

УДК 582.261.1–114

В.А. Паренский, Е.В. Левченко*

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ННЦМБ ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17**ИССЛЕДОВАНИЕ СВОЙСТВ ОБОБЩЕННОЙ МОДЕЛИ
МЕЖГОДОВОЙ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ ДИАТОМОВЫХ
ВОДОРΟΣЛЕЙ ЭПИФИТОНА**

Ранее на основе моделирования динамики относительной численности сообществ диатомовых водорослей в эпифитоне макрофита-базифита *Ulva lactuca* Linnaeus из трех прибрежных акваторий зал. Петра Великого Японского моря (Амурский и Уссурийский заливы и прол. Старка) с использованием рекуррентных уравнений была выявлена собственная естественная динамика сообществ этих акваторий [Паренский, Левченко, 2018]. Установлено, что воспроизводительная способность сообществ эпифитных диатомей снижается в ряду Амурский залив — Уссурийский залив — прол. Старка. Из литературных источников известно, что обогащение азотом и фосфором вышеуказанных акваторий изменяется в той же последовательности [Звалинский и др., 2013]. Было сделано предположение, что существует зависимость между относительной численностью диатомовых водорослей эпифитона и уровнем трофности акваторий обитания. Рассмотрели возможные варианты зависимостей коэффициентов моделей от уровня трофности, включая обязательную точку ($X = 0$, $Z = 0$). Оказалось, что трофность регулирует все параметры многошаговых рекуррентных моделей относительной численности диатомовых водорослей эпифитона. Построили обобщенную рекуррентную модель регуляции относительной численности эпифитных диатомовых, в которой к двум лимитирующим факторам (ФАР и кислород) добавлен регулирующий фактор трофность. Исследование модели показало, что уровень трофности оказывает влияние на межгодовую динамику относительной численности и продолжительность существования сообществ.

Ключевые слова: эпифитные диатомовые, межгодовая динамика, трофность, обобщенная рекуррентная модель, прибрежные акватории.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-104-113.

Parensky V.A., Levchenko E.V. A study of properties of generalized model for interannual dynamics of epiphytic diatom communities // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 196. — P. 104–113.

Modeling the dynamics of the relative number of diatoms in epiphytic diatom communities of the macrophyte *Ulva lactuca* Linnaeus from three different coastal areas of Peter the Great Bay, Sea of Japan (Amur Bay, Ussuri Bay, and the Stark Strait), based on a tool of recurrent equations, makes it possible to identify the communities' own natural dynamics in the water areas studied [Parensky, Levchenko, 2018]. It has been found that the reproductive capacity of the epiphytic diatom communities decreases in the following sequence: Amur Bay — Ussuri Bay — Stark Strait. As reported in literature, the nitrogen and phosphorus enrichment of the above-mentioned water areas decreases in the same sequence [Zvalinsky et al., 2013]. A relationship existing between

* Паренский Валерий Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: vaparensky@inbox.ru; Левченко Елена Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: leovit@mail.ru.

Parensky Valery A., Ph.D., senior researcher, e-mail: vaparensky@inbox.ru; Levchenko Elena V., Ph.D., researcher, e-mail: leovit@mail.ru.

the relative number of epiphytic diatoms and the level of trophicity of their habitat is assumed. Possible variants of relationships of the model coefficients with the trophicity level, including the necessary point ($X = 0, Z = 0$), are considered. Trophicity has proven to regulate all parameters of the multistep recurrent models describing the relative number of epiphytic diatoms. A generalized recurrent model for regulation of the relative number of epiphytic diatoms has been built; in this model, a regulating (trophic) factor is added to two limiting factors (photosynthetically active radiation and oxygen). A study of the model has shown that the trophicity level influences the interannual dynamics of the relative diatoms' number and the duration of communities' existence.

Key words: epiphytic diatom, interannual dynamics, trophicity, generalized recurrent model, coastal waters.

Введение

Моделирование временной динамики относительной численности сообществ диатомовых водорослей в эпифитоне макрофита-базифита *Ulva lactuca* Linnaeus из трех различных прибрежных акваторий зал. Петра Великого Японского моря (Амурский и Уссурийский заливы и прол. Старка) с использованием аппарата рекуррентных уравнений (рис. 1) позволило выявить собственную естественную динамику сообществ исследованных акваторий [Паренский, Левченко, 2018].

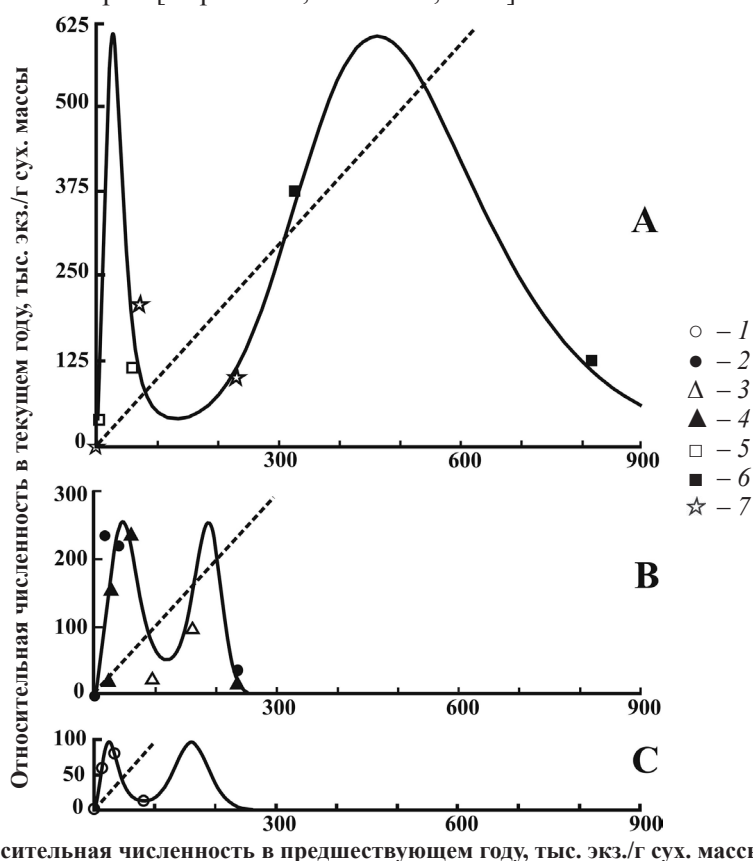


Рис. 1. Многошаговые модели плотностной регуляции относительной численности диатомовых водорослей эпифитона: **А** — Амурский залив, **В** — Уссурийский залив, **С** — прол. Старка; 1 — прол. Старка, 2 — бухта Патрокл, 3 — бухта Соболев, 4 — бухта Тихая, 5 — бухта около мыса Красного, 6 — бухта между мысами Грозным и Фирсова, 7 — бухта Кирпичного завода. Пунктиром показана линия равновесного воспроизводства

Fig. 2. Multi-step models of density regulation for epiphytic diatoms abundance in 3 areas: **A** — Amur Bay; **B** — Ussuri Bay; **C** — Stark Strait. Abscissa — relative number of diatoms in the previous year (10^3 cells/g DW); ordinate — relative number of diatoms in the current year (10^3 cells/g DW). Sampling points: 1 — Stark Strait; 2 — Patrokl Bight; 3 — Sobol Bight; 4 — Tikhaya Cove; 5 — Cape Krasny; 6 — cove between Capes Grozny and Firsov; 7 — Kirpichnogo Zavoda Bight. Dashed line indicates the equilibrium reproduction

Мы отметили, что воспроизводительная способность сообществ эпифитных диатомей снижается в ряду Амурский залив — Уссурийский залив — прол. Старка. Известно, что обогащение азотом и фосфором этих акваторий изменяется в той же последовательности [Звалинский и др., 2013]. Нами сделано предположение, что существует зависимость между относительной численностью диатомовых водорослей эпифитона и уровнем трофности акваторий обитания. В настоящей статье мы рассматриваем трофность как регулирующий фактор в обобщенной рекуррентной модели межгодовой динамики сообществ диатомовых водорослей эпифитона.

Материалы и методы

Первичные данные о численности диатомовых водорослей в эпифитоне макрофита-базифита *Ulva lactuca* Linnaeus из семи прибрежных акваторий зал. Петра Великого Японского моря: Уссурийский залив (бухты Патрокл, Соболев и Тихая), Амурский залив (бухты около мыса Красного, между мысами Грозным и Фирсова и Кирпичного завода), а также в прол. Старка около о. Попова, — использованные для построения многошаговой рекуррентной модели [Паренский, Левченко, 2018], дополнили данными по обогащению акваторий биогенными элементами (табл. 1), характеризующими трофность Амурского и Уссурийского заливов и прол. Старка [Звалинский и др., 2013], объединив их в обобщенную рекуррентную модель. Модель построили и оценили ее параметры, используя пакет прикладных программ Systat 5 [Wilkinson et al., 1992] и Statistica 8 (ID BX905E318201FAW). Методы регрессионного и дисперсионного анализов приведены в справочной литературе [Pollard, 1977; Поллард, 1982].

Таблица 1
Обогащение биогенными элементами акваторий Амурского и Уссурийского заливов и прол. Старка, г/м² в год [по: Звалинский и др., 2013]

Table 1
Enrichment of waters of Amur and Ussuri bays and the Stark Strait in nutrients, g/m² per year [from: Звалинский и др., 2013]

Акватория	Суммарный азот (TN)	Суммарный фосфор (TP)	TN + TP
Прол. Старка	0,200	0,031	0,231
Уссурийский залив	0,950	0,130	1,080
Амурский залив	5,350	0,590	5,940

Результаты и их обсуждение

Определение обобщенной модели и оценки параметров. Плотностная регуляция относительной численности в сообществах диатомовых водорослей эпифитона описывается многошаговой рекуррентной моделью [Паренский, Левченко, 2018]:

$$Y = Y_{2max} (X/b)^d \cdot \exp(d/c - (d/c) (X/b)^c) - Y_{2max} (X/b)^d \cdot \exp(d/c - e - (d/c) (X/b)^c) = \\ = (X/b)^d \cdot \exp(a - (d/c) (X/b)^c) - (X/b)^d \cdot \exp(a - e - (d/c) (X/b)^c),$$

где $e = \ln(E)$, $Y_{max} = \exp(e - 1)$, $a = d/c + \ln(Y_{2max})$.

В результате подстановки в это уравнение e , a , Y_{max} и перегруппировки (вынесение общего множителя d/c за скобки), а затем замены Y (относительная численность в текущем году) на X_{n+1} и X (относительная численность в предшествующем году) на X_n (для записи рекуррентной зависимости в традиционной форме) получаем:

$$X_{n+1} = (X_n/b)^d \cdot \exp(a + d (1 - (X_n/b)^c)/c) - (X_n/b)^d \cdot \exp(a - e + d (1 - (X_n/b)^c)/c). \quad (1)$$

Модели относительной численности диатомей в сообществах для трех изученных акваторий содержат четыре управляющих параметра (коэффициента): a , c , d , e — и один масштабный — b . Коэффициент d — показатель скорости неограниченного степенного роста численности. Коэффициент b — это относительная численность диатомей в предшествующем году, при которой наблюдается максимальная относительная численность народившихся диатомей после действия первого лимитирующего фактора. Коэффициент a характеризует максимальное количество диатомей в сообществе, достигаемое

после воздействия первого лимитирующего фактора. Коэффициент c — произведение показателя скорости неограниченного степенного роста численности и скорости снижения выживаемости при действии первого лимитирующего фактора. Коэффициент e характеризует максимально возможное количество диатомей в эпифитоне.

Корреляционный анализ параметров моделей для сообществ из трех акваторий (рис. 1) показал, что они образуют две корреляционные плеяды (табл. 2). В одну плеяду вошли показатели воспроизводства (a , e), в другую — показатели изменения скорости роста и влияния лимитирующих факторов (c , d). Наличие положительной корреляции между коэффициентами a и e позволило упростить оценки параметров обобщенной модели.

Таблица 2

Корреляционная матрица параметров моделей

Table 2

Correlation matrix of the models parameters

Коэффициент	a	e	$\ln(b)$	c	d
a	1				
e	0,999*	1			
$\ln(b)$	0,934	0,946	1		
c	-0,434	-0,400	-0,082	1	
d	0,475	-0,442	0,128	-0,999*	1

* $p < 0,05$.

Были опробованы многочисленные варианты зависимостей коэффициентов модели (1) от уровня трофности. Выбор наилучшего варианта описания сделали по средним относительным ошибкам коэффициентов обобщенной модели:

$$a = p_1 - Y/p_2 - p_3 \cdot \exp(-Y/p_2), \quad (2)$$

$$b = \exp(p_4 - 1/(Y + 1)^{\exp((p_3)^2)}), \quad (3)$$

$$c = \exp(-Y/p_6) \cdot (1 + p_7 \cdot Y), \quad (4)$$

$$d = p_8 + Y/\exp((p_5)^2), \quad (5)$$

$$a - e = p_8 + Y/\exp(2(p_5)^2), \quad (6)$$

где p_1, p_2, \dots, p_8 — параметры уравнений, связывающих трофность (Y) и коэффициенты рекуррентных моделей.

Эти описания были вставлены в модель (1) и переподобраны (табл. 3, рис. 2).

Таким образом, мы получили обобщенную рекуррентную модель регуляции относительной численности эпифитных диатомовых водорослей, в которой к двум лимитирующим факторам (ФАР и кислород) добавлен регулирующий фактор трофность (уравнение (1), табл. 3, рис. 3).

Мы провели сравнение линий регрессий многошаговых рекуррентных моделей (см. рис. 1) и линий регрессий обобщенной рекуррентной модели при фиксированных значениях обогащения акваторий биогенными элементами (суммарный азот и суммарный фосфор, TN + TP): 0,231, 1,080 и 5,940 г/м² в год (рис. 4). Для акваторий Амурского и Уссурийского заливов (рис. 4, А, В) можно отметить фактически полное совпадение линий регрессий многошаговой модели и обобщенной модели при фиксированном значении уровня трофности. Для акватории прол. Старка (рис. 4, С) линии регрессий различаются, но первичные данные не выходят за доверительные границы обобщенной модели. Выраженность различий обусловлена переподбором параметров обобщенной модели и перераспределением отклонений первичных данных от линии регрессии.

Исследование динамических свойств модели. В полученную нами многошаговую рекуррентную модель (1) заложено представление о нижней критической численности [Паренский, Левченко, 2018]. Понятие «нижняя критическая численность» связано с представлением о том, что для популяций различных видов существуют допустимые пределы снижения численности особей, за которыми существование популяции становится невозможным. Сообщество, состоящее из многих популяций, также может достигнуть крити-

Таблица 3

Оценки параметров, связывающих трофность и коэффициенты рекуррентных моделей, и проверка их значимости

Table 3

Estimates of the parameters, relating the trophicity and the coefficients of the recurrent model, and testing of their significance

Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка, %
			Нижняя	Верхняя	
p_1	11,751	0,058	11,626	11,876	0,494
p_2	1,321	0,300	0,677	1,965	22,710
p_3	1,436	0,238	0,926	1,947	16,543
p_4	18,720	0,681	17,260	20,180	3,638
p_5	2,491	0,898	0,564	4,418	36,050
p_6	5,275	1,402	2,268	8,283	26,578
p_7	1,345	0,075	1,184	1,506	5,576
p_8	8,374	2,304	3,432	13,316	27,514
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					17,388
Результаты дисперсионного анализа модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния R^2
Общая	$2,300602 \cdot 10^{11}$	21	—	—	1,000
Регрессия	$1,812360 \cdot 10^{11}$	7	$2,589085 \cdot 10^{10}$	7,424	0,788
Остаток	$4,882424 \cdot 10^{10}$	14	$3,487446 \cdot 10^9$	—	0,212

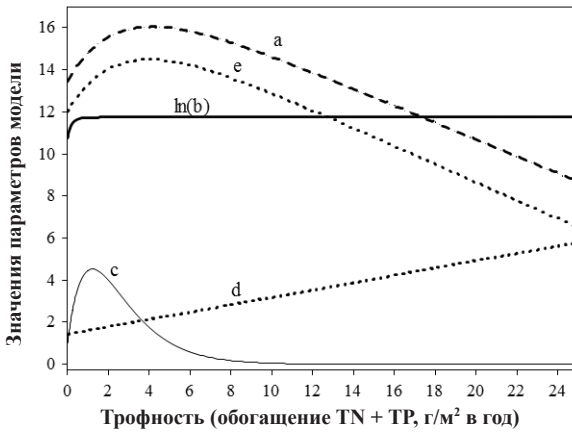


Рис. 2. Зависимость параметров моделей от уровня трофности ($R^2 = 0,999 \div 1$)
 Fig. 2. Relationship of the model parameters with the trophicity level ($R^2 = 0,999 \div 1$)

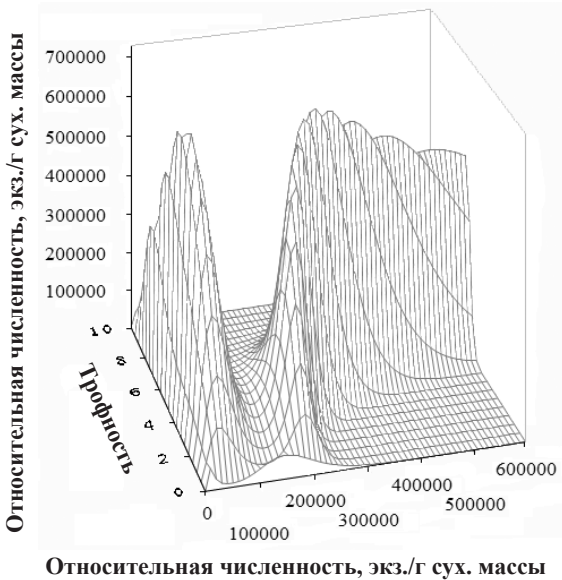
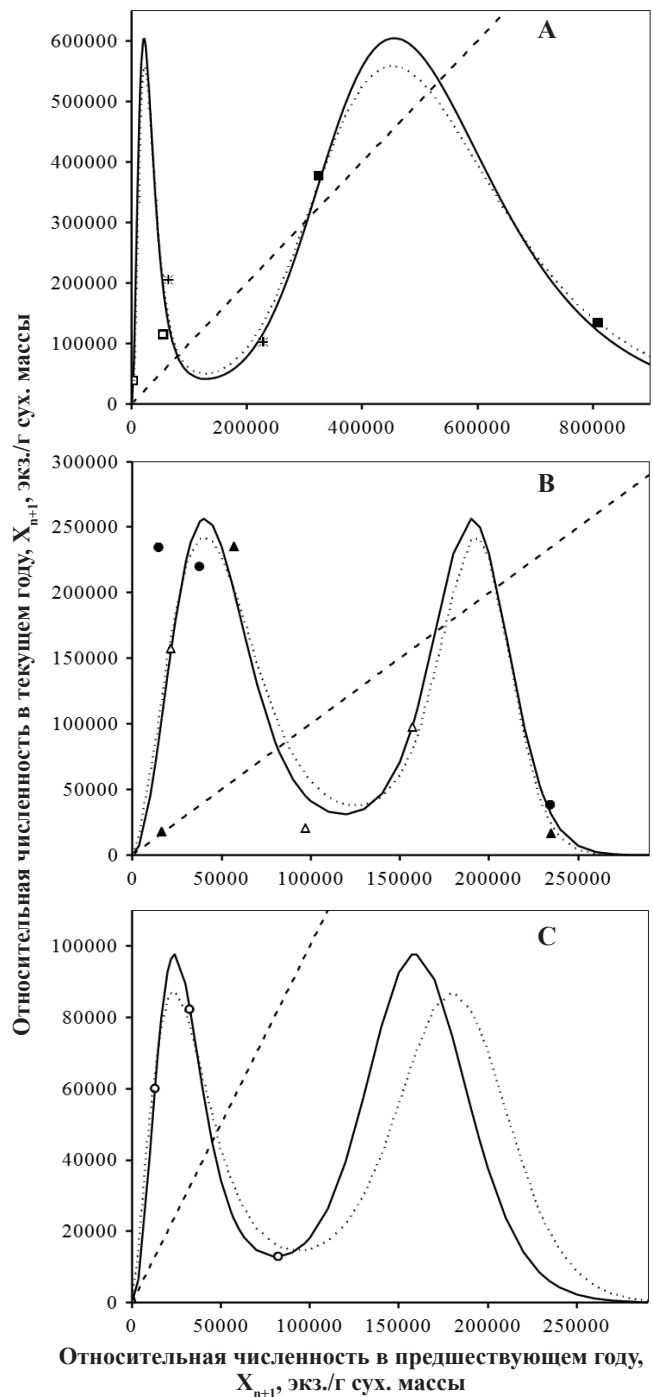


Рис. 3. Обобщенная рекуррентная модель регуляции относительной численности диатомовых водорослей эпифитона уровнем трофности (TN + TP, г/м² в год)
 Fig. 3. Generalized recurrent model for regulation of relative number of epiphytic diatoms by trophicity level (TN + TP, g/m² per year)

Рис. 4. Сравнение линий регрессий многошаговых моделей плотностной регуляции относительной численности диатомовых водорослей эпифитона и линий регрессий обобщенной модели при фиксированных значениях уровня трофности: **A** — Амурский залив, обогащение суммарным азотом и фосфором (TN + TP) 5,940 г/м² в год; **B** — Уссурийский залив, обогащение суммарным азотом и фосфором 1,080 г/м² в год; **C** — прол. Старка, обогащение суммарным азотом и фосфором 0,231 г/м² в год. Обозначения акваторий как на рис. 1. *Сплошные линии* — линии регрессий многошаговых моделей; *пунктирные линии* — линии регрессий обобщенной модели; *штриховые линии* — линии равновесного воспроизводства

Fig. 4. Comparison between the regression curves of the multi-step models for density regulation of relative number of epiphytic diatoms and the regression curves of the generalized model with fixed values of trophicity level: **A** — Amur Bay, enrichment in total nitrogen and phosphorus (TN + TP), 5.940 g/m² per year; **B** — Ussuri Bay, enrichment in total nitrogen and phosphorus, 1.080 g/m² per year; **C** — Stark Strait, enrichment in total nitrogen and phosphorus, 0.231 g/m² per year. *Solid curve* is the regression curve of the multi-step models; *dotted curve* is the regression curve of the generalized model; *dashed line* is the equilibrium reproduction



ческих значений численности, при этом численность сообщества в целом может быть еще достаточно велика, но численность отдельных популяций уменьшена до критических значений. Применительно к сообществу эпифитных диатомей нижняя критическая численность достигается, когда относительная численность сообщества в текущем году оказывается равной или меньше относительной численности в предшествующем году. Обсуждение зависимости нижней критической численности (НКЧ) от уровня трофности (табл. 4, рис. 5) является необходимым элементом исследования обобщенной рекуррентной модели.

Исследование зависимости нижней критической численности от уровня трофности необходимо для корректного выбора стартовых значений относительной численности эпифитных диатомовых при исследовании динамических свойств обобщенной

Оценки параметров модели и проверка их значимости

$$\text{НКЧ} = A((Y/B)^C \cdot \exp(1 - (Y/B)^C))^C + \exp(C - (Y/B)^C) + 1 + D((Y/E)^J \cdot \exp(1 - (Y/E)^J))^{1/J} \quad (7)$$

Table 4

Parameters of the model (7) and their significance

Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка, %
			Нижняя	Верхняя	
<i>A</i>	255,441	3,832	247,654	263,227	1,500
<i>B</i>	0,633	0,014	0,605	0,660	2,212
<i>C</i>	1,281	0,028	1,225	1,337	2,186
<i>D</i>	990,156	2,550	984,973	995,339	0,258
<i>E</i>	4,330	0,014	4,302	4,357	0,323
<i>J</i>	5,519	0,076	5,365	5,674	1,377
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					1,309
Результаты дисперсионного анализа модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния R ²
Общая	5689822,975	39	—	—	1,00000
Регрессия	5687337,167	5	1137467,433	15557,876	0,99956
Остаток	2485,808	34	73,112	—	0,00044

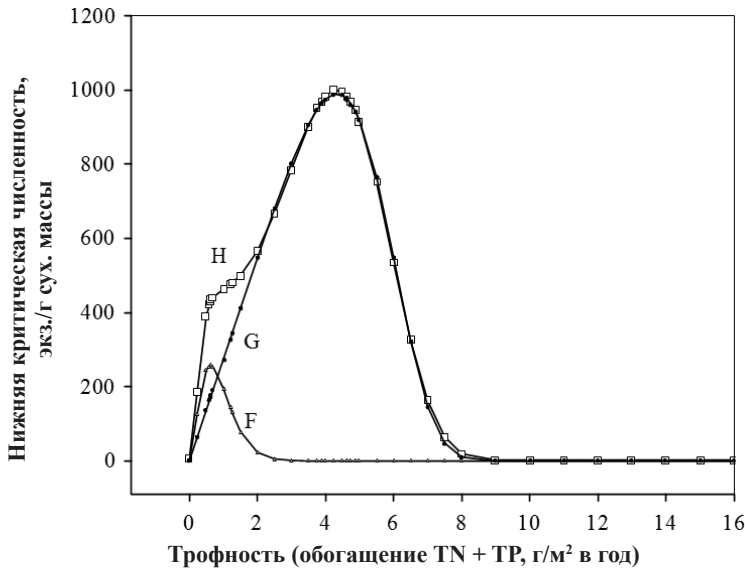


Рис. 5. Зависимость нижней критической численности (НКЧ) от уровня трофности (TN + TP, г/м² в год): $F = A((Y/B)^C \cdot \exp(1 - (Y/B)^C))^C + \exp(C - (Y/B)^C)$ — НКЧ диатомовых в сообществе, которые предпочитают низкие значения трофности; $G = 1 + D((Y/E)^J \cdot \exp(1 - (Y/E)^J))^{1/J}$ — НКЧ диатомовых в сообществе, которые предпочитают высокие значения трофности; H — НКЧ всех диатомовых в сообществе

Fig. 5. Relationship of the lower critical number (LCN) with the trophicity level (TN + TP, g/m² per year): $F = A((Y/B)^C \cdot \exp(1 - (Y/B)^C))^C + \exp(C - (Y/B)^C)$ is the LCN of community diatoms that prefer low trophicity values; $G = 1 + D((Y/E)^J \cdot \exp(1 - (Y/E)^J))^{1/J}$ is the LCN of community diatoms that prefer high trophicity values; H is the LCN of all diatoms of the community

рекуррентной модели. Изучение межгодовой динамики относительной численности во всем диапазоне изменения трофности представляет собой отдельную информационно насыщенную работу. В данной статье мы ограничимся изложением нескольких важных динамических свойств модели: при трофности 0 (рис. 6), при трофности ≥ 10 (рис. 7) и в диапазоне трофности 1,1725–4,6250 (рис. 8).

Исследование межгодовой динамики при уровне трофности 0 (TN + TP, г/м² в год) характеризует изменение относительной численности эпифитных диатомовых,

Рис. 6. Межгодовая динамика относительной численности эпифитных диатомов при уровне трофности 0 (TN + TP, г/м² в год) в машинном эксперименте (НКЧ = 5 экз./г сух. массы)

Fig. 6. Interannual dynamics of the relative number of epiphytic diatoms at a trophicity level «0» (TN + TP, g/m² per year) in a computer-simulated experiment (LCN = 5 cells/g DW)

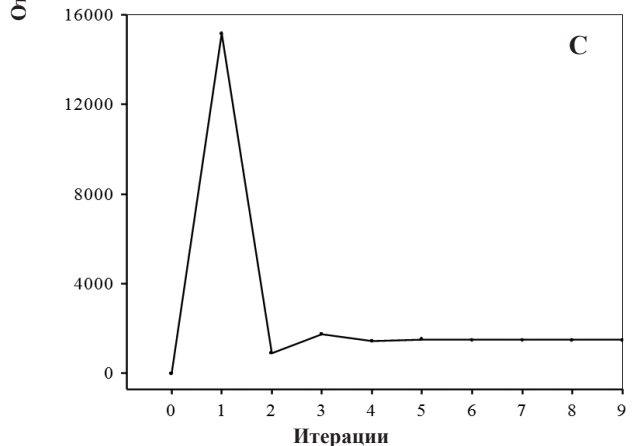
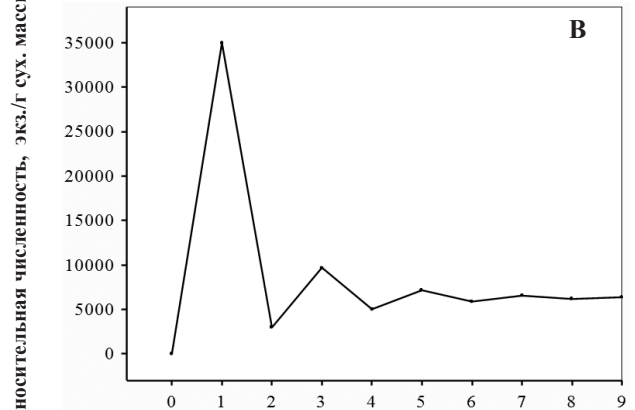
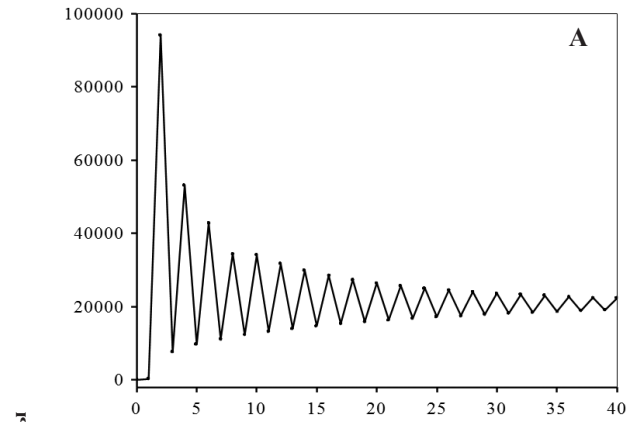
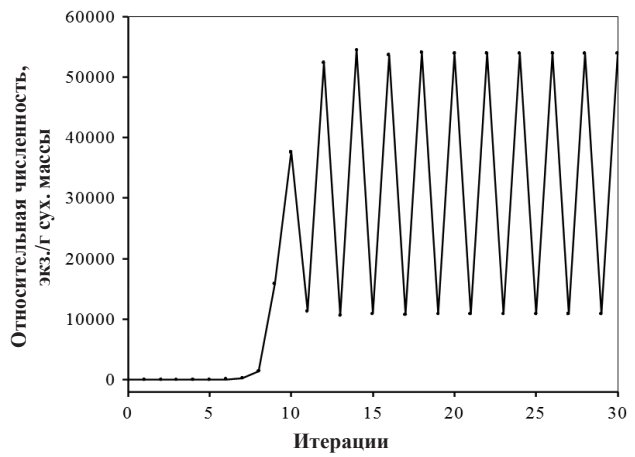


Рис. 7. Межгодовая динамика относительной численности эпифитных диатомов при уровне трофности ≥ 10 (TN + TP, г/м² в год) в машинном эксперименте (НКЧ = 1 экз./г сух. массы): **A** — уровень трофности 10; **B** — уровень трофности 12; **C** — уровень трофности 14

Fig. 7. Interannual dynamics of the relative number of epiphytic diatoms at a trophicity level « ≥ 10 » (TN + TP, g/m² per year) in a computer-simulated experiment (LCN = 1 cell/g DW): **A** — trophicity level 10; **B** — trophicity level 12; **C** — trophicity level 14

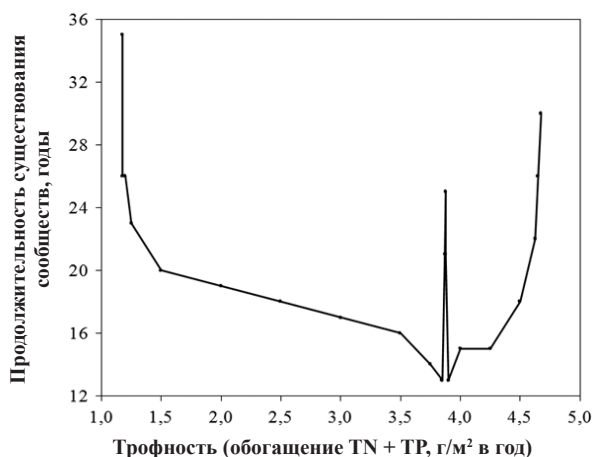


Рис. 8. Продолжительность существования сообществ эпифитных диатомовых водорослей в зависимости от уровня трофности акватории (TN + TP, г/м² в год)

Fig. 8. Duration of existence of epiphytic diatom communities depending on the level of trophicity in the study water area (TN + TP, g/m² per year)

которые являются по своей сути ксенотрофами. Результаты машинного эксперимента показали, что в динамике сообществ в итоге устанавливается предельный двухлетний цикл с бесконечным временем существования. Иначе говоря, диатомовые ксенотрофы при значениях трофности, близких к нулю, существуют неограниченно долго. При этом численность этих диатомовых невысокая и стабилизируется на одном из двух уровней. Один год — приблизительно 11000 экз./г сух. массы, в последующий год — приблизительно 54000 экз./г сух. массы.

Исследование межгодовой динамики относительной численности диатомовых водорослей эпифитона при уровне трофности 10 и более (TN + TP, г/м² в год) показало, что в динамике сообществ наблюдаются затухающие колебания численности со стабилизацией на постоянном уровне (с бесконечным временем существования). Увеличение уровня трофности приводит к уменьшению амплитуды затухающих колебаний численности, времени затухания этих колебаний и численности сообщества. При уровне трофности больше 24 (TN + TP, г/м² в год) сообщества диатомовых эпифитона вырождаются.

Во всем диапазоне изменения трофности продолжительность существования сообществ эпифитных диатомовых изменяется следующим образом (рис. 8). В диапазоне трофности от 1,1725 до 4,6250 (TN + TP, г/м² в год) динамика сообществ характеризуется конечным временем существования, т.е. сообщества вырождаются. Продолжительность существования сообществ при стремлении к границам этого диапазона бесконечно возрастает. В узком диапазоне изменения трофности от 3,850 до 3,875 (TN + TP, г/м² в год) наблюдается приблизительно двукратное увеличение продолжительности существования сообществ, которое может являться следствием экотонного эффекта — в данном случае увеличения численности и разнообразия видов в сообществах вследствие перекрывания амплитуд видов из мезотрофной и эвтрофной экологических групп. При уровне трофности меньше 1,1725 и больше 4,6250 (TN + TP, г/м² в год) сообщества существуют бесконечно долго, но при уровне трофности 24 и более (TN + TP, г/м² в год) вырождаются.

Таким образом, показано, что уровень трофности акватории обитания сообществ эпифитных диатомовых водорослей регулирует относительную численность и продолжительность существования сообществ, изменяя их собственную естественную динамику.

Заключение

Анализ предложенных нами многошаговых моделей плотностной регуляции относительной численности диатомовых водорослей эпифитона позволил выявить собственную естественную динамику сообществ исследованных акваторий. На основе литературных данных оказалось возможным исследовать зависимость

между относительной численностью диатомовых водорослей эпифитона и уровнем трофности акваторий обитания. Предложенная в данной работе обобщенная рекуррентная модель демонстрирует, что трофность регулирует межгодовую динамику относительной численности и продолжительность существования сообществ. Исследование межгодовой динамики при уровне трофности 0 показало, что в динамике сообществ в итоге устанавливается предельный двухлетний цикл с бесконечным временем существования (условия существования ксенотрофных диатомовых). В диапазоне трофности от 1,1725 до 4,6250 (TN + TP, г/м² в год) динамика сообществ характеризуется конечным временем существования. При уровне трофности 10 и более (TN + TP, г/м² в год) в динамике сообществ наблюдаются затухающие колебания численности со стабилизацией на постоянном уровне (с бесконечным временем существования), и этот уровень с увеличением трофности снижается так, что при уровне трофности больше 24 (TN + TP, г/м² в год) сообщества вырождаются.

Список литературы

Звалинский В.И., Тищенко П.П., Михайлик Т.А., Тищенко П.Я. Эвтрофикация зал. Петра Великого // Океанологические исследования дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана : в 2 кн. / гл. ред. В.А. Акуличев. — Владивосток : Дальнаука, 2013. — Кн. 1. — С. 260–293.

Паренский В.А., Левченко Е.В. Исследование свойств рекуррентных многошаговых моделей межгодовой динамики сообществ диатомовых водорослей эпифитона // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 99–111. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-99-111.

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 344 с.

Pollard J.H. A handbook of numerical and statistical techniques: with examples mainly from the life sciences. — N.Y. : Cambridge Univ. Press, 1977. — 368 p.

Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeyel G.K. Systat for Windows: Statistics. Version 5. — Evanston : Systat. Inc., 1992. — 750 p.

References

Zvalinskii, V.I., Tishchenko, P.P., Mikhailik, T.A., and Tishchenko, P.Ya., Eutrophication of Peter the Great Bay, in *Okeanologicheskie issledovaniya dal'nevostochnykh morei i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Oceanological Studies of the Far Eastern Seas and the Northwestern Pacific Ocean), 2 vols., Akulichev, V.A., Ed., Vladivostok: Dal'nauka, 2013, vol. 1, pp. 260–293.

Parensky, V.A. and Levchenko, E.V., A study of properties of the recurrent multi-step models for interannual dynamics of diatom algae communities in epiphyton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 99–111. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-99-111

Pollard, J.H., *A Handbook of Numerical and Statistical Techniques: with Examples Mainly from the Life Sciences*, N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1977.

Wilkinson, L., Hill, M.-A., Welna, J.P., and Birkenbeyel, G.K., *Systat for Windows: Statistics. Version 5*, Evanston: Systat. Inc., 1992.

Поступила в редакцию 1.11.2018 г.

После доработки 15.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.