol. 5, no. 17, pp.3769-3782.
9. D'Alelio D., Libralato S., Wyatt T., Ribera d'Alcalá M. Ecological-network models link diversity, structure and function in the plankton food-web. *Sci Rep.*, 2016, vol. 17, no. 6, p. 21806.

10. Brierley A.S. Plankton. *Curr Biol.*, 2017, vol. 27, no. 11, pp. R478-R483.
11. Ho P.C., Chang C.W., Shiah F.K., Wang P.L., Hsieh C.H., Andersen K.H. Body Size, Light Intensity, and Nutrient Supply Determine Plankton Stoichiometry in Mixotrophic Plankton Food Webs. *Am Nat.*, 2020, vol. 195, no. 4, pp. E100-E111.
12. Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Чёрного моря. I. Фитопланктон в районе г. Севастополя и общий обзор фитопланктона Чёрного моря. *Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР*, 1948, т. 6, с. 39-172 [Morozova-Vodyanitskaya N.V. Phytoplankton of the Black Sea. I. Phytoplankton in the area of Sevastopol and a general overview of phytoplankton of the Black Sea. *Tr. Sevastop. biol. art. of the USSR Academy of Sciences*, 1948, vol. 6, pp. 39-172 (In Russ.)].
13. Поликарпов И.Г., Сабурова М.А., Манжос Л.А., Павловская Н.А., Гаврилова Н.А. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001-2003 гг.). *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)*. Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской. НАН Украины, ИнБИОМ. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003, с. 16-43 [Polikarpov I.G., Saburova M.A., Manzhos L.A., Pavlovskaya N.A., Gavrilova N.A. Biological diversity of microplankton of the coastal zone of the Black Sea near Sevastopol (2001-2003). *The current state of biodiversity of the coastal waters of the Crimea (Black Sea sector)*. Edited by V.N. Eremeev, A.V. Gayevskaya. NAS of Ukraine, InBUM. Sevastopol: EKOSI-Hydrophysics, 2003, pp. 16-43 (In Russ.)].
14. Сеничева М.И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты. *Экология моря*, 1980, вып. 1, с. 3-11 [Senicheva M.I. Seasonal dynamics of abundance, biomass and phytoplankton production of the Sevastopol Bay. *Ecology of the Sea*, 1980, iss. 1, pp. 3-11 (In Russ.)].
15. Финенко З.З., Крупаткина Д.К. Первичная продукция и размерная структура фитопланктона в зимне-весенний период. *Планктон Черного моря*, 1993, гл. 2, с. 74-92 [Finenko Z.Z., Krupatkina D.K. Primary production and size structure of phytoplankton in winter and spring. *Plankton of the Black Sea*, 1993, ch. 2, pp. 74-92 (In Russ.)].
16. Финенко З.З., Стельмах Л.В., Мансурова И.М., Георгиева Е.Ю., Цилинский В.С. Сезонная динамика структурных и функциональных показателей фитопланктонного сообщества в Севастопольской бухте. *Системы контроля окружающей среды*, 2017, № 9(29), с. 73-82 [Finenko Z.Z., Stelmakh L.V., Mansurova I.M., Georgieva E.Yu., Tsilinsky V.S. Seasonal dynamics of structural and functional indicators of phytoplankton community in Sevastopol Bay. *Environmental Control Systems*, 2017, no. 9(29), pp. 73-82 (In Russ.)].
17. Стельмах Л.В., Губанов В.И., Бабич И.И. Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Чёрного моря в районе Севастополя. *Морской экологический журнал*, 2004, т. 3, № 4, с. 55-73 [Stelmakh L.V., Gubanov V.I., Babich I.I. Seasonal changes in the growth rate and restriction of phytoplankton by nutrients in the coastal waters of the Black Sea near Sevastopol. *Marine Ecological Journal*, 2004, vol. 3, no. 4, pp. 55-73 (In Russ.)].
18. Malthus T.R. An Essay on the Principle of Population. *J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard*, 1798, pp. 15-130.
19. Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.*, 1838, vol. 10, pp. 113-121.
20. Pearl R., Reed L.J. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *PNAS*, 1920, vol. 6, pp. 275-288.
21. Lotka A.J. Elements of Physical Biology. *Williams and Wilkins Company*, 1925, p. 495.
22. Volterra V. In Animal Ecology (ed R.N. Chapman). *McGraw-Hill*, 1926, pp. 409-448.
23. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 1945, vol. 33, no. 3, pp. 183-212.
24. Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 1948, vol. 35, no. 3/4, p. 213-245.
25. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978, 352 с. [Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. *Stability of biological communities*. М.: Nauka, 1978, 352 p. (In Russ.)].
26. Neilson K.H., Platt T., Hastings J.W. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system. *J Bacteriol.*, 1970, vol. 104, no. 1, pp. 313-322.
27. Stock F., Bilcke G., De Decker S., Osuna-Cruz C.M., Van den Berge K., Vancaester E., De Veylder L., Vandepoele K., Manginckx S., Vyverman W. Distinctive Growth and Transcriptional Changes of the Diatom *Seminavis robusta* in Response to Quorum Sensing Related Compounds. *Front Microbiol.*, 2020, vol. 11, p. 1240.
28. Abisado R.G., Benomar S., Klaus J.R., Dandekar A.A., Chandler J.R. Bacterial Quorum Sensing and Microbial Community Interactions. *mBio*, 2018, vol. 9, no. 3, e02331-17.
29. Суглобов А.С., Кузнецов А.В. Описание специфических для смерти белков диатомовых водорослей *Thalassiosira pseudonana* и *Skeletonema costatum*. *Биофизика сложных многокомпонентных систем. Математическое моделирование. Биоинформатика*. VII Съезд биофизиков России, 17-23 апреля 2023, т. 1, с. 293-294 [Suglobov A.S., Kuznetsov A.V. Description of death-specific proteins of *Thalassiosira pseudonana* and *Skeletonema costatum* diatoms. *Biophysics of complex multicomponent systems. Mathematical modeling. Bioinformatics*. VII Congress of Biophysicists of Russia, April 17-23, 2023, vol. 1, pp. 293-294 (In Russ.)].
30. Elton C.S. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London, 1927.
31. Lindemann R.L. Experimental stimulation of winter anaerobiosis in a senescent lake. *Ecology*, 1942, vol. 23, pp. 1-13.

32. Баздырев Д.А. *Исследование прибрежной акватории г. Севастополя с помощью набора сит с уменьшающимися размерами отверстий «Biber-1»*. Департамент образования и науки города Севастополя Государственное бюджетное образовательное учреждение Центр дополнительного образования «Малая академия наук», 2021, 17 с. [Bazdyrev D.A. *Investigation of the coastal water area of Sevastopol using a set of sieves with decreasing hole sizes "Biber-1"*. Department of Education and Science of the city of Sevastopol State Budgetary educational institution Center for Additional Education "Small Academy of Sciences", 2021, 17 p. (In Russ.)].
33. Уфимцева М.А., Кузнецов А.В. Экспресс-оценка размерных фракций планктона в акватории г. Севастополь зимой 2021-2022 гг: модельные исследования. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*, 2022, т. 7, № 4, с. 640-644 [Ufimtseva M.A., Kuznetsov A.V. Express assessment of the size fractions of plankton in the water area of Sevastopol in the winter of 2021-2022. *Russian Journal of Biological Physics and Chemistry*, 2022, vol. 7, no. 4, pp. 640-644 (In Russ.)].
34. Wilensky U. NetLogo Voting model. *Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling*, 1998. Northwestern University, Evanston, IL.
35. Wilensky U. NetLogo. *Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling*, 1999. Northwestern University, Evanston, IL.
36. Liu J. Autonomous agents and multi-agent systems: explorations in learning, self-organization and adaptive computation. *World Scientific*, 2001.
37. Wilensky U., Reisman K. Connected Science: Learning Biology through Constructing and Testing Computational Theories - an Embodied Modeling Approach. *International Journal of Complex Systems*, 1999, vol. 234, pp. 1-12.
38. Jonsson T. Conditions for Eltonian pyramids in Lotka-Volterra food chains. *Sci Rep.*, 2017, vol. 7, p. 10912.
39. Fretwell S.D. Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos*, 1987, vol. 50, pp. 291-301.
40. Barbier M., Loreau M. Pyramids and cascades: a synthesis of food chain functioning and stability. *Ecol Lett.*, 2019, vol. 22, no. 2, pp. 405-419.
41. Hemmingsen A.M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution. *Rep Steno Memorial Hospital*, 1960, vol. 13, pp. 1-110.
42. Sheldon R., Prakash A., Sutcliffe W. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol Oceanography*, 1972, vol. 17, pp. 327-340.
43. Andersen K.H., Jacobsen N.S., Farnsworth K.D. The theoretical foundations for size spectrum models of fish communities. *Can J Fish Aquat Sci.*, 2015, vol. 73, pp. 575-588.
44. Banse K., Mosher S. Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol Mono.*, 1980, vol. 50, pp. 355-379.
45. Sprules W.G., Barth L.E. Surfing the biomass size spectrum: some remarks on history, theory, and application. *Can J Fish Aquat Sci.*, 2015, vol. 73, pp. 477-495.
46. Shurin J.B., Borer E.T., Seabloom E.W., Anderson K., Blanchette C.A., Broitman B., Cooper S.D., Halpern B.S. A crossecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecol Lett.*, 2002, vol. 5, pp. 785-791.
47. Teramoto E. Dynamical structure of energy trophic levels. *Ecological Modelling*, 1993, vol. 96, pp. 135-147.
48. Ивлев В.С. Биология и математика. *Вопр. философии*, 1956, № 6, с. 76-79 [Ivlev V.S. Biology and mathematics. *Vopr. of Philosophy*, 1956, no. 6, pp. 76-79 (In Russ.)].
49. Меншуткин В.В. *Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных*. АН СССР. Сов. нац. ком. по междунар. биол. программе. Ин-т эволюц. физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова. Ленинград: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971, 196 с. [Menshutkin V.V. *Mathematical modeling of populations and communities of aquatic animals*. USSR Academy of Sciences. Soviet National Com. by international. biol. the program. In-t evolution. physiology and biochemistry named after I.M. Sechenov. Leningrad: Nauka. Leningr. publishing house, 1971, 196 p. (In Russ.)].
50. Хайлов К.М. *Экологический метаболизм в море*. Киев: Наукова думка, 1971, 252 с. [Khaylov K.M. *Ecological metabolism in the sea*. Kiev: Naukova dumka, 1971, 252 p. (In Russ.)].
51. Егоров В.Н. *Теория радиоизотопного и химического гомеостаза морских экосистем*. В.Н. Егоров; Федеральный исследовательский центр "Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН". Севастополь: ФИЦ ИНБИОМ, 2019, 355 с. [Egorov V.N. *Theory of Radioisotope and chemical homeostasis of marine ecosystems*. V.N. Egorov; Federal Research Center "A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences". Sevastopol: FITZ Inbyum, 2019, 355 p. (In Russ.)].
52. Otto S.B., Rall B.C., Brose U. Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature*, 2007, vol. 450, pp. 1226-1227.
53. Yodzis P. The stability of real ecosystems. *Nature*, 1981, vol. 289, pp. 674-676.
54. Салтыков М.Ю., Барцев С.И., Ланкин Ю.П. Зависимость устойчивости моделей замкнутых экосистем от числа видов. *Журнал СВУ серия «Биология 2»*, № 4, 2011, с. 197-208 [Saltykov M.Yu., Bartsev S.I., Lankin Yu.P. Dependence of the stability of models of closed ecosystems on the number of species. *SIBFU Journal series "Biology 2"*, no. 4, 2011, pp. 197-208 (In Russ.)].
55. Jonsson T., Cohen J.E., Carpenter S.R. Food webs, body size and species abundance in ecological community description. *Advances in Ecological Research*, 2005, vol. 36, pp. 1-83.
56. Harvey H.W. On the production of living matter in the sea off Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1950, vol. 29, pp. 97-137.

57. Jacobson D.M., Anderson D.M. Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol.*, 1986, vol. 22, pp. 249-258.
58. Naustvoll L.J. Prey size spectra in naked heterotrophic dinoflagellates. *Phycologia*, 2000, vol. 39, pp. 448-455.
59. Кан В.А., Жданов В.С., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Математическая модель динамики планктонного сообщества с трофической функцией Ардити-Гинзбурга. *Региональные проблемы*, 2022, т. 25, № 3, с. 164-167 [Kan V.A., Zhdanov V.S., Zhdanova O.L., Neverova G.P. Mathematical model of plankton community dynamics with Ardit-Ginzburg trophic function. *Regional Problems*, 2022, vol. 25, no. 3, p. 164-167 (In Russ.)].

## PLANKTON FRACTIONATION BY SEQUENTIAL FILTRATION AND CONSTRUCTION OF BIODIVERSITY PYRAMIDS

Savitsky M.A.<sup>1</sup>, Kuznetsov A.V.<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> State Budgetary Educational Institution "Center for Additional Education "Small Academy of Sciences" Sevastopol, Russia

<sup>2</sup> A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, RAS  
Nakhimov Avenue, 2, Sevastopol, 299011, Russia

<sup>3</sup> Sevastopol State University  
Universitetskaya str., 33, Sevastopol, 299053, Russia

Received 30.06.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0596

**Abstract.** Lotka-Volterra predator-prey models are used to study community ecology, but their ability to generate ecological pyramids compared to field data has not been investigated in detail. In this paper, agent-based modeling (ABM) was used instead of systems of ordinary differential equations (ODE). It was shown that the two-component producer-consumer system is unstable, whereas the three-component system with consumers of the 1st and 2nd order is stable under prolonged simulation. Time slices as the program progresses can generate both ecological pyramids and cascades. Simulation results are consistent with experiments on separation of the Black Sea plankton from the area of Cape Fiolent (Crimea) into fractions ranging in size from 2 mm to 2 microns. Although biodiversity in individual samples at different points in time as well as abundance vary widely, both predictably decline with rising trophic levels in cases where the number of tests increases over time.

**Key words:** Lotka-Volterra model, ecological pyramid, agent-based programming, sequential filtration, microplankton.