



УДК 574.52 (282.247.416.1)  
<https://doi.org/10.26516/2073-3402.2026.56.101>

## Имитационное моделирование пространственно-временной динамики планктона в Куйбышевском водохранилище

А. В. Рахуба\*

*Самарский федеральный исследовательский центр РАН, г. Самара, Россия*

**Аннотация.** Отмечается, что зарегулирование стока рек и создание водохранилищ, потепление климата и антропогенная нагрузка – все это приводит к изменениям функционирования водных экосистем. На таком обширном водном объекте, как Куйбышевское водохранилище, пространственная и временная неоднородность распределения планктонных организмов является важной экосистемной особенностью, влияющей на качество водной среды. Для оценки пространственно-временной динамики планктонных организмов (фитопланктон, бактериопланктон и зоопланктон) разработана 2D-пространственная модель экосистемы Куйбышевского водохранилища, включающая биотические и абиотические компоненты. В модельных расчетах использован материал экспедиционных исследований на НИС «Биолог» ИЭВБ РАН, а также исходная информация, полученная в компании «Русгидро» и из литературных источников. На примере вегетационного периода 2016 г. выполнены модельные расчеты пространственно-временной динамики развития планктонного сообщества в Куйбышевском водохранилище. Произведена оценка средней биомассы планктонных организмов на выделенных участках водохранилища в весенний, летний и осенний периоды. Для всего водохранилища рассчитаны коэффициенты неоднородности пространственного распределения планктонных организмов, которые в период биологического лета имеют широкий разброс и составляют 4,6–88 %. Определены участки акватории Куйбышевского водохранилища, где формируется наибольшая биомасса планктона. Модель показала приемлемую сходимость результатов расчетов с данными экспедиционных наблюдений в летний период.

**Ключевые слова:** Куйбышевское водохранилище, экосистема, биомасса планктона, биогенные элементы, качество воды, гидродинамика, термодинамика, математическое моделирование.

**Благодарности.** Работа выполнена сотрудником ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН в лаборатории мониторинга водных объектов в рамках государственного задания Минобрнауки России для СамНЦ РАН № 1024032700087-2-1.6.19; 1.6.17 по теме FMRW-2025-0050.

---

**Для цитирования:** Рахуба А. В. Имитационное моделирование пространственно-временной динамики планктона в Куйбышевском водохранилище // Известия Иркутского государственного университета. Серия Науки о Земле. 2026. Т. 56. С. 101–121. <https://doi.org/10.26516/2073-3402.2026.56.101>

---

## Simulation of the Spatial and Temporal Dynamics of Plankton in the Kuibyshev Reservoir

A. V. Rakhuba\*

*Samara Federal Research Center RAS, Samara, Russian Federation*

**Abstract.** The regulation of river flow and the creation of reservoirs, climate warming and anthropogenic stress – all this leads to changes in the functioning of aquatic ecosystems. In such a vast body of water as the Kuibyshev reservoir, the spatial and temporal heterogeneity of the distribution of planktonic organisms is an important ecosystem feature affecting the quality of the aquatic environment. To assess the spatial and temporal dynamics of planktonic organisms (phytoplankton, bacterioplankton, and zooplankton), a 2D spatial model of the ecosystem of the Kuibyshev reservoir, including biotic and abiotic components, has been developed. The model calculations use the material of the expedition research at the Scientific Research Institute “Biologist” of the IEB RAS, as well as the initial information obtained from the company “Rushydro” and from literary sources. Based on the example of the 2016 growing season, model calculations of the spatial and temporal dynamics of the plankton community in the Kuibyshev reservoir were performed. The average biomass of planktonic organisms in the selected areas of the reservoir in the spring, summer and autumn periods was estimated. The coefficients of heterogeneity of the spatial distribution of planktonic organisms have been calculated for the entire reservoir, which vary widely during the biological summer and amount to 4.6-88%. The areas of the Kuibyshev reservoir water area where the largest biomass of plankton is formed have been identified. The model showed acceptable convergence of the calculation results with the data of the expedition observations in the summer period.

**Keywords:** Kuibyshev reservoir, ecosystem, plankton biomass, biogenic elements, water quality, hydrodynamics, thermodynamics, mathematical modeling.

---

**For citation:** Rakhuba A.V. Simulation of the Spatial and Temporal Dynamics of Plankton in the Kuibyshev Reservoir. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Earth Sciences*, 2026, vol. 56, pp. 101-121. <https://doi.org/10.26516/2073-3402.2026.56.101> (in Russian)

---

### Введение

Состояние пресноводных водоемов, особенно крупных водохранилищ, зависит от множества факторов, главные из которых – зарегулирование стока, антропогенная нагрузка и потепление климата [Ерёмина, Исаев, Рябченко, 2014; Модельные ... , 2016; Рахуба, 2023а; Садчиков, 2016]. Базовым звеном составляющей трофической цепи в любой водной экосистеме является планктон, который наиболее подвержен изменениям и трансформации в современных условиях.

Планктон представляет собой наиболее распространенное сообщество гидросферы, в состав которого входят группы фитопланктона, бактериопланктона, грибов и зоопланктона с множеством связей между ними [Садчиков, 2016; Жданова, Неверова, Фрисман, 2024]. Хорошо известно, что в Куйбышевском водохранилище динамика планктонной системы неоднородна в пространственном отношении и существенно изменчива в период биологического лета и в основном определяется интенсивностью прогрева водной массы, влиянием фотосинтетической активной радиации и концентрации минерального фосфора. Следует отметить, что пространственно-временная вариабельность численности планктонных организмов может являться следствием не только гидрофизических условий в водной среде, но и зависеть от

взаимосвязи нелинейных биологических процессов и физико-химической динамики в водоеме [Levin, Segel, 1976; Straskraba, Tundisi, Duncan, 1993; Кренке, Чернышев, Коломенский, 2012]. Тем не менее в проточных водоемах, коими являются водохранилища, и абиотические и биотические факторы комплексно влияют на пространственное распределение планктона.

Для изучения динамики развития планктонной системы проводятся как регулярные полевые наблюдения и лабораторные эксперименты, так и математическое моделирование. В последнее время моделирование планктонных сообществ является популярным направлением исследований [Carlotti, Giske, Werner, 2000; Edwards, Batchelder, Powell, 2000; Chattopadhyay, Sarkar, Mandal, 2002; 3D Ecosystem..., 2002; Mukhpadhyaya, Taraswib, Chattopadhyayb, 2003; Леонов, 2012; Biophysical ... , 2012; Меншуткин, Руховец, Филатов, 2014; Menesguen, Lacroix, 2018; Жданова, Неверова, Фрисман, 2024]. При этом пространственная детализация моделей может варьировать от нулевой (с 0D-сеткой) до полной трехмерной (с 3D-сеткой). Исходя из решаемой задачи, структура модели может включать частичное или полное подробное описание взаимодействия между биологическими переменными и потенциально лимитирующими питательными веществами – азотом (N), фосфором (P) и кремнием (Si). Как показывают исследования на моделях внутренних водоемов, интенсивное развитие фитопланктона прежде всего вызвано поступлением в водоемы неорганического фосфора [Mathematical ... , 1975; Reynolds, Irish, 1997; Булдовская, Леонов, 1997; Suzuki, Sagehashi, Sakoda, 2000; Леонов, 2012; Даценко, Ерина, Пуклаков, 2015; Freshwater ... , 2021; Рахуба, 2023б], тогда как в морских экосистемах высокая соленость не способствует эффективной фиксации газообразного азота фитопланктоном, и лимитирующая роль азота может преобладать над ролью фосфора [Franks, 2002; High ... , 2003; Леонов, 2012; Подгорный, Леонов, 2013; Модельные ... , 2016].

В данной работе предложена 2D-пространственно-неоднородная имитационная модель сезонной динамики пресноводного фито-, бактерио- и зоопланктона Куйбышевского водохранилища. Биотические компоненты планктонной системы рассчитываются в модели с учетом неустановившегося гидродинамического режима течений, динамики температуры воды, планктонного детрита и концентрации растворенной минеральной и органической форм фосфора в воде. Для расчетов был выбран один из жарких за последние десять лет вегетационный сезон 2016 г. Цель модельных расчетов состояла в исследовании пространственно-временной динамики развития планктонного сообщества с последующим определением районов акватории Куйбышевского водохранилища, где формируется наиболее высокая биомасса планктона.

### **Материалы и методы**

Куйбышевское водохранилище – одно из крупнейших искусственных водоемов планеты, которое осуществляет сезонное, недельное и суточное регулирование водного стока. Вытянутое в меридиональном направлении оно тянется от лесной ландшафтной зоны на севере и пересекает всю лесостепную зону.

Цифровая 2D-пространственная модель экосистемы водохранилища разработана в авторском программном комплексе «Волна» [Рахуба, 2023а, 2023б] и представляет собой пространственную прямоугольную сетку, состоящую из 143 562 расчетных узлов с шагом 200 м. Верхняя граница модели водохранилища расположена на Волжской ветке в 5 км выше по течению от места впадения р. Казанки и на Камской ветке в 4 км ниже впадения р. Вятки. В районе г. Тольятти модель замыкает плотина Жигулевской ГЭС. Вычислительный программный комплекс состоит из гидродинамического и термобигидрохимического блоков.

*Гидродинамический блок* модели представлен системой известных уравнений теории длинных волн, так называемых уравнений мелкой воды [Вольцингер, Пясковский, 1977]. Система уравнений модели в двумерной постановке имеет следующий вид:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + g \frac{\partial \zeta}{\partial x} - lv = c_a \frac{\rho_a}{\rho H} W_{(x)} |W| - \frac{f_{\text{дно}}}{H} u |V| + K_L \left( \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) - \frac{1}{\rho} \frac{\partial P_a}{\partial x}, \quad (1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + g \frac{\partial \zeta}{\partial y} + lu = c_a \frac{\rho_a}{\rho H} W_{(y)} |W| - \frac{f_{\text{дно}}}{H} v |V| + K_L \left( \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} \right) - \frac{1}{\rho} \frac{\partial P_a}{\partial y}, \quad (2)$$

$$\frac{\partial \zeta}{\partial t} + \frac{\partial[(h+\zeta)u]}{\partial x} + \frac{\partial[(h+\zeta)v]}{\partial y} = 0, \quad (3)$$

где  $u(x, y, t)$  и  $v(x, y, t)$  – усредненные по глубине продольная и поперечная скорости течения, м/с;  $h(x, y, t)$  – невозмущенная глубина, м;  $\zeta(x, y, t)$  – уровень свободной поверхности, м;  $x$  и  $y$  – декартовы координаты расчетной сетки, м;  $H = (h + \zeta)$  – полная глубина, м;  $g$  – ускорение свободного падения, м/с<sup>2</sup>;  $l = 2\omega \sin(\psi)$  – параметр Кориолиса ( $\omega = 2\pi/\text{сут}$  – угловая скорость вращения Земли, рад/сут;  $\psi$  – географическая широта, рад);  $c_a$  – коэффициент аэродинамического сопротивления водной поверхности, б/р;  $W_x$  и  $W_y$  – компоненты составляющей скорости ветра, м/с;  $W$  – результирующий вектор скорости ветра, м/с;  $V$  – результирующий вектор скорости течения, м/с;  $f_{\text{дно}} = \frac{gn^2}{H^{3/2}}$  – коэффициент придонного трения, б/р;  $n$  – коэффициент шероховатости, б/р;  $K_L$  – горизонтальный турбулентный обмен, м<sup>2</sup>/с;  $P_a$  – атмосферное давление, кг/(м·с<sup>2</sup>).

В разработанном алгоритме «Волна» уравнения гидродинамики (1)–(3) решаются полунявным конечно-разностным методом, в котором адвективные члены, сила Кориолиса и горизонтальный турбулентный обмен аппроксимированы явно, а градиенты уровня и придонное трение аппроксимированы неявно. Для решения уравнений использована схема Кранка – Николсона с применением метода расщепления второго порядка точности [Марчук, 1989].

Данная схема расщепления недиссипативна и требует сглаживания. Сглаживающий оператор включен в горизонтальный турбулентный обмен  $K_L$ .

На твердых боковых границах модели нормальная компонента скорости  $u_n = 0$ , а для тангенциальной компоненты  $u_\tau$  вводится квадратичный закон трения:

$$u_n = 0, K_L \frac{\partial u_\tau}{\partial n} = -f_b u_\tau |V|, \quad (4)$$

где  $f_b$  – коэффициент бокового трения, б/р, который рассчитывается по логарифмическому закону стенки:

$$f_b = \frac{k^2}{(\ln(z/n))^2}, \quad (5)$$

$k = 0,41$  – постоянная Кармана;  $z$  – расстояние до ближайшего узла сетки, м;  $n$  – коэффициент шероховатости дна, б/р.

На открытых боковых границах, через которые вода поступает в расчетную область, нормальная компонента скорости и уровня воды задается как функция времени:  $u_n = f(t)$ ,  $u_\tau = 0$  и  $\zeta = \zeta(t)$ . Для границ, через которые вода вытекает из расчетной области, задается линейная зависимость между нормальной компонентой скорости и уровнем  $u_n = \pm(g/h)^{1/2}\zeta$ ,  $u_\tau = 0$ .

Значения параметров гидродинамической модели были получены в ходе процедуры идентификации по данным измерений скоростей течения в районе п. Климовка Приплотинного плеса водохранилища и составили для шероховатости дна  $n = 0,038$  и горизонтального турбулентного обмена  $K_L = 220 \text{ м}^2/\text{с}$ . Модельный шаг по времени задается с учетом условия устойчивости расчета и приемлемого соотношения размера пространственной сетки и величины турбулентного обмена  $K_L$  и составил 5 с.

*Термобيوгидрохимический блок* модели Куйбышевского водохранилища представлен уравнениями теплопроводности и конвекции поля температуры воды; конвекции, турбулентного переноса и роста клеток фитопланктона, бактериопланктона, зоопланктона; конвекции и турбулентного переноса частиц детрита; конвективно-диффузионного переноса и трансформации растворенного органического и минерального фосфора.

Уравнения системы имеют следующий вид:

$$\frac{\partial C_j}{\partial t} + u \frac{\partial C_j}{\partial x} + v \frac{\partial C_j}{\partial y} = S, \quad (6)$$

$j$  – счетчик для рассматриваемых компонентов модели.

Для уравнения теплопроводности  $j = 1$  ( $C_1 \rightarrow T$ ):

$$S = A_L \left( \frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 T}{\partial y^2} \right) + \frac{q_a - q_d}{c_p \rho H}. \quad (7)$$

Для уравнения биомассы диатомовых водорослей  $j = 2$  ( $C_2 \rightarrow F_1$ ):

$$S = E_f \left( \frac{\partial^2 F_1}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 F_1}{\partial y^2} \right) + (U_f - L_f - M_f) F_1 - \frac{w_f F_1}{H} - G_f Z. \quad (8)$$

Для уравнения биомассы сине-зеленых водорослей  $j = 3$  ( $C_3 \rightarrow F_2$ ):

$$S = E_f \left( \frac{\partial^2 F_2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial y^2} \right) + (U_f - L_f - M_f) F_2 - \frac{w_{f2} F_2}{H}. \quad (9)$$

Для уравнения концентрации минерального фосфора  $j = 4$  ( $C_4 \rightarrow P_m$ ):

$$S = E_p \left( \frac{\partial^2 P_m}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 P_m}{\partial y^2} \right) + L_b B - U_f F_1 - U_f F_2 + k_m L_z Z + \frac{Q_p}{H}. \quad (10)$$

Для уравнения биомассы зоопланктона  $j = 5$  ( $C_5 \rightarrow Z$ ):

$$S = E_z \left( \frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Z}{\partial y^2} \right) + (U_p + U_d + U_z - L_z - M_z + G_f + G_b) Z. \quad (11)$$

Для уравнения биомассы бактериопланктона  $j = 6$  ( $C_6 \rightarrow B$ ):

$$S = E_b \left( \frac{\partial^2 B}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 B}{\partial y^2} \right) + (U_b - L_b - M_b) B - G_b Z. \quad (12)$$

Для уравнения концентрации органического фосфора  $j = 7$  ( $C_7 \rightarrow P_o$ ):

$$S = E_o \left( \frac{\partial^2 P_o}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 P_o}{\partial y^2} \right) + K_d D + L_f F_1 + L_f F_2 + k_o L_z Z - U_b B - U_p Z. \quad (13)$$

Для уравнения концентрации детрита  $j = 8$  ( $C_8 \rightarrow D$ ):

$$S = E_d \left( \frac{\partial^2 D}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 D}{\partial y^2} \right) + M_f F_1 + M_f F_2 + M_b B + M_z Z - K_d D - \frac{w_d D}{H} - U_d Z. \quad (14)$$

Параметры и коэффициенты модели:

$$U_f = U_f \max f(T, I, NP) / \left( 1 + \frac{F}{d_1 P_m} \right), \quad (15)$$

$$L_f = R_f U_f, \quad (16)$$

$$R_f = g_1 / \left( 1 + \frac{F}{d_1 P_m} \right), \quad (17)$$

$$M_f = v_1 + v_2 F / U_f, \quad (18)$$

$$f(T)_f = \exp(-a_f (T - T_{opt})^2), \quad (19)$$

$$f(T) = \frac{I}{I_{opt}} \exp \left( 1 - \frac{I}{I_{opt}} \right), \quad (20)$$

$$f(NP) = 1 - \exp(-a_n N_m / P_m), \quad (21)$$

$$G_f = U_z \max f(T)_z / \left( 1 + \frac{Z}{d_3 F} \right), \quad (22)$$

$$U_b = U_b \max f(T)_b / \left( 1 + \frac{B}{d_2 P_o} \right), \quad (23)$$

$$f(T)_b = \exp(-ab(T - T_{opt})^2), \quad (24)$$

$$L_b = R_b U_b, \quad (25)$$

$$R_b = \frac{a_3 U_b}{(1 + a_4 U_b)} + (1 - a_3 / a_4), \quad (26)$$

$$M_b = v_3 + v_4 B / U_b, \quad (27)$$

$$G_b = U_z \max f(T)_z / \left( 1 + \frac{Z}{d_4 B} \right), \quad (28)$$

$$U_z = U_z \max f(T)_z / \left( 1 + \frac{Z}{poolZ} \right), \quad (29)$$

$$poolZ = d_3 F + d_4 B + d_5 D + d_6 P_o, \quad (30)$$

$$L_z = R_z U_z, \quad (31)$$

$$R_z = \frac{a_5 U_z}{(1 + a_6 U_z)} + (1 - a_5 / a_6), \quad (32)$$

$$M_z = v_5 + v_6 Z / U_z, \quad (33)$$

$$f(T)_z = t_{z1} + t_{z2} (\exp(t_{z3} T) - 1) / (1 + t_{z4} \exp(t_{z3} T)) \quad (34)$$

$$U_p = U_z \max f(T)_z / \left( 1 + \frac{Z}{d_6 P_o} \right), \quad (35)$$

$$U_d = U_z \max f(T)_z / \left( 1 + \frac{Z}{d_5 D} \right), \quad (36)$$

$$K_d = \frac{1,2 \cdot 10^{-4} \cdot (e^{0,351 \cdot T} - 1)}{1 + 3,0 \cdot 10^{-4} \cdot e^{0,351 \cdot T}}, \quad (37)$$

$$Q_p = Q_p^{22} \exp(a_p (T - 22)), \quad (38)$$

$$w_f = w_f^{20} a e^{(T-20)}, \quad (39)$$

$$w_d = w_d^{20} a d^{(T-20)}, \quad (40)$$

где  $C_j$  – концентрация рассчитываемых в модели компонентов;  $T$  – среднесуточная для роста микроорганизмов температура воды, °C;  $P_m, P_o, F_1, F_2, B, Z$  и  $D$  – концентрации растворенного минерального и органического фосфора, биомасс диатомовых и сине-зеленых водорослей, бактерий, зоопланктона и детрита соответственно, мгР/л;  $U_f, L_f, M_f$  – удельные скорости потребления форм  $P$ , выделения продуктов метаболизма и отмирания у фитопланктона соответственно, сут<sup>-1</sup>;  $U_b, L_b, M_b$  – удельные скорости потребления форм  $P$ , выделения продуктов метаболизма и отмирания у бактерий соответственно, сут<sup>-1</sup>;  $U_z, L_z, M_z$  – удельные скорости потребления форм  $P$ , выделения продуктов метаболизма и отмирания у зоопланктона соответственно, сут<sup>-1</sup>;  $U_{fmax}, U_{bmax}, U_{zmax}$  – максимальные удельные скорости потребления форм  $P$  фитопланктоном, бактериями и зоопланктоном соответственно, сут<sup>-1</sup>;  $U_p, U_d$  – удельные скорости потребления органического фосфора и детрита зоопланктоном, сут<sup>-1</sup>;  $G_f, G_b$  – удельная скорость потребления фитопланктона и бактерий зоопланктоном, сут<sup>-1</sup>;  $Q_p$  – поток минерального фосфора из донных отложений, гР/м<sup>2</sup>/сут;  $w_f^{20}, w_d^{20}$  – скорость гравитационного разложения детрита до оседания фитопланктона и детрита при температуре воды 20 °C, м/сут;  $k_o$  и  $k_m$  – доля в метаболите зоопланктона органического и неорганического фосфора;  $K_d$  – коэффициент разложения детрита до  $P_o$ ;  $q_a, q_d$  – кинематические потоки тепла на поверхности водоема и на дне, Вт/м<sup>2</sup>;  $c_p$  – удельная теплоемкость воды, Вт·с/кг·°C;  $A_L, E_f, E_b, E_z, E_o, E_d, E_p$  – горизонтальный турбулентный обмен для компонентов модели, м<sup>2</sup>/с.

Эмпирические зависимости термодинамического блока (15)–(37) были апробированы в работах [Булдовская, Леонов, 1997; Леонов, 2012] и показали неплохие результаты.

При решении уравнений (6)–(14) использовалась явно-неявная схема переменных направлений. На первом полушаге аппроксимировались неявно производные по направлению  $x$ , а производные по направлению  $y$  при этом – явно. На втором полушаге неявно аппроксимировались производные по направлению  $y$ , явно – по направлению  $x$  [Вольцингер, Пясковский, 1977].

Уравнение (6) решается при следующих граничных условиях:

$$\varphi C + E \frac{\partial C}{\partial n} = \theta(x, y, t), \quad (41)$$

где  $n$  – нормаль к боковой поверхности расчетной области.

При этом  $\varphi = \theta = 0$  соответствует случаям для непроницаемых границ и открытых границ, через которые вода вытекает из расчетной области. На открытых боковых границах, через которые вода втекает в расчетную область, задается функция времени  $C = f(t)$ .

Оценка значений параметров термодинамического блока модели проводилась в несколько этапов. На предварительном этапе использовалась информация о возможном диапазоне изменения значений параметров в Волжском каскаде водохранилищ и других водоемах, опубликованная в научной литературе [Булдовская, Леонов, 1997; Леонов, 2012]. Дополнительно в натуральных

экспериментах определялась удельная скорость роста диатомовых и сине-зеленых водорослей с использованием метода суточной экспозиции заполненных прозрачных склянок в поверхностном слое воды.

На втором этапе проведен ряд численных экспериментов, с различным сочетанием параметров модели, результаты которых сравнивались с данными натуральных измерений биомасс планктонных организмов, температуры воды и форм фосфора на сетке станций в Куйбышевском водохранилище, полученных в 2015 г. в ходе комплексных экспедиционных гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических наблюдений на НИС «Биолог». Таким образом, на основе данных натуральных наблюдений проводилась коррекция предварительных значений параметров модели, которые затем были использованы для модельных расчетов вегетативного сезона 2016 г.

Одной из важных составляющих баланса фосфора, оказывающего существенное воздействие на процессы евтрофирования и в целом на состояние экосистемы водохранилища, является поступление  $P_m$  из донных отложений. Поток минерального фосфора  $Q_p$ <sup>22</sup> определялся экспериментально при температуре воды 22 °С с использованием метода суточной экспозиции цилиндров с водно-грунтовым комплексом [Рахуба, Тихонова, 2018]. Значение температурного коэффициента  $a_p$  подбиралось исходя из величины среднего потока  $P_m$  за вегетационный сезон, равного 0,006 гР/(м<sup>2</sup>·сут). Зависимость (38) показывает, что при прогреве воды на границе вода – дно снижается содержание кислорода и возрастает поступление минерального фосфора из донных отложений в водную толщу. Скорость гравитационного оседания фитопланктона  $w_f$  (39) и частиц детрита  $w_d$  (40) в модели также рассчитывается с учетом температурной поправки. Полученные значения параметров модели представлены в табл. 1.

Таблица 1

Параметры модели Куйбышевского водохранилища

Обозначения	Единица измерения	Значение	Обозначения	Единица измерения	Значение
$U_{fmax}$	сут <sup>-1</sup>	0,8	$v_1$	сут <sup>-1</sup>	0
$U_{bmax}$	сут <sup>-1</sup>	0,9	$v_2$	м <sup>3</sup> /гР/сут <sup>2</sup>	0,000005015
$U_{zmax}$	сут <sup>-1</sup>	0,8	$v_3$	сут <sup>-1</sup>	0
$d_1$	б/р	0,18	$v_4$	м <sup>3</sup> /гР/сут <sup>2</sup>	0,000005
$d_2$	б/р	0,4	$v_5$	сут <sup>-1</sup>	0
$d_3$	б/р	0,11	$v_6$	м <sup>3</sup> /гР/сут <sup>2</sup>	0,000005
$d_4$	б/р	0,4	$q_a$	Вт/м <sup>2</sup>	700
$d_5$	б/р	0,15	$q_d$	Вт/м <sup>2</sup>	100
$d_6$	б/р	0,15	$c_p$	Вт·с/кг·°С	4183
$a_3$	б/р	0,02	$n$	б/р	0,038
$a_4$	б/р	0,1	$K_L$	м <sup>2</sup> /с	220
$a_5$	б/р	0,05	$A_L$	м <sup>2</sup> /с	7
$a_6$	б/р	0,10	$E_b$	м <sup>2</sup> /с	5
$g_1$	б/р	0,98	$E_f$	м <sup>2</sup> /с	5
$a_f$	°С <sup>-2</sup>	0,01	$E_z$	м <sup>2</sup> /с	5
$a_b$	°С <sup>-2</sup>	0,01	$E_o$	м <sup>2</sup> /с	5
$a_n$	б/р	0,05	$E_p$	м <sup>2</sup> /с	5
$a_d$	б/р	1,08	$T_{ор}(сине-зеленые)$	°С	25

Окончание табл. 1

Обозначения	Единица измерения	Значение	Обозначения	Единица измерения	Значение
$a_e$	б/р	1,05	$T_{opt}(диатомовые)$	°С	10
$a_p$	°С <sup>-1</sup>	0,11	$I_{opt}$	Вт/м <sup>2</sup>	600
$tz_1$	б/р	0	$w_d^{20}$	м/сут	0,21
$tz_2$	б/р	0,019	$w_f^{20}$	м/сут	0,01
$tz_3$	°С <sup>-1</sup>	0,587	$Q_p^{22}$	гР/(м <sup>2</sup> ·сут)	0,006
$tz_4$	б/р	0,019			

Расчеты всех переменных уравнений проводились в единицах фосфора (8)–(14) за выбранный период с 1 мая по 1 ноября 2016 г. Модельный шаг по времени для расчета уравнений термогидробиологического блока составил 120 сек. Начальные значения компонентов экосистемы на всей акватории Куйбышевского водохранилища задавались по данным Тольяттинской гидрометеорологической обсерватории и из литературных источников [Куйбышевское водохранилище, 2008; Гвоздарева, Любина, Мельникова, 2021; Халиуллина, Халиуллин, 2022]. На открытых границах Куйбышевского водохранилища задавался среднесуточный сезонный ход расхода воды в местах впадения рек Волги, Камы, Казанки, Мешы, Шешми, Черемшан и Усы<sup>1</sup>.

### Результаты и обсуждение

Наиболее существенными факторами водной среды, оказывающими влияние на динамику развития и пространственное распределение планктона, являются течения и прогрев водной толщи. Динамика стокового течения неравномерна по длине Куйбышевского водохранилища и определяется режимом работы Чебоксарского, Нижнекамского и Жигулевского гидроузлов. По данным модельных расчетов в верхних Волжском и Камском русловых участках, а также в сужениях русла между озеровидными плесами скорость течения в весеннее половодье составила 0,10–1,20 м/с, в летний период – 0,03–0,34 м/с и в осеннюю межень – 0,02–0,30 м/с. На всех плесовых расширениях и заливах скорости течения очень малы и колеблются 0,02–0,07 м/с.

Прогрев и охлаждение Куйбышевского водохранилища идут с разной интенсивностью на различных участках, начиная с мелководных в верхней северной части и заканчивая приплотинным участком на юге водохранилища. Согласно модельным расчетам, диапазон колебаний температуры воды весной составил 16,2–22,1 °С, летом – 22,7–29,5 °С и осенью – 12,1–22,3 °С. В мелководных заливах летом температура воды достигла 29,5 °С, на речных участках и глубоководных плесах – 22–23 °С.

Такое неравномерное распределение скоростей течения и температуры воды в акватории Куйбышевского водохранилища формирует существенно неоднородные поля распределения планктонных организмов.

<sup>1</sup> Изменения уровней водохранилищ ГЭС РусГидро. URL: <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/> (дата обращения: 25.07.2024).

**Фитопланктон.** Моделирование динамики биомассы фитопланктона Куйбышевского водохранилища проводилось для двух основных групп водорослей – диатомовых и сине-зеленых. Сезонная динамика фитопланктона регулируется гидрометеорологическими факторами, основными из которых являются температура воды и скорость течения. Весенний подъем биомассы фитопланктона обусловлен развитием диатомовых водорослей при температуре воды 15 °С и высоких скоростях течения (0,5–1,2 м/с), обусловленных прохождением волны половодья. Летом, при температуре воды выше 20 °С и скоростях течения 0,01–0,2 м/с, активно развиваются сине-зеленые водоросли. Между весенним и летним пиками биомассы фитопланктона в течение месяца происходит спад, который хорошо выражен в центральной части водохранилища (Ундоровский плес). В осенний период, при снижении температуры воды до 10–15 °С, биомасса сине-зеленых водорослей также снижается и отмечается увеличение биомассы диатомовых водорослей (рис. 1).

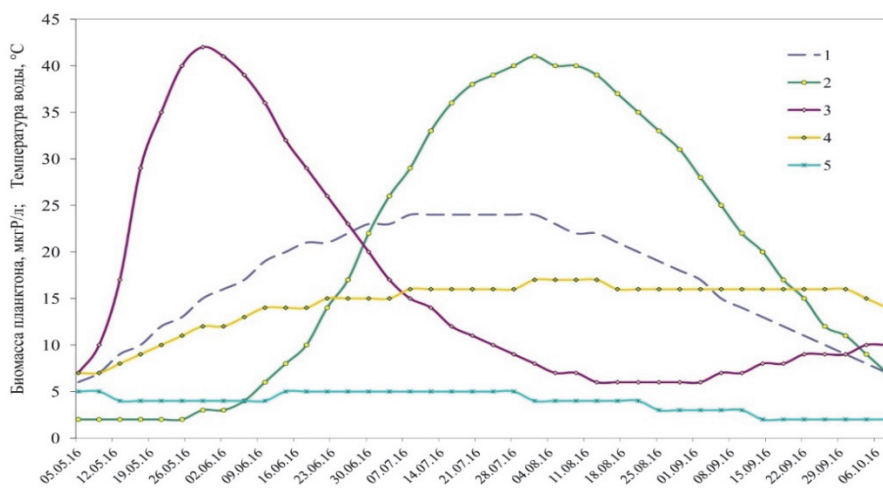


Рис. 1. Модельный расчет сезонного хода температуры воды (1), сине-зеленых (2) и диатомовых (3) водорослей, зоопланктона (4), бактериопланктона (5) в Ундоровском плесе Куйбышевского водохранилища в 2016 г.

Пространственно-временная динамика развития фитопланктона на всей обширной акватории водохранилища идет неодинаково. В весенний период быстрее всего прогревается верхняя и частично центральная часть водохранилища, где формируется наибольшая биомасса диатомовых водорослей (40–43 мкгР/л). В нижних плесах водохранилища биомасса диатомовых водорослей составляет 26–32 мкгР/л (рис. 2, а). Распределение сине-зеленых водорослей практически однородно и колеблется в пределах 2,0–2,56 мкгР/л (рис. 3, а). Значение коэффициента вариации ( $C_v$ ), характеризующего пространственную неоднородность распределения биомассы фитопланктона по акватории водохранилища, весной составляет 21 % для диатомовых и 4,6 % для сине-зеленых водорослей.

В летний период (в конце июля и начале августа) интенсивное развитие сине-зеленых водорослей идет в центральных и приплотинных плесах Куйбышевского водохранилища (28–46 мкгР/л), а наиболее интенсивное – в Мешенском, Черемшанском и Усинском заливах (40–78 мкгР/л) (рис. 3, б). Биомасса диатомовых водорослей в это время плавно снижается вдоль основной оси водохранилища по направлению от замыкающей плотины (9–14 мкгР/л) к верхним Волжским и Камским участкам (7–8 мкгР/л) (рис. 2, б). В период максимального прогрева водохранилища величина пространственной неоднородности фитопланктона составляет 24,1 % для диатомовых и 48,9 % для сине-зеленых водорослей.

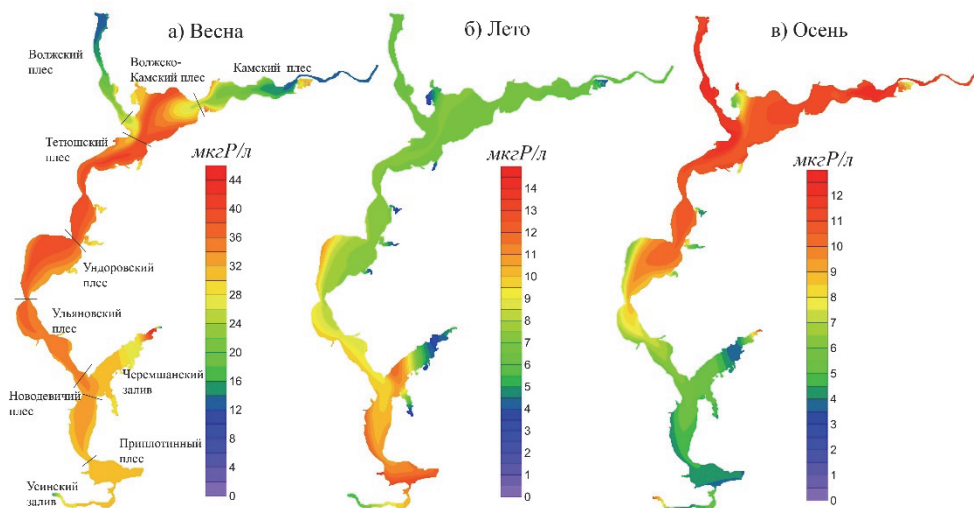


Рис. 2. Модельный расчет пространственного распределения биомассы диатомовых водорослей в Куйбышевском водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в) 2016 г.

Осенью распределение фитопланктона по акватории Куйбышевского водохранилища наиболее неоднородно (32 % для диатомовых и 88 % для сине-зеленых). В верхней и средней частях водохранилища (Волжский, Камский, Волго-Камский, Тетюшинский и Ундоровский плесы) биомасса сине-зеленых падает до 2–10 мкгР/л, а диатомовых возрастает до 7–12 мкгР/л (рис. 3, в, 2, в). В Ульяновском, Новодевичьем, Приплотинном плесах и Черемшанском заливе еще сохраняется невысокий уровень биомассы диатомовых (3–7 мкгР/л) при еще активном осеннем цветении сине-зеленых водорослей (20–38 мкгР/л).

Расчеты показывают, что в течение вегетативного сезона наименьшие значения биомассы фитопланктона приходятся на речные участки Волжского и Камского плесов (4–12 мкгР/л для диатомовых и 1–2 мкгР/л для сине-зеленых водорослей), а высокие – на центральную часть водохранилища (44–46 мкгР/л для диатомовых и сине-зеленых водорослей). Самые высокие значения биомассы сине-зеленых водорослей отмечаются в мелководном Черемшанском заливе (88 мкгР/л).

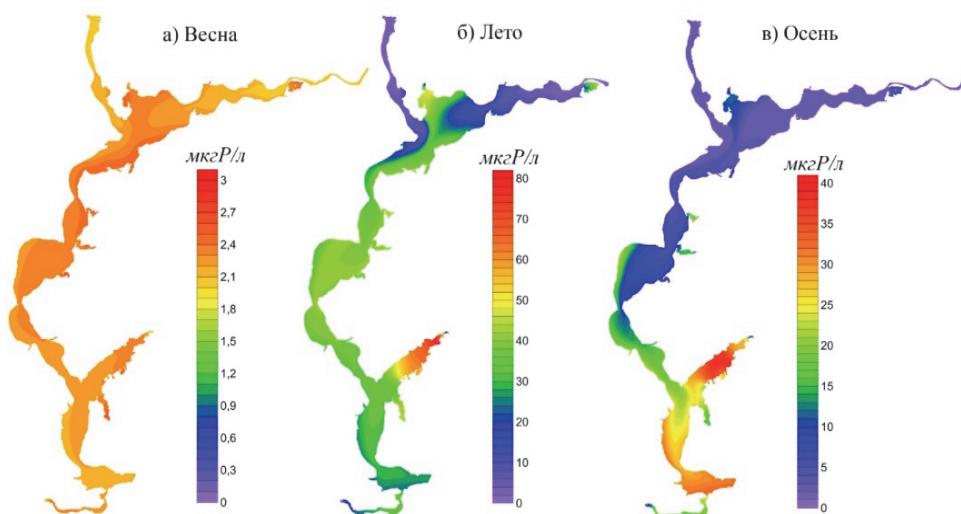


Рис. 3. Модельный расчет пространственного распределения биомассы сине-зеленых водорослей в Куйбышевском водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в) 2016 г.

**Зоопланктон.** Динамика биомассы зоопланктона (ЗП) повторяет сезонный ход температуры воды и в течение вегетационного периода на различных участках Куйбышевского водохранилища изменяется от 7 до 43 мкгР/л. Весной с повышением температуры воды биомасса ЗП достигает 6–12 мкгР/л и равномерно распределена по акватории водохранилища ( $C_v = 10\%$ ) (рис. 4, а).

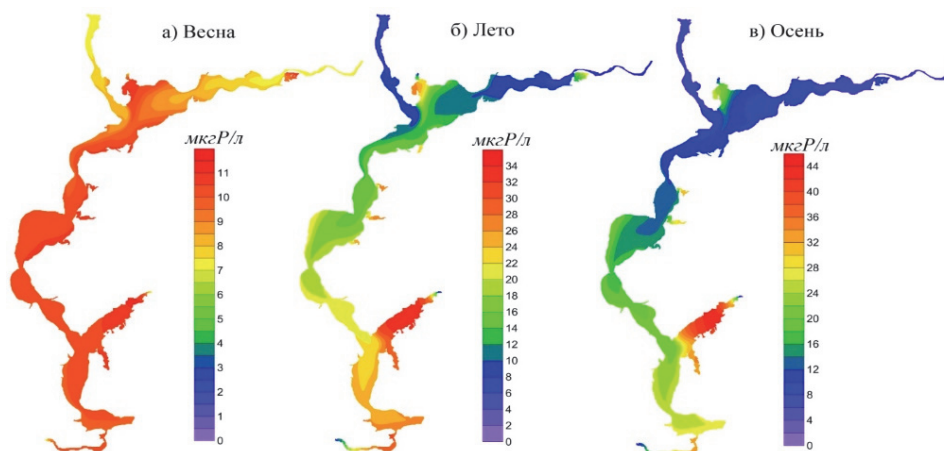


Рис. 4. Модельный расчет пространственного распределения биомассы зоопланктона в Куйбышевском водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в) 2016 г.

В летний период биомасса ЗП увеличивается с 10 мкгР/л в верхних – Волжском и Камском плесах, и до 26 мкгР/л – в замыкающем Приплотинном плесе. В литоральной части водохранилища, а также в его мелких и крупных

заливах биомасса ЗП достигает наибольших значений (28–33 мкгР/л) (рис. 4, б). Пространственная неоднородность распределения ЗП летом составляет 40 %.

Постепенный спад биомассы ЗП осенью прослеживается вдоль оси водохранилища, начиная от верховьев к Приплотинному плесу. В этот период формируется наибольшая неоднородность распределения ЗП ( $C_v = 52\%$ ). В Волжском и Камском плесах биомасса ЗП составляет 6–7 мкгР/л, в Приплотинном плесе – 26–28 мкгР/л, а в Мешенском, Черемшанском и Усинском заливах – 20–43 мкгР/л (рис. 4, в).

На рис. 1 показан модельный расчет сезонного хода биомассы ЗП в Ундоровском плесе, траектория значений которой представляет типичный ход развития ЗП в Куйбышевском водохранилище с максимальными значениями биомассы, приходящимися как на летние месяцы (июль и август), так и на осень (сентябрь). И лишь в начале октября начинается спад развития ЗП в центральной части водохранилища.

**Бактериопланктон.** Динамика биомассы бактериопланктона (БП) имеет сезонный ход, схожий с динамикой биомассы ЗП и варьирует от 1,1 до 7,6 мкгР/л (см. рис. 1). Распределение биомассы БП весной относительно однородное (11,6 %) и на большей части акватории Куйбышевского водохранилища составляет 3–4 мкгР/л. Лишь на русловых участках Волги и Камы она составляет 5 мкгР/л (рис. 5, а).

В период летнего прогрева водохранилища биомасса БП возрастает в Волго-Камском, Тетюшском, Ундоровском плесах до 4–5,5 мкгР/л и, особенно, в Черемшанском заливе – до 7–7,6 мкгР/л. Пространственная неоднородность биомассы БП летом составляет 21 % (рис. 5, б).

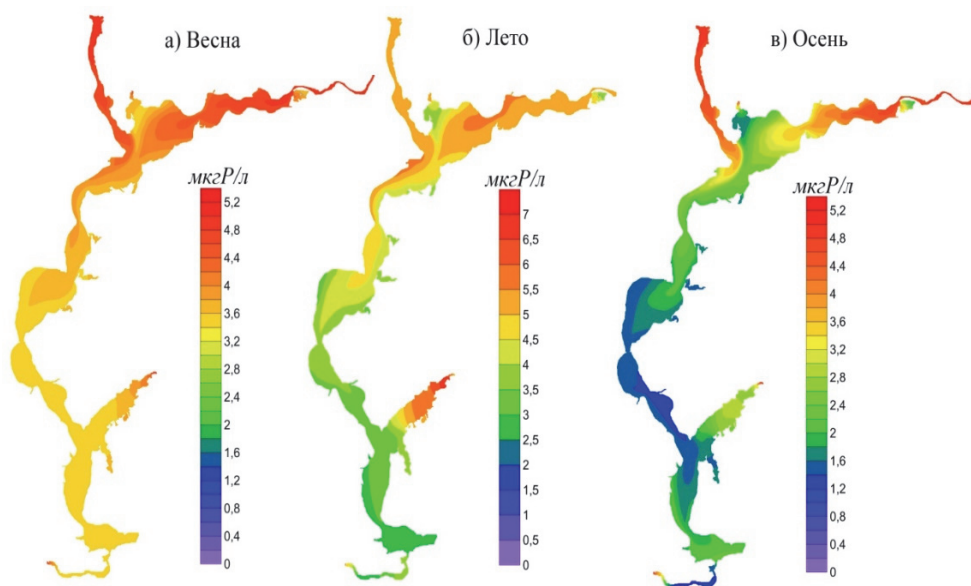


Рис. 5. Модельный расчет пространственного распределения биомассы бактериопланктона в Куйбышевском водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в) 2016 г.

Осенью отмечаются наибольшие пространственные различия в значениях биомассы БП, а коэффициент вариации  $C_v$  составляет 40,8 %. Наибольшие значения биомассы БП отмечаются в Волжском, Камском, Волго-Камском плесах и Черемшанском заливе (2,5–5 мкгР/л), а минимальные – в остальных глубоководных плесах водохранилища (1,1–2 мкгР/л) (рис. 5, в).

Результаты модельных расчетов биомассы планктонных организмов в характерных районах Куйбышевского водохранилища представлены в табл. 2.

Таблица 2

Модельные расчеты распределения средней биомассы планктонного сообщества (мг/л) по выделенным районам Куйбышевского водохранилища

Районы	Биомасса сине-зеленых водорослей, мг/л	Биомасса диатомовых водорослей, мг/л	Биомасса бактерио- планктона, мг/л	Биомасса зоопланктона, мг/л
Весна				
Волжский плес	0,21	1,79	0,71	0,40
Камский плес	0,21	1,76	0,71	0,39
Волжско-Камский плес	0,23	3,40	0,60	0,50
Тетюшский плес	0,23	3,72	0,56	0,51
Уноровский плес	0,23	3,67	0,54	0,54
Ульяновский плес	0,22	3,49	0,52	0,54
Новодевичий плес	0,22	3,17	0,52	0,52
Приплотинный плес	0,21	3,12	0,52	0,52
Черемшанский залив	0,23	2,93	0,55	0,56
Усинский залив	0,22	2,82	0,52	0,53
Мешенский залив	0,23	3,02	0,56	0,55
Лето				
Волжский плес	0,40	0,62	0,79	0,42
Камский плес	0,61	0,64	0,79	0,45
Волжско-Камский плес	2,71	0,69	0,78	0,62
Тетюшский плес	3,00	0,71	0,77	0,70
Уноровский плес	3,92	0,82	0,66	0,95
Ульяновский плес	3,66	0,90	0,53	1,06
Новодевичий плес	3,11	1,06	0,47	1,23
Приплотинный плес	2,79	1,16	0,44	1,34
Черемшанский залив	5,87	0,72	0,78	1,67
Усинский залив	2,79	0,82	0,49	1,41
Мешенский залив	4,40	0,49	0,70	1,20
Осень				
Волжский плес	0,20	1,16	0,68	0,39
Камский плес	0,21	1,12	0,64	0,42
Волжско-Камский плес	0,37	1,09	0,45	0,55
Тетюшский плес	0,43	1,12	0,36	0,65
Уноровский плес	1,13	0,92	0,30	0,84
Ульяновский плес	1,56	0,72	0,24	1,01
Новодевичий плес	2,49	0,51	0,26	1,20
Приплотинный плес	2,96	0,43	0,30	1,33
Черемшанский залив	3,15	0,44	0,38	2,08
Усинский залив	1,86	0,53	0,27	1,47
Мешенский залив	1,09	1,16	0,33	1,07

Для перевода расчетных значений планктонных организмов из фосфорных единиц  $B_p$  (мгР/л) в биомассу  $B_u$  (мг/л) использовался переводной коэффициент  $k_b = B_p/B_u$ . Значение коэффициента  $k_b$  для фитопланктона составило 98,6, бактериопланктона – 150 и зоопланктона – 52.

Таким образом, расчеты показывают, что сезонная динамика планктона на Куйбышевском водохранилище имеет свои особенности пространственного распределения. Максимальное весеннее цветение диатомовых водорослей (3,40–3,72 мг/л) отмечается в Тетюшском плесе. Летом и осенью биомасса диатомовых снижается до 1,06–1,16 мг/л, концентрируясь сначала в приплотинном участке, а затем в верхней части водохранилища. Массовое цветение сине-зеленых водорослей отмечается летом в Ундровском плесе (3,92 мг/л), Черемшанском (5,87 мг/л) и Мешенском (4,40 мг/л) заливах. Осенью, в период угасания развития фитопланктона, биомасса сине-зеленых водорослей (2,49–3,15 мг/л) еще прослеживается в Новодевичьем, Приплотинном плесах и Черемшанском заливе.

Модель показывает, что лучше всего зоопланктон развивается в нижней глубоководной части водохранилища (1,01–1,34 мг/л) и его мелководных заливах (1,07–2,08 мг/л), тогда как сезонный ход БП не подвержен каким-либо значительным изменениям. Колебания биомассы бактериопланктона составляют 0,24–0,79 мг/л, что существенно меньше, чем у фитопланктона и зоопланктона.

Оценка полученных результатов на модели и проверка ее адекватности проводились по данным летних экспедиционных наблюдений в 2016 г. на 15 станциях, расположенных в акватории Куйбышевского водохранилища. Адекватность разработанной модели оценивалась критерием Тейла (Th) [Theil, 1971]. Значение Th-критерия изменяется от 0 до 1. При полном совпадении расчетных и измеренных значений  $Th = 0$ . Модельные расчеты считаются удовлетворительными, если  $Th < 0,4$ . Для фитопланктона  $Th = 0,22$ , для бактериопланктона – 0,37 и зоопланктона – 0,30. Наибольшие расхождения между расчетами и наблюдениями для фитопланктона (1,1 мг/л) отмечаются в Ульяновском плесе (станция 8), для бактериопланктона (0,37 мг/л) – в Волжско-Камском плесе (станция 18) и для зоопланктона (0,81 мг/л) – в Черемшанском заливе (станция 7).

## Заключение

Разработана имитационная 2D-пространственная модель сезонной динамики развития планктонного сообщества Куйбышевского водохранилища. Она основана на представлении о механизме химической и биологической трансформации форм фосфора в водной среде и в составе водных микроорганизмов. Модель экосистемы водохранилища представлена следующими компонентами: фитопланктон (диатомовые и сине-зеленые водоросли), бактериопланктон, зоопланктон, детрит, растворенные минеральная и органическая формы фосфора, которые рассчитываются с учетом влияния неустановившегося характера динамики, ежесуточного хода приводной температуры воздуха и освещенности водной поверхности. Одно из достоинств созданной модели

состоит в достаточно подробной расчетной сетке, которая позволяет детально отобразить пространственные неоднородности на большой площади акватории Куйбышевского водохранилища.

Результаты моделирования позволили изучить особенности функционирования планктонной системы Куйбышевского водохранилища и формирования пространственно-временной изменчивости ее компонентов. В целом для вегетационного периода 2016 г. по всей акватории водохранилища неоднородность распределения ( $C_v$ ) планктонных организмов имеет широкий разброс – 4,6–88 %. Наибольшая биомасса диатомовых водорослей формируется в период весеннего половодья в Тетюшском плесе водохранилища и составляет 3,4–3,7 мг/л, а сине-зеленых водорослей в период летнего прогрева воды в Черемшанском заливе – 5,92 мг/л. Расчеты показывают, что максимальная биомасса зоопланктона отмечается в летне-осенний период в Черемшанском заливе и составляет 2,08 мг/л. Сезонные колебания биомассы бактериопланктона существенно ниже, чем у фитопланктона и зоопланктона. Его наибольшие значения (0,79 мг/л) отмечаются в Волго-Камском плесе и Черемшанском заливе.

Приемлемое сходство результатов натуральных наблюдений и модельных расчетов позволяет успешно использовать разработанную модель в имитационных расчетах на Куйбышевском водохранилище. Для применения модели в решении практических задач прогнозирования и оптимального управления водохранилищем потребуются уточнение параметров модели и более надежный объем необходимой исходной информации.

### Список литературы

- Булдовская О. Р., Леонов А. В.* Формализация метаболических функций фитопланктона и моделирование динамики форм фосфора в пресноводных экосистемах // *Водные ресурсы*. 1997. Т. 24, № 1. С. 97–110.
- Вольцингер Н. Е., Пяковский Р. В.* Теория мелкой воды. Океанологические задачи и численные методы. Л. : Гидрометиздат, 1977. 207с.
- Гвоздарева М. А., Любина О. С., Мельникова А. В.* Развитие планктонных сообществ в Куйбышевском водохранилище в зоне влияния Чебоксарской ГЭС // *Российский журнал прикладной экологии*. 2021. № 3 (27). С. 23–29. <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2021.3.23.29>
- Даценко Ю. С., Ерина О. Н., Пуклаков В. В.* Моделирование развития фитопланктона в Рыбинском водохранилище // *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*. 2015. № 1. С. 32–40.
- Ерёмина Т. Р., Исаев А. В., Рябченко В. А.* Оценка и прогноз тенденций экосистемы восточной части Финского залива при различных сценариях изменения биогенной нагрузки в будущем климате // *Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета*. 2014. № 36. С. 118–127.
- Жданова О. Л., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я.* Динамика планктонного сообщества с учетом трофических характеристик зоопланктона // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2024. Т. 16, № 2. С. 525–554. <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2024-16-2-525-554>
- Кренке А. Н., Чернышев В. Л., Коломенский Д. С.* Моделирование динамики численности планктонных сообществ с помощью модели «хищник – жертва» с учетом эффекта ограниченного перемещения хищника // *Наука и образование : науч. изд. МГТУ им. Н. Э. Баумана*. 2012. № 4. С. 1–13.
- Куйбышевское водохранилище : науч.-информ. справ. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.*
- Леонов А. В.* Моделирование природных процессов на основе имитационной гидроэкологической модели трансформации соединений С, N, P, Si. Южно-Сахалинск : СахГУ, 2012. 148 с.

Менишуткин В. В., Руховец Л. А., Филатов Н. Н. Моделирование экосистем пресноводных озер (обзор) 2. Модели экосистем пресноводных озер // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 1. С. 24–38. <https://doi.org/10.7868/S0321059614010088>

Марчук Г. И. Методы вычислительной математики : учеб. пособие. М. : Наука, 1989.

Модельные оценки эвтрофикации Балтийского моря в современном и будущем климате / В. А. Рябченко, Л. Н. Карлин, А. В. Исаев [и др.] // Океанология. 2016. Т. 56, № 1. С. 41–50. <https://doi.org/10.7868/S0030157416010160>

Подгорный К. А., Леонов А. В. Использование пространственно-неоднородной имитационной модели для изучения процессов трансформации соединений азота, фосфора и динамики кислорода в экосистеме Невской губы Финского залива. 1. Описание модели // Водные ресурсы. 2013. Т. 40, № 2. С. 179–191. <https://doi.org/10.7868/S0321059613020065>

Рахуба А. В. Пространственно-временное моделирование динамики развития фитопланктона в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. 2023а. № 4. С. 140–149. <https://doi.org/10.24411/9999-039A-2020-10004>

Рахуба А. В. Моделирование цветения воды в Куйбышевском водохранилище в годы с различным режимом регулирования стока // Географический вестник. 2023б. № 2 (65). С. 92–104. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2020.3.430-444>

Рахуба А. В., Тихонова Л. Г. Оценка потока неорганического фосфора из донных отложений Куйбышевского водохранилища в период 2015–2016 гг. // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6 : материалы Междунар. конф., приурочен. к 35-летию Ин-та экологии Волж. бассейна РАН и 65-летию Куйбышев. биостанции. Тольятти, 2018. С. 244–246.

Садчиков А. П. Гидробиология: планктон (трофические и метаболические взаимоотношения). М. : НИЦ ИНФРА-М, 2016. 240 с.

Халуллина Л. Ю., Халуллин И. И. Особенности сезонной динамики фитопланктона р. Кама (Куйбышевское водохранилище) в 2017 г. // Биология внутренних вод. 2022. № 6. С. 664–676. <https://doi.org/10.31857/S0320965222060092>

Biophysical interactions in the plankton: A cross-scale review / J. C. Prairie, K. R. Sutherland, K. J. Nickols, A. M. Kaltenberg // *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*. 2012. Vol. 2, N 1. P. 121–145. <https://doi.org/10.1215/21573689-1964713>

Carlotti F., Giske J., Werner F. Modeling zooplankton dynamics // *ICES zooplankton methodology manual*. Academic Press. 2000. P. 571–667. <https://doi.org/10.1016/b978-012327645-2/50013-x>

Chattopadhyay J., Sarkar R. R., Mandal S. Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms – field study and mathematical modelling // *Journal of Theoretical Biology*. 2002. Vol. 215, N 3. P. 333–344.

3D Ecosystem Models as Decision Support Tools in the Gulf of Finland - the Kotka Archipelago as an Example / M. Kiirikil, P. Valipakka, P. Korpinen [et al.] // *Baltic Coastal Ecosystems. Central and Eastern European Development Studies*. Springer, Berlin, Heidelberg. 2002. P. 293–309.

Edwards C. A., Batchelder H. P., Powell T. M. Modeling microzooplankton and macrozooplankton dynamics within a coastal upwelling system // *Journal of Plankton Research*. 2000. Vol. 22, N 9, P. 1619–1648. <https://doi.org/doi:10.1093/plankt/22.9.1619>

Franks P. J. S. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application // *Journal of Oceanography*. 2002. Vol. 58. P. 379–387.

Freshwater phytoplankton diversity: models, drivers and implications for ecosystem properties / G. Borics, A. Abonyi, N. Salmaso, R. Ptacnik // *Hydrobiologia*. 2021. Vol. 848. P. 53–75. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04332-9>

High resolution 3D-ecosystem model for the Neva Bay and Estuary – model validation and future scenarios / P. Korpinen, M. Kiirikki, P. Rantanen [et al.] // *Oceanologia*. 2003. Vol. 45, N 1. P. 67–80.

Levin S. A., Segel L. A. Hypothesis for origin of planktonic patchiness // *Nature*. 1976. N 259. P. 659.

Mathematical modeling of phytoplankton in Lake Ontario / R. V. Thoman, D. M. Di Toro, R. P. Winfield, D. J. O'Connor. New York : Manhattan College, 1975. 124 p.

Ménesguen A., Lacroix G. Modelling the marine eutrophication: A review // *Science of The Total Environment*, September 2018. Vol. 636. P. 339–354. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.183>

*Mukhopadhyaya A., Tapaswib P. K., Chattopadhyay J.* A space-time state-space model of phytoplankton allelopathy // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2003. Vol. 4. P. 437–456.

*Reynolds C. S., Irish A. E.* Modeling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates // *Hydrobiology*. 1997. Vol. 349. P. 5–17.

*Straskraba M., Tundisi J. G., Duncan A.* Comparative reservoir limnology and water quality management. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1993. 293 p.

*Suzuki M., Sagehashi M., Sakoda A.* Modelling the structural dynamics of a shallow and eutrophic water ecosystem based on mesocosm observations // *Ecological Modelling*. 2000. Vol. 128, N 2–3. P. 221–243.

*Theil H.* Applied economic forecasting. Amsterdam, 1971. 256 p.

## References

Boldovskaya O.R., Leonov A.V. Formalizacija metabolicheskikh funkcij fitoplanktona i modelirovanie dinamiki form fosfora v presnovodnyh jekosistemah [Normalization of metabolic functions of phytoplankton and modeling of dynamics of phosphorus forms in freshwater ecosystems]. *Vodnye resursy* [Water Resources], 1997, vol. 24, no. 1, pp. 97–110. (in Russian)

Volzinger N.E., Pyaskovsky R.V. *Teoriya melkoj vody. Okeanologicheskie zadachi i chislennye metody* [Shallow water theory. Oceanological problems and numerical methods]. Leningrad, Gidrometizdat Publ., 1977, 207p. (in Russian)

Gvozdeva M.A., Lyubina O.S., Melnikova A.V. Razvitie planktonnyh soobshhestv v Kujbyshevskom vodohranilishhe v zone vlijaniya Cheboksarskoj GJeS [Development of planktonic communities in the Kuibyshev reservoir in the zone of influence of Cheboksary hydroelectric power station]. *Rossijskij zhurnal prikladnoj jekologii* [Russian Journal of Applied Ecology], 2021, no. 3 (27), pp. 23–29. <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2021.3.23.29> (in Russian)

Dotsenko Yu.S., Erin O.N., Puklakov V.V. Modelirovanie razvitiya fitoplanktona v Rybinskom vodohranilishhe [Modeling of phytoplankton development in the Rybinsk reservoir]. *Vodnoe hozjajstvo Rossii: problemy, tehnologii, upravlenie* [Russian water industry: problems, technologies, management], 2015, no. 1, pp. 32–40. (in Russian)

Eremina T.R., Isaev A.V., Ryabchenko V.A. Ocenka i prognoz tendencij jekosistemy vostochnoj chasti Finskogo zaliva pri razlichnyh scenarijah izmenenija biogennoj nagruzki v budushhem klimate [Assessment and forecast of ecological trends in the eastern part of the Gulf of Finland under various scenarios of changes in biogenic load in the future climate]. *Uchenye zapiski Rossijskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta* [Scientific Notes of the Russian State Hydro-Meteorological University], 2014, no. 36, pp. 118–127. (in Russian)

Zhdanova O.L., Neverova G.P., Frisman E.Ya. Dinamika planktonnogo soobshhestva s uchetom troficheskikh harakteristik zooplanktona [Dynamics of the plankton community taking into account trophic characteristics of zooplankton]. *Kompyuternye issledovanija i modelirovanie* [Computer studies and modeling], 2024, vol. 16, no. 2, pp. 525–554. <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2024-16-2-525-554> (in Russian)

Krenke A.N., Chernyshev V.L., Kolomenskiy D.S. Modelirovanie dinamiki chislennosti planktonnyh soobshhestv s pomoshh'ju modeli “hishhnik-zhertva” s uchetom jeffekta ogranichenno peremeshhenija hishhnika [Modeling the dynamics of the number of plankton communities using the predator-prey model, taking into account the effect of limited predator movement]. *Nauka i obrazovanie: nauchnoe izdanie MGTU im. N. Je. Baumana* [Science and Education: scientific edition of the Bauman Moscow State Technical University], 2012, no. 4, pp. 1–13. (in Russian)

*Kujbyshevskoe vodohranilishhe* [Kuibyshev reservoir]. Scientific information guide. Tolyatti, IEVB RAS Publ., 2008, 123 p. (in Russian)

Leonov A.V. *Modelirovanie prirodnyh processov na osnove imitacionnoj gidrojekologicheskoi modeli transformacii soedinenij C, N, P, Si* [Modeling of natural processes based on a simulated hydroecological model of transformation of compounds C, N, P, Si]. Yuzhno-Sakhalinsk, SAKHGU Publ., 2012, 148 p. (in Russian)

Menshutkin V.V., Rukhovets L.A., Filatov N.N. Modelirovanie jekosistem presnovodnyh ozer (obzor) 2. Modeli jekosistem presno-vodnyh ozer [Modeling freshwater lake ecosystems (review) 2. Models of freshwater lake ecosystems]. *Vodnye resursy* [Water resources], 2014, vol. 41, no. 1, pp. 24–38. <https://doi.org/10.7868/S0321059614010088> (in Russian)

- Marchuk G.I. *Metody vychislitelnoj matematiki* [Methods of Computational Mathematics]. Moscow, Nauka Publ., 1989, 608 p. (in Russian)
- Ryabchenko V.A., Karlin L.N., Isaev A.V., Vankevich R.E., Eremina T.R., Molchanov M.S., Savchuk O.P. Modelnye ocenki jevtrofikacii Baltijskogo morja v sovremennom i budushhem klimate [Model estimates of eutrophication of the Baltic Sea in the current and future climate]. *Okeanologija* [Oceanology], 2016, vol. 56, no. 1, pp. 41-50. <https://doi.org/10.7868/S0030157416010160> (in Russian)
- Podgorny K.A., Leonov A.V. Ispolzovanie prostranstvenno-neodnorodnoj imitacionnoj modeli dlja izuchenija processov transformacii soedinenij azota, fosfora i dinamiki kisloroda v jekosi-steme Nevskoj guby Finskogo zaliva. 1. Opisanie modeli [Using a spatially heterogeneous simulation model to study the transformation processes of nitrogen, phosphorus compounds and oxygen dynamics in the ecosystem of the Neva Bay of the Gulf of Finland. 1. Description of the model]. *Vodnye resursy* [Water resources], 2013, vol. 40, no. 2, pp. 179-191. <https://doi.org/10.7868/S0321059613020065> (in Russian)
- Rakhuba A.V. Prostranstvenno-vremennoe modelirovanie dinamiki razvitija fitoplanktona v jekosisteme Kujbyshevskogo vodohranilishha [Spatial and temporal modeling of the dynamics of phytoplankton development in the ecosystem of the Kuibyshev reservoir]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija: Geografija. Geojekologija* [Bulletin of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology], 2023, no. 4, pp. 140-149. <https://doi.org/10.24411/9999-039A-2020-10004> (in Russian)
- Rakhuba A.V. Modelirovanie cvetenija vody v Kujbyshevskom vodohranilishhe v gody s razlichnym rezhimom regulirovanija stoka [Modeling of water blooming in the Kuibyshev reservoir in years with different flow regulation regime]. *Geograficheskij vestnik* [Geographical bulletin], 2023, no. 2 (65), pp. 92-104. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2020.3.430-444> (in Russian)
- Rakhuba A.V., Tikhonova L.G. Estimation of the flow of inorganic phosphorus from the bottom sediments of the Kuibyshev reservoir in the period 2015-2016. *Ekologicheskie problemy bassejnov krupnyh rek – 6* [Ecological problems of large river basins – 6]. Proceedings of the international conference dedicated to the 35th anniversary of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences and the 65th anniversary of the Kuibyshev Biological Station. Togliatti, 2018, pp. 244-246. (in Russian)
- Sadchikov A.P. *Gidrobiologija: plankton (troficheskie i metabolicheskie vzaimootnoshenija)* [Hydrobiology: plankton (trophic and metabolic relationships)]. Moscow, SIC INFRA-M Publ., 2016, 240 p. (in Russian)
- Khaliullina L.Yu., Khaliullin I.I. Osobennosti sezonnoj dinamiki fitoplanktona r. Kama (Kujbyshevskoe vodohranilishhe) v 2017 g. [Features of seasonal dynamics of phytoplankton of the Kama River (Kuibyshev reservoir) in 2017]. *Biologija vnutrennih vod* [Biology of inland waters], 2022, no. 6, pp. 664-676. <https://doi.org/10.31857/S0320965222060092>
- Prairie J.C., Sutherland K.R., Nickols K.J., Kaltenberg A.M. Biophysical interactions in the plankton: A cross-scale review. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 2012, vol. 2, no. 1, pp. 121-145. <https://doi.org/10.1215/21573689-1964713>
- Carlotti F., Giske J., Werner F. Modeling zooplankton dynamics. *ICES zooplankton methodology manual*, 2000, pp. 571-667. <https://doi.org/10.1016/b978-012327645-2/50013-x>
- Chattopadhyay J., Sarkar R. R., Mandal S. Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms – field study and mathematical modelling. *Journal of Theoretical Biology*, 2002, vol. 215, no. 3, pp. 333-344.
- Kiirikkil M., Valipakka P., Korpinen P., Koponen J., Sarkkula J. 3D Ecosystem Models as Decision Support Tools in the Gulf of Finland – the Kotka Archipelago as an Example. *Baltic Coastal Ecosystems. Central and Eastern European Development Studies*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2002, pp. 293-309.
- Edwards C. A., Batchelder H. P., Powell T. M. Modeling microzooplankton and macrozooplankton dynamics within a coastal upwelling system. *Journal of Plankton Research*, 2000, vol. 22, no. 9, pp. 1619-1648. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.9.1619>
- Franks P. J. S. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application. *Journal of Oceanography*, 2002, vol. 58, pp. 379-387.
- Borics G., Abonyi A., Ptasnik R., Salmaso N. Freshwater phytoplankton diversity: models, drivers and implications for ecosystem properties. *Hydrobiologia*, 2021, vol. 848, pp. 53-75. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04332-9>

Korpinen P., Kiirikki M., Rantanen P., Inkala A., Sarkkula J. High resolution 3D-ecosystem model for the Neva Bay and Estuary – model validation and future scenarios. *Oceanologia*, 2003, no. 45 (1), pp. 67-80.

Levin S.A., Segel L.A. Hypothesis for origin of planktonic patchiness. *Nature*, 1976, no. 259, p. 659.

Thoman R.V., Di Toro D.M., Winfield R.P., O'Connor D.J. *Mathematical modeling of phytoplankton in Lake Ontario*. New York, Manhattan College, 1975, 124 p.

Ménesguen A., Lacroix G. Modelling the marine eutrophication: A review. *Science of The Total Environment*, 2018, vol. 636, pp. 339-354. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.183>

Mukhopadhyaya A., Tapaswib P.K., Chattopadhyayb J. A space-time state-space model of phytoplankton allelopathy. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2003, vol. 4, pp. 437-456.

Reynolds C.S., Irish A.E. Modeling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates, *Hydrobiology*, 1997, vol. 349, pp. 5-17.

Straskraba M., Tundisi J.G., Duncan A. *Comparative reservoir limnology and water quality management*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1993, 293 p.

Suzuki M., Sagehashi M., Sakoda A. Modelling the structural dynamics of a shallow and eutrophic water ecosystem based on mesocosm observations. *Ecological Modelling*, 2000, vol. 128, no. 2-3, pp. 221-243.

Theil H. *Applied economic forecasting*. Amsterdam, 1971, 256 p.

#### Сведения об авторе

**Рахуба Александр Владимирович**

кандидат технических наук,  
старший научный сотрудник,  
заведующий лаборатории мониторинга  
водных объектов  
Самарский федеральный исследовательский  
центр РАН  
Россия, 443001, г. Самара, Студенческий  
переулок, 3А  
e-mail: rahavum@mail.ru

#### Information about the author

**Rakhuba Aleksandr Vladimirovich**

Candidate of Sciences (Technics),  
Senior Researcher, Head of  
the Laboratory for Monitoring  
of Water Objects  
Samara Federal Research Center RAS  
3A, Student Lane, Samara, 443001,  
Russian Federation  
e-mail: rahavum@mail.ru