

# Математическое моделирование морских систем

УДК 519.876.5:574.583

Е.Ф. Васечкина, В.Д. Ярин

## **Сравнительный анализ экспериментов по моделированию морской экосистемы с использованием объектно-ориентированного подхода**

Приводятся результаты сравнительного анализа численных экспериментов, проведенных с помощью двух разных способов моделирования биологических компонентов морской экосистемы: «традиционного» и объектно-ориентированного. Они свидетельствуют о том, что характер пространственного распределения (пятнистость) пищевого ресурса низшего звена трофической цепи существенно влияет на скорость роста плотности популяции следующего звена и формирует особенности его пространственного распределения, что, в конечном счете, влияет на продуктивность всех звеньев трофической цепи. Представление фитопланктона (низшего звена) в модели в виде непрерывного поля пассивной примеси приводит к более благоприятным условиям для питания организмов, потребляющих этот ресурс. Поэтому в наших расчетах при «традиционном» способе моделирования морской экосистемы продуктивность всех ее живых компонентов выше, чем при объектно-ориентированном. Различия особенно существенны на масштабах порядка десятка километров.

Неоднородность пространственного распределения планктона, иначе называемая пятнистостью, наблюдается на всех пространственных масштабах от сантиметров до десятков километров. Природа этого явления, его статистические свойства, зависимость от физических факторов среды являются предметом интенсивных океанографических и экологических исследований. Неоднородность распределения планктона как пищевого ресурса должна влиять на продуктивность последующих звеньев трофической цепи в морской экосистеме. Одной из практических целей моделирования морских экосистем является оценка текущих и будущих рыбных запасов. В связи с этим представляется важным рассмотрение соответствия статистических свойств полей биологических компонентов экосистемы, имитируемых с помощью моделей, характеристикам наблюдаемых полей.

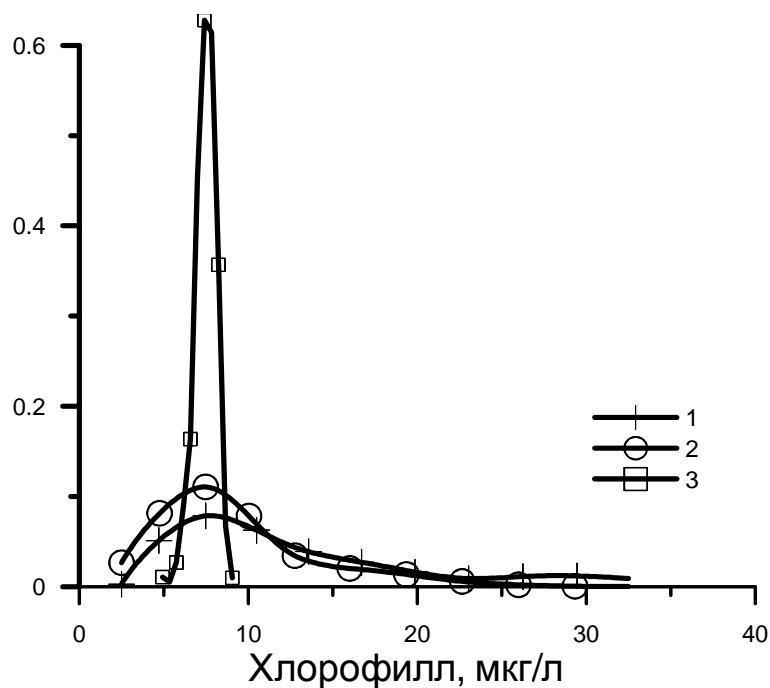
В работе [1] анализировались наблюдаемые и имитационные пространственные распределения фитопланктона и зоопланктона на разных масштабах. Имитационные поля рассчитывались с использованием «традиционного» и объектно-ориентированного подходов. Было показано, что объектно-ориентированный подход позволяет имитировать пространственную изменчивость полей планктона более адекватно реальности, нежели традиционный способ моделирования. Под традиционным понимается представление полей биологических элементов в виде массива значений в узлах регулярной сетки,

© Е.Ф. Васечкина, В.Д. Ярин, 2009

динамика которых определяется уравнениями эволюции поля пассивной примеси. При объектно-ориентированном подходе биологические компоненты экосистемы описываются множеством объектов, каждый из которых имитирует жизнедеятельность отдельной особи. В работе [1] приведены результаты численных экспериментов, проведенных с использованием комбинированной объектно-ориентированной модели (ООМ) [2], в которой живые компоненты (фитопланктон, зоопланктон, простейшие и бактериопланктон) представляются множеством объектов, а неживые компоненты (биогены, гидрофизические характеристики, кислород) – традиционным образом на сетке. Объект в этой модели определяется как ближайшее жизненное пространство группы особей одного вида. Объекты могут пересекаться или быть вложены один в другой, поэтому в любой точке пространства возможно одновременное присутствие нескольких разных объектов, соответственно особи разных видов могут взаимодействовать друг с другом. Объекты могут передвигаться по акватории в направлении увеличения концентрации своего основного пищевого ресурса.

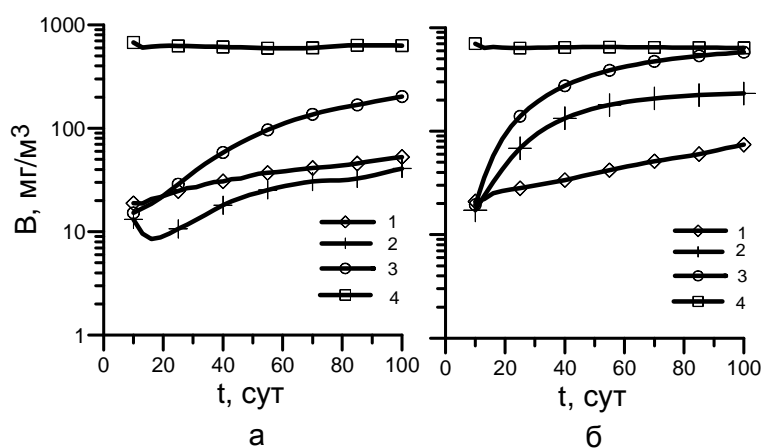
Альтернативой выступала «традиционная» модель (ТМ), единственным отличием которой от ООМ являлось то, что основной пищевой ресурс зоопланктона – фитопланктон – моделировался как пассивная примесь. Для описания эволюции неживых компонентов системы использовались уравнения диффузии с периодическими граничными условиями, начальные условия задавались однородными по пространству. Расчетная область представляла собой параллелепипед с постоянной высотой (глубиной бассейна). Уравнения решались численно на сетке  $60 \times 60$  узлов с шагом по горизонтали  $\Delta x = \Delta y = 500$  м и шагом по времени 0,25 сут. Использовалась явная схема с центральными разностями, коэффициент горизонтальной диффузии  $K_x = \Delta x^2/6\Delta t$ . Целью работы было сравнение результатов моделирования групп протозоопланктона и мезозоопланктона, которые в обеих моделях представлялись одинаковым образом – в виде объектов, различие заключалось лишь в способе расчета пищевого ресурса. Параметры трофических функций, начальные и граничные условия в обеих моделях принимались одинаковыми, расчеты продолжались до установления стационарного состояния экосистемы.

Пространственные поля, рассчитанные по обоим моделям, сравнивались с полями фитопланктона и зоопланктона, полученными с помощью спутниковых и судовых измерений. Сравнение проводилось путем анализа гистограмм распределения плотности биомассы. Гистограммы строились в координатах: концентрация биомассы – количество узлов сетки, соответствующих значениям данного интервала концентрации. Анализ результатов показал, что пространственные поля, рассчитанные по объектно-ориентированной модели, обнаруживают гораздо большее сходство с измеренными, чем полученные при моделировании биологических компонентов традиционным способом. На рис. 1 приведены графики выборочных функций распределения концентрации хлорофилла «а», построенные в работе [1] по данным спутниковых наблюдений за цветностью моря и по результатам имитационных экспериментов с ООМ и ТМ на пространственных масштабах в несколько десятков километров.



**Р и с. 1.** Графики выборочных функций распределения для наблюдаемых и имитационных полей концентрации хлорофилла «а», построенные: 1 – с учетом данных по нескольким площадкам размером  $40 \times 40$  км в районе северо-западного шельфа Черного моря в период с мая по сентябрь 2006 г.; 2 – по результатам моделирования с помощью OOM; 3 – по результатам моделирования с помощью ТМ

Целью настоящей работы является анализ влияния характера пространственного распределения фитопланктона на пятнистость зоопланктона и продуктивность планктонной экосистемы в целом. Было замечено, что при одинаковых начальных и внешних условиях и одинаковой средней концентрации фитопланктона, которая рассчитывается в процессе моделирования, в численных экспериментах по OOM и ТМ получена разная продуктивность экосистемы в целом. На рис. 2 приведены графики средней по области плотности биомассы  $B$  всех четырех групп гидробионтов, полученные при одинаковых условиях для двух сравниваемых моделей. Обращает на себя внимание разница в концентрациях простейших и зоопланктона к концу расчетного времени (стационарное состояние) при практически одинаковой плотности фитопланктона. Для того чтобы понять, почему способ описания полей фитопланктона значительно влияет на продуктивность всей экосистемы, необходимо рассмотреть трофические функции, согласно которым рассчитывается рост биомассы планктона в модели [2]. Поскольку все живые компоненты системы представляются в виде множества объектов, каждый из которых может интерпретироваться как «гиперособь», в модели использованы трофические функции, моделирующие жизнедеятельность отдельных планктонных организмов. Коэффициенты в этих функциях получены эмпирически по данным наблюдений для планктона Черного моря [3].



**Р и с. 2.** Динамика средней плотности биомассы бактериопланктона (1), протозоопланктона (2), мезозоопланктона (3) и фитопланктона (4) при моделировании по ООМ (а) и ТМ (б)

**Описание модели.** Реальная продукция планктона рассчитывалась по соотношению

$$P_i = C_i U_i^{-1} - R_i, \quad R_i = a_i w^{\gamma_i} K(B_i), \quad K(B) = B_i^{-\beta}, \quad (1)$$

где  $i = 1$  (протозоопланктон),  $2$  (мезозоопланктон);  $U^{-1}$  – коэффициент усвояемости пищи;  $C$  – полный реальный рацион;  $R$  – обмен;  $w$  – вес организма;  $a$ ,  $\gamma$  – эмпирические коэффициенты. В традиционную формулу для расчета обмена [3] нами добавлен множитель  $K(B)$ , описывающий степенную зависимость функциональной активности организма от концентрации живого вещества в сгущении ( $B$  – плотность биомассы этой же планктонной группы на популяционном уровне в области нахождения объекта;  $\beta > 0$  – эмпирический коэффициент). Отрицательный показатель функции  $K(B)$  определяет угнетение физиологической активности организмов в областях сгущений живого вещества. Эта зависимость получена по натурным данным в многочисленных экспериментах с разными группами живых организмов [4, 5]. В работе [5] приводятся экспериментальные оценки функции  $K(B)$  для разных систематических групп морских планктонных животных в диапазоне концентраций от  $50 \text{ мг/м}^3$  до  $5 \text{ г/м}^3$ . Оценки коэффициента  $\beta$  варьируются от 0,71 до 1. В настоящих расчетах  $\beta$  принимался равным 0,75.

Реальную продукцию принято вычислять по максимальной, уменьшенной в соответствии с конкретными пищевыми условиями, в которые попадает животное. Максимальная продукция определялась из соотношения

$$P_i^{\max} = R_i \frac{K_{2i}^{\max}}{1 - K_{2i}^{\max}}, \quad (2)$$

соответственно максимальная величина полного рациона задавалась в виде

$$C_i^{\max} = \frac{(P_i^{\max} + R_i)}{U_i^{-1}} = \frac{R_i}{(1 - K_{2i}^{\max})U_i^{-1}}, \quad (3)$$

где  $K_2$  – коэффициент использования усвоенной пищи на рост.

Полный реальный рацион рассчитывался по формуле [6]:

$$C_i = C_i^{\max} (1 - e^{-\xi w_i^{0,1} B_{\text{ef}}}), \quad B_{\text{ef}} = \sum_j J_{ij} B_j, \quad (4)$$

где  $J_{ij}$  – матрица пищевых предпочтений,  $B_j$  – плотность биомассы пищевого ресурса. Коэффициент  $\xi$  в расчетах принимался равным 0,0025 [6]. Частные реальные рационы рассчитывались по формуле

$$c_{ij} = C \frac{J_{ij} B_i}{\sum_j B_j J_{ij}}. \quad (5)$$

Выедание биомассы  $j$ -го типа вычислялось как

$$E_j = \sum_i c_{ij} = \sum_i C_i \frac{J_{ij} B_i}{\sum_j B_j J_{ij}}, \quad (6)$$

уменьшение биомассы вследствие отмирания организмов учитывалось с помощью удельной скорости отмирания  $\mu$ :

$$M_i = \mu_i B_i. \quad (7)$$

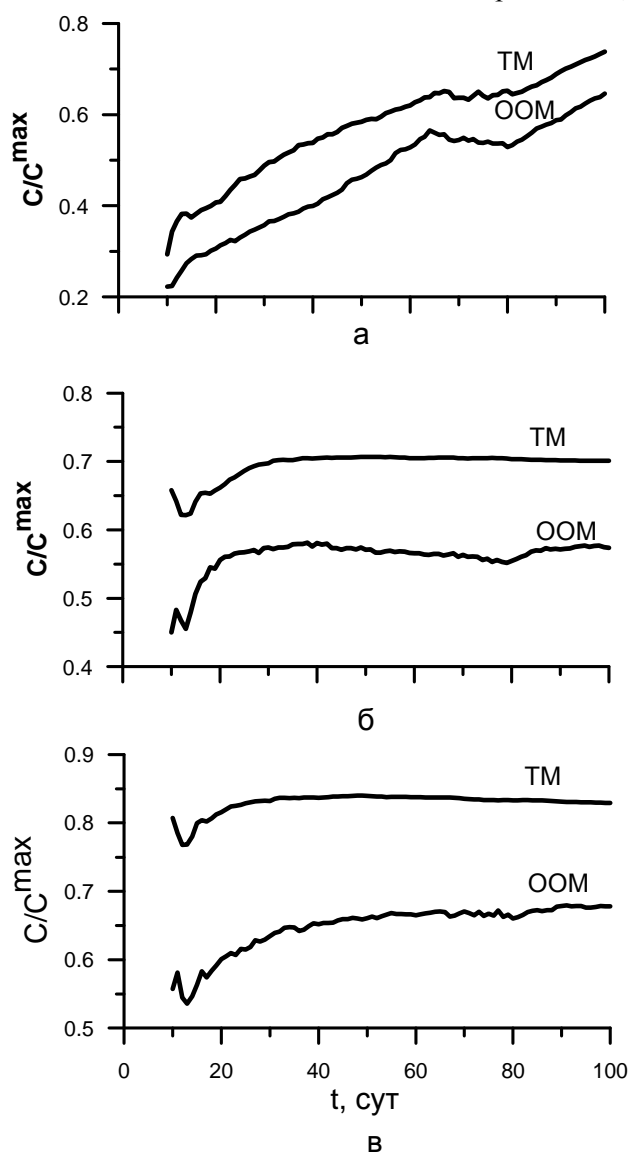
**Результаты и их обсуждение.** Сравним результаты имитационных экспериментов, выполненных с использованием ООМ и ТМ, рассматривая динамику двух функций, характеризующих условия жизнедеятельности планктонных животных:

- $C/C^{\max}$  – показатель обеспеченности организмов пищевыми ресурсами;
- $K(B)$  – степень угнетения физиологической активности организмов вследствие скученности.

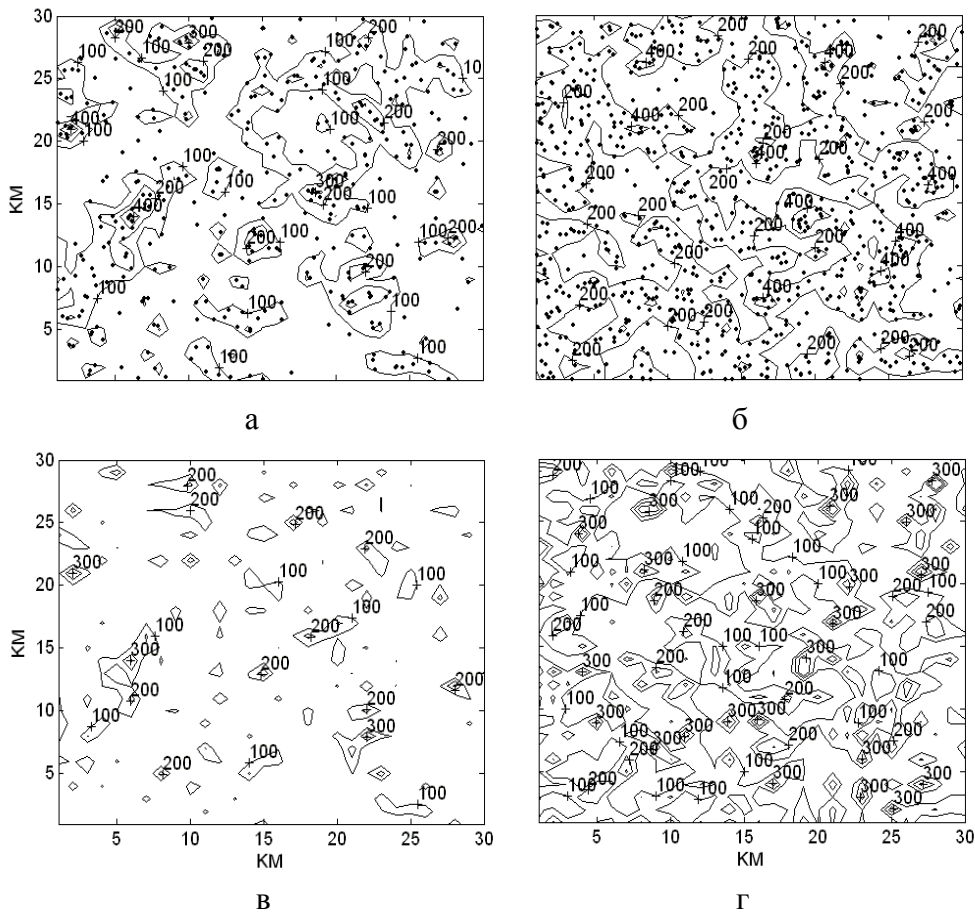
На рис. 3 приведены функции  $C/C^{\max}$  для трех групп планктонных организмов в расчетах по ООМ и ТМ. В ТМ обеспечиваются лучшие пищевые условия для всех трех групп, поскольку более однородные поля пищевого ресурса являются более эффективными для прокорма, так как количество доступной пищи становится примерно пропорциональным облавливаемой территории. В экспериментах с ООМ планктонным объектам приходится двигаться по расчетной области в поисках сгущений пищевых ресурсов. При этом они могут испытывать голодание и уменьшать свою массу. Интегральная продукция экосистемы при этом также замедляет свой рост.

Более быстрый прирост биомассы организмов приводит к соответственному повышению средней концентрации живого вещества и развитию планктонных скоплений. На рис. 4 показаны пространственные распределения биомассы зоопланктона к 40-м сут моделирования с помощью ООМ и ТМ. Из рисунка видно, что по ТМ получены более высокие концентрации биомассы, это приводит к качественному отличию полей зоопланктона от соответствующих полей, рассчитанных по ООМ. Несмотря на то, что зоопланктон моделируется в ТМ и ООМ одинаково, т.е. с помощью дискретных объектов, пространственное распределение биомассы планктона в ТМ получается более

однородным. Поле зоопланктона, рассчитанное по ТМ, представляет собой хаотическое чередование более и менее плотных пятен, тогда как по ООМ получено явно структурированное поле, где на фоне практически нулевых значений концентраций биомассы четко выделяются «острова» повышенной плотности. Точками на рисунке показаны центры объектов. Заметим, что их распределение по площадке для ТМ и ООМ не сильно отличается и примерно однородно, т.е. еще сохраняет свойства, заданные в начале расчета (однородное распределение объектов на плоскости). Однако в пространственном распределении биомассы уже просматривается структура, т.е. неоднородность. Еще более очевидным этот вывод делается при анализе пространственного распределения количества особей в единице объема (рис. 4, в, г).



**Р и с. 3.** Средняя обеспеченность пищевыми ресурсами бактериопланктона (а), протозоопланктона (б) и мезозоопланктона (в) по расчетам с помощью ООМ и ТМ



**Р и с. 4.** Пространственные распределения количества особей в единице объема (экз/м<sup>3</sup>), полученные по OOM (а) и ТМ (б), а также пространственные распределения плотности биомассы зоопланктона (мг/м<sup>3</sup>) к 40-м сут модельного времени, полученные с помощью OOM (в) и ТМ (г)

В работе [1] эта особенность анализировалась с использованием индекса Ллойда. Этот показатель, принятый для анализа пространственного распределения особей в популяционной экологии, еще называют индексом пятнистости и определяют как отношение скученности к среднему числу объектов на выбранной площадке, т.е. как удельную среднюю скученность  $k = m^*/m$ . Понятие «скученность» также введено Ллойдом и выражается формулой

$$m^* = \frac{\sum_i N_i(N_i - 1)p_i}{\sum_i N_i p_i} = \frac{\sum_i N_i^2 p_i - \sum_i N_i p_i}{\sum_i N_i p_i} = \frac{(\sigma^2 + m^2) - m}{m} = m + \left(\frac{\sigma}{m} - 1\right),$$

где  $p_i$  – процент ячеек, содержащих  $N_i$  особей (выборочная оценка плотности вероятности),  $\sigma/m$  – отношение дисперсии выборки к ее среднему, равное 1 для распределения Пуассона. Чем больше коэффициент Ллойда, тем более редкие и плотные скопления характерны для пространственного распределения организмов по площади. Приведем таблицу коэффициентов Ллойда, рас-

считанных для имитационных полей, показанных на рис. 4 (табл. 1). Действительно, коэффициенты неоднородности распределения количества особей по акватории для ООМ существенно выше, чем для ТМ.

Т а б л и ц а 1

**Значения индекса Ллойда, вычисленные для имитационных полей, полученных с помощью ООМ и ТМ на 40-е сут расчетного времени**

Группы	ООМ	ТМ
Протозоопланктон	6,87	1,77
Мезозоопланктон	3,32	1,73

Как было показано в работе [7], недостаток пищевых ресурсов является одним из главных факторов образования плотных скоплений морских организмов. Поэтому неудивительно, что по расчетам, выполненным с помощью ООМ, получены более неоднородные поля. Равномерное распределение пищевого ресурса по площади является более эффективным для прокорма потребляющих этот ресурс организмов. Поскольку в расчетах по ТМ получаются более эффективные поля фитопланктона, чем по ООМ, поля биомассы следующего трофического звена пищевой цепи – зоопланктона – оказываются также более гладкими, что создает предпосылки для лучшего питания хищников, потребляющих этот пищевой ресурс, в данном случае рыбных стай. Этим обеспечивается большая продуктивность всей экосистемы в целом.

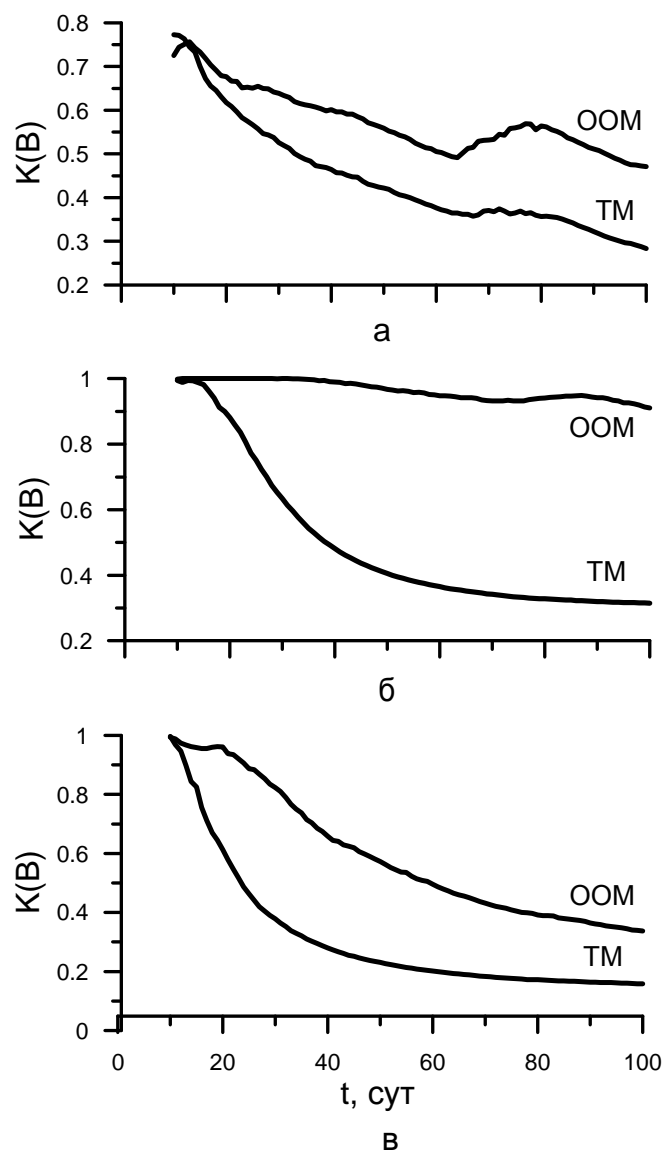
Более интенсивный рост плотности биомассы зоопланктона в ТМ имеет своим следствием большее угнетение физиологической активности отдельных организмов в местах их скоплений. Рассмотрим различия в динамике функции  $K(B)$  для моделей ООМ и ТМ (рис. 5). Степень снижения функциональной активности планктонных организмов в ТМ существенно выше, чем в ООМ, что приводит к меньшим средним затратам организмов на дыхание. Энергия, которую организмы получают с пищей, расходуется ими на метаболизм и увеличение массы тела, поэтому при одном и том же уровне доступных пищевых ресурсов организмы, находящиеся в области с большей концентрацией живого вещества, меньше энергии тратят на дыхание и больше – на рост. Конечно, в скоплениях гидробионтов конкуренция за доступные пищевые ресурсы выше и, следовательно, объем доступной пищи ниже, чем в менее населенных областях при прочих равных условиях. Вследствие этого происходит стабилизация удельной продукции ( $P/B$ ), которую можно интерпретировать как поток вещества в трофической цепи. В табл. 2 приведены средние значения функциональных характеристик для трех групп планктонных организмов, описываемых в ООМ и ТМ, для момента выхода системы на стационарное состояние.

Т а б л и ц а 2

**Средние функциональные характеристики для трех групп планктонных организмов, полученные в ООМ и ТМ (30 – 40-е сут)**

Средние показатели	Бактериопланктон		Протозоопланктон		Мезозоопланктон	
	ООМ	ТМ	ООМ	ТМ	ООМ	ТМ
$R/B$	0,13	0,15	0,55	0,27	0,33	0,13
$C/B$	0,26	0,29	0,93	0,54	0,60	0,30
$P/B$	0,13	0,15	0,10	0,11	0,10	0,09
$M/B$	0,05	0,05	0,05	0,05	0,03	0,03





**Р и с. 5.** Динамика средних коэффициентов угнетения функциональной активности планктонных организмов в местах сгущений живого вещества  $K(B)$ , полученных по OOM и TM для бактериопланктона (а), протозоопланктона (б) и мезозоопланктона (в)

При существенных различиях в оценках среднего удельного обмена ( $R/B$ ) и среднего удельного реального рациона ( $C/B$ ) в OOM и TM оценки средней удельной продукции в обеих моделях примерно одинаковы. Смертность планктонных организмов ( $M/B$ ) задается просто как доля от биомассы объекта, поэтому она также одинакова для обеих моделей. Таким образом, удельный поток вещества через трофические уровни экосистемы в обеих моделях одинаков для стационарного состояния, при этом интегральная биомасса планктона в TM на конец расчетного периода выше. Этот факт является следствием более интенсивного роста плотности биомассы в начальный период эксперимента, когда планктонные объекты растут и распространяются, заселяя расчетную область.

**Заключение.** Таким образом, по результатам сравнительного анализа численных экспериментов, проведенных с помощью двух разных способов моделирования биологических компонентов экосистемы, можно констатировать различия как качественные (характер пространственного распределения биомассы), так и количественные (разная интегральная продукция экосистемы при одних и тех же заданных пищевых условиях). Расчеты показывают, что характер пространственного распределения (пятнистость) пищевого ресурса низшего звена трофической цепи существенно влияет на скорость роста плотности популяции потребителя (следующего звена) и формирует особенности его пространственного распределения (степень агрегированности), что в итоге влияет на продуктивность всех живых компонентов экосистемы. Более однородные поля фитопланктона как первичного звена планктонной пищевой цепи дают больший прирост биомассы всех последующих ее звеньев. При традиционном способе модельного описания полей фитопланктона в виде пассивной примеси с дополнительным слагаемым (источник минус сток) в правой части уравнения диффузии получаются слишком сглаженные поля по сравнению с наблюдаемыми. В особенности этот эффект заметен при рассмотрении динамики планктонных образований на малых масштабах порядка нескольких километров, где пространственная изменчивость определяется в основном биологическими факторами. В этих условиях, а также при отсутствии значимых гидродинамических воздействий на экосистему (небольшие водоемы, периоды летнего безветрия и пр.) лучше использовать объектно-ориентированный способ моделирования полей биологических элементов, который обеспечивает более адекватное распределение биомассы по пространству.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васечкина Е.Ф. Сравнительный анализ наблюдаемых и имитационных пространственных распределений планктона // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: МГИ НАН Украины, 2006. – Вып. 14. – С. 291 – 303.
2. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Объектно-ориентированная модель функционирования планктонного сообщества шельфа // Морской гидрофизический журнал. – 2004. – № 6. – С. 43 – 61.
3. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лебедева Л.П. и др. Энергетика и структурно-функциональная характеристика планктонных сообществ Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря. – М.: Наука, 1980. – С. 223 – 243.
4. Хайлов К.М., Попов А.Е. Концентрация живого вещества как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. – 1983. – Вып. 15. – С. 3 – 16.
5. Хайлов К.М., Празукин А.В., Минкина Н.И. и др. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи современной биологии. – 1999. – 119, № 1. – С. 3 – 14.
6. Лебедева Л.П. К расчету рационов планктонных животных // Океанология. – 1985. – 25, вып. 2. – С. 296 – 300.
7. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Затраты на энергетический обмен как один из факторов формирования пространственной неоднородности распределения планктона // Морской экологический журнал. – 2005. – 4, № 2. – С. 39 – 50.

Морской гидрофизический институт НАН Украины,  
Севастополь

Материал поступил  
в редакцию 17.08.07  
После доработки 28.09.07

ABSTRACT Presented are the results of comparative analysis of numerical experiments carried out by to different methods of modeling biological components of a marine ecosystem: «traditional» and object-oriented ones. They testify that the character of spatial distribution (patchiness) of food resource in the lowest link of a trophic chain essentially influences growth of population density of the following link and forms the features of its spatial distribution that, finally, effects productivity of all links of the trophic chain. Simulation of phytoplankton as a passive-scalar mixture results in more favourable food conditions for the organisms consuming this resource. The calculations show that the «traditional» method of marine ecosystem modeling yields higher productivity of all its live components than the object-oriented one. Distinctions are especially essential on small scales (approximately ten kilometers).