

Объектно-ориентированная модель функционирования планктонного сообщества шельфа

Предлагается рассмотрение экосистемы планктонного сообщества фотической зоны шельфа в виде сложной системы, имеющей пять иерархических уровней. Для построения компьютерного образа экосистемы применяются методы объектно-ориентированного моделирования. Детально описывается жизнедеятельность организмов каждого вида внутри некоего условного объема воды — базового объекта модели. В результате вся система моделирует взаимодействие видов в выделенной экосистеме. Система объединяет четыре группы биологических элементов — фитопланктон, бактерии, простейшие и зоопланктон, биокосные элементы — органический и минеральный фосфор, а также включает в себя уравнения для температуры воды и растворенного кислорода. Предлагаемая численная модель воспроизводит наблюдаемый пятнистый характер пространственно-временного распределения плотности гидробионтов и их активности. Выполненные численные эксперименты показали соответствие интегральных количественных показателей, рассчитываемых в модели, средним характеристикам, полученным в природных условиях.

1. Введение. Одной из основных задач в экологии в настоящее время является раскрытие природы организации и поддержания целостности структуры в экологических системах, а также механизмов управления многообразием видов. Несмотря на большое количество исследований, проводимых в настоящее время в области системной экологии, попытки теоретических обобщений сталкиваются с большими трудностями, связанными с разнообразием и плохой изученностью экологических и эволюционных процессов, а также вариациями внешних условий, в которых существует та или иная система. Изучение механизмов, лежащих в основе самоорганизации экосистемы и обеспечивающих наблюдаемое ее развитие, является крайне важным, поскольку без понимания причинно-следственных связей невозможно разработать информационную технологию, обеспечивающую сколько-нибудь достоверный прогноз.

Экосистема представляет собой сложную систему, интегральное поведение которой принципиально невозможно изучать путем деления ее на компоненты и изучения каждого из них изолированно, поскольку агрегированная динамика такой системы не определяется суммой поведения компонентов, ее составляющих. Поэтому в процессе исследования и затем моделирования необходимо концептуально рассматривать экосистему именно как сложную систему. В современных исследованиях сложная система определяется как система большого числа пространственно распределенных компонентов, взаимодействия между которым могут быть существенно нелинейными. Динамика такой системы характеризуется возникновением и развитием многомасштабных структурных особенностей и динамических паттернов, существование которых не может быть объяснено в рамках традиционного моделирования. Ключевой особенностью сложной системы является ее иерархиче-

ская структура, т.е. каждый компонент системы представляет собой совокупность компонентов более низкого уровня иерархии. Между уровнями иерархии существуют прямые и обратные связи, которые во многом и определяют наблюдаемое сложное поведение системы. Основные черты динамики сложной системы — временная и пространственная самоорганизация, непредсказуемое возникновение аномальных образований, адаптивное поведение и, для живых систем, саморегенерация. Все эти особенности свойственны наблюдаемому поведению реальных экосистем.

Традиционное моделирование экосистем (имеются в виду модели, основанные на конечно-разностной аппроксимации дифференциальных уравнений на сетке [1 — 3]) рассматривает только один уровень иерархии, использование же концепции сложной системы позволяет органически включить в модель экосистемы разные уровни иерархии и взаимодействия между ними, что обеспечивает более глубокое проникновение в суть явлений и понимание движущих механизмов.

Поскольку в соответствии с изложенным выше подходом экосистема рассматривается как распределенная сеть компонентов, представляется естественным построение ее модели в виде совокупности дискретных объектов. Такой подход, называемый объектно-ориентированным моделированием, получил широкое распространение в последние годы, в том числе и в экологическом моделировании [4, 5]. В качестве базового объекта модели обычно выбирается компонент системы, стоящий на одном из самых низких уровней иерархической структуры модели. Компьютерная реализация модели обычно базируется на применении какого-либо языка объектно-ориентированного программирования. Взаимодействие объектов осуществляется путем выполнения определенных правил, записанных в виде методов объекта. В результате компьютерной имитации глобальная динамика системы проявляется как следствие активности объектов, ее составляющих. Существующие в настоящее время объектно-ориентированные модели экосистем либо содержат описание очень малого числа видов, либо представляют собой весьма абстрактные модели, иллюстрирующие теоретические принципы, лежащие в основе эволюции. Однако разработка объектно-ориентированного моделирования представляется весьма перспективной, поскольку такие модели могут рассматриваться как новый инструмент для выполнения исследований по оценке состояния окружающей среды. Вследствие принципиальной непредсказуемости конкретного поведения экосистемы в деталях моделирование с применением объектов не может рассматриваться как инструмент прогнозирования на длительный период. Однако вклад таких моделей в направление управления природными ресурсами может быть весьма существен, поскольку они дают понимание механизмов, вызывающих те или иные наблюдаемые явления. Имитационные эксперименты с объектно-ориентированной моделью (ООМ) позволяют исследователю понять, какие явления являются предвестниками будущей катастрофы, а какие не выходят из рамок обычной изменчивости системы.

В настоящей работе рассматривается ООМ функционирования планктонного сообщества, развивающегося в верхней фотической зоне шельфа Черно-

го моря. В структуре модели выделяются пять уровней иерархии, имеющих собственные характеристики и функции:

- организмы разных видов, для которых задаются масса, объем, пищевые предпочтения и максимальный рацион, функции дыхания, роста, выделения, отмирания;

- объем воды — ближайшее жизненное пространство, в котором обитает группа организмов одного вида, характеризующееся плотностью живого вещества, количеством организмов, координатами в пространстве;

- скопление организмов разных видов, определяемое как пятно повышенной плотности живой массы, характеризующееся плотностью, конфигурацией, занимаемым объемом, временем существования;

- популяция организмов, характеризующаяся плотностью, распределением биомассы по пространству, средними значениями функциональных характеристик;

- сообщество в целом, для которого определяются состав видов, пространственное распределение плотности массы и других агрегированных характеристик (дыхание, выедание) разных видов живых организмов.

Эти уровни соединены множественными прямыми и обратными связями, отражающими процессы круговорота веществ и энергетического обмена. В качестве базового объекта в модели рассматривается объем воды с содержащимися в нем организмами одного какого-либо вида. Система живых дискретных объектов существует на фоне и в тесной связи со средой обитания, характеризующейся плотностью органических и неорганических биогенных веществ, растворенных газов, динамическими процессами взаимодействия с атмосферой. Объект обладает перечнем характеристик, описывающих основные свойства определенного вида гидробионтов, а также набором процедур, имитирующих его важнейшие функции — питание, скорость роста, выедание хищниками, конкуренцию за ресурсы и отмирание.

В то время как биологические компоненты экосистемы представляются в виде дискретных по пространству образований, имеющих определенную геометрическую форму, химические и динамические характеристики среды описываются обычным образом на сетке. Тем самым моделируемая действительность разделяется на дискретные по своей природе сущности (растительные клетки, отдельные животные, популяции) и непрерывные (концентрации химических веществ, скорости переноса жидкости и т. п.). Непрерывно распределенные ресурсы, рассчитываемые на сетке, — это фосфаты, взвешенный и растворенный фосфор, кислород. Из возможных биологических объектов в модели рассматриваются пока лишь несколько групп — фитопланктон, бактерии, простейшие, зоопланктон. Различия между ними определяются особенностями жизнедеятельности и пищевыми предпочтениями, которые задаются в виде коэффициентов избирательности питания J_{ij} . Принятая в данной модели структура пищевых предпочтений задается в табл. 1. Коэффициенты избирательности питания отражают вероятность выедания i -м потребителем j -го корма. Помимо принадлежности к определенной группе, для каждого объекта идентифицируется биологический вид, характеризующийся своим набором параметров.

**Коэффициенты избирательности питания для выделенных
в модели групп организмов**

Группы	Бактерии	Простейшие	Зоо- планктон	Фито- планктон	РОВ	ВОВ
Бактерии	0	0	0	0	1	1
Простейшие	1	0,2	0,2	1	0,2	1
Зоопланктон	0,5	1	0,2	1	0	0,5

П р и м е ч а н и е. РОВ — растворенное органическое вещество, ВОВ — взвешенное органическое вещество.

Для описания жизнедеятельности гидробионтов была выбрана трофическая модель, разработанная в Институте океанологии РАН и с успехом использовавшаяся ранее во многих исследованиях [2, 6, 7]. При построении уравнений, описывающих динамику концентраций биогенов, взвешенного и растворенного органического вещества и кислорода, мы опирались на работы [1, 8]. Таким образом, аналитическая модель, приведенная ниже и управляющая индивидуальным поведением объектов разных типов, является синтезом перечисленных моделей.

2. Аналитическая модель. Динамика биомассы объекта B_i определяется балансовым соотношением

$$\frac{dB_i}{dt} = P_i - E_i - M_i, \quad (1)$$

где P — агрегированная продукция совокупности организмов внутри объекта, E — выедание хищниками, M — отмирание. Конкретный вид этих функций рассмотрим отдельно для каждой группы организмов. При этом необходимо отметить, что продукционные характеристики, такие как обмен, полный и частные рационы, продукция, определялись на уровне организма, и соответствующие показатели объекта вычислялись умножением на количество особей, составляющих объект, тогда как выедание и отмирание рассчитывались на уровне объекта в целом, т.е. воздействовали на плотность биомассы объекта.

2.1. Бактерии. Продукция бактерий определялась через их обмен R_b и средний коэффициент использования пищи на рост K_{2b} , принятый равным 0,33

$$P_b = \frac{R_b K_{2b}}{1 - K_{2b}} = 0,5 R_b, \quad R_b = a_b w^y, \quad (2)$$

где w — вес организма, a_b и γ — коэффициенты. Учитывая, что значительная доля (80 — 90 %) бактерий эвфотического слоя находится в неактивном состоянии и что обмен неактивных бактерий в зависимости от условий питания может быть на порядок ниже, чем активных, вводилась поправочная функция, снижающая среднюю скорость обмена N бактерий [9]:

$$R_b N = N a' w' \delta, \quad \delta = \frac{p}{p + \psi_1 + \frac{\psi_2}{p}}, \quad p = \frac{\bar{B}_p}{B_b}, \quad (3)$$

здесь a' — коэффициент в формуле для активных бактерий; p — функция, характеризующая трофические условия, т. е. обеспеченность бактерий пищей, связанную с общей продуктивностью района, пропорциональную средней плотности биомассы фитопланктона B_p ; ψ_1 , ψ_2 — числовые коэффициенты. В дальнейшем мы будем опускать множитель N , подразумевая для продукционных характеристик умножение на количество особей в объекте.

Реальный полный рацион бактерий вычислялся также через обмен

$$C_b = \frac{R_b}{1 - K_{2b}},$$

а частные рационы определялись как части полного реального рациона, пропорциональные доле данного корма от всего рациона бактерий:

$$c_{bj} = C_b \frac{J_{ij} B_i}{\sum_j B_j J_{bj}}. \quad (4)$$

2.2. Простейшие и зоопланктон. Реальная продукция объектов i -го типа рассчитывалась по соотношению

$$P_i = C_i U_i^{-1} - R_i, \quad R_i = a_i w^{\gamma_i} B_i^{-\beta}, \quad (5)$$

где U_i^{-1} — коэффициент усвояемости пищи, C_i — полный реальный рацион. В традиционную формулу для расчета обмена нами добавлен сомножитель, описывающий степенную зависимость функциональной активности организма от концентрации живого вещества в сгущении. Эта зависимость получена по натурным данным в многочисленных экспериментах с разными группами живых организмов [10].

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

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

соответственно максимальная величина полного рациона

$$C_i^{\max} = (P_i^{\max} + R_i) U_i = \frac{R_i}{1 - K_{2i}^{\max}} U_i. \quad (6)$$

$$C_i = C_i^{\max} \left[1 - \exp \left(-\xi \frac{B_{\text{ef}}}{C_i^{\max}} \right) \right], \quad B_{\text{ef}} = \sum_j J_{ij} B_j, \quad (7)$$

где B_{ef} — «эффективная» биомасса, коэффициент ξ можно интерпретировать как максимальную скорость осветления объема [11]. В работах [9, 11] приводятся численные оценки показателя экспоненты в (7), в настоящей модели мы ввели зависимость показателя экспоненты от веса организма:

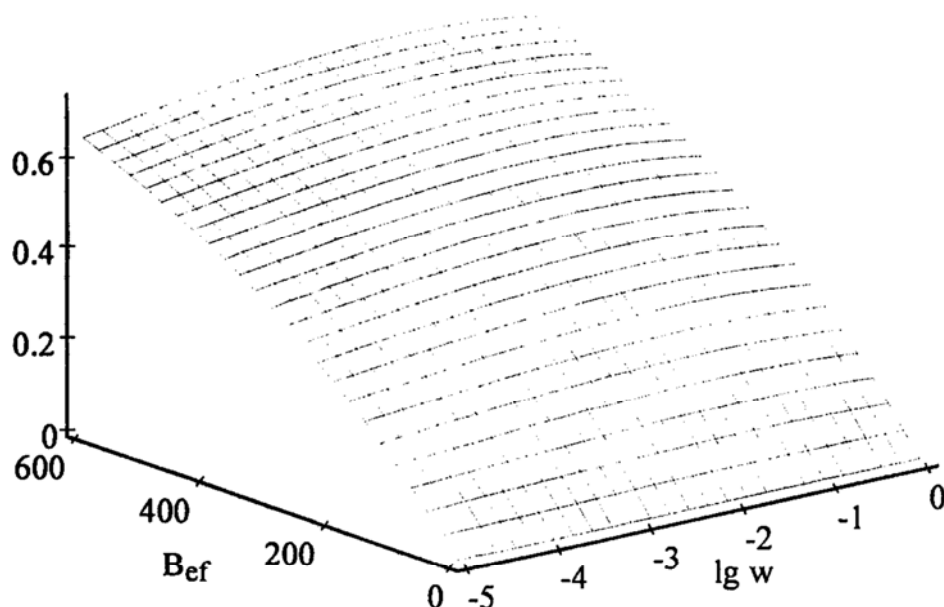
$$C_i = C_i^{\max} \left[1 - \exp \left(-\xi' w_i^{0,1} B_{\text{ef}} \right) \right], \quad \xi' = 0,002 - 4 \cdot 10^{-4} \ln w_i, \quad (8)$$

обеспечивающую вид трофической функции (зависимости полного рациона питания организма от концентрации пищи), изображенный на рис. 1. Частные реальные рационы рассчитывались по формуле, аналогичной (4). Выедание биомассы j -го типа вычислялось по формуле

$$E_j = \sum_i c_{ij} = \sum_i C_i \frac{J_{ij} B_i}{\sum_j B_j J_{ij}}, \quad (9)$$

уменьшение биомассы вследствие отмирания организмов учитывалось с помощью удельной скорости отмирания μ :

$$M_i = \mu_i B_i.$$



Р и с. 1. Трофическая функция в зависимости от веса организма в калориях (B_{ef} — «эффективная» биомасса, w — вес организма)

2.3. Фитопланктон. Продукция фитопланктона лимитируется освещенностью, концентрацией биогенных элементов и максимальной скоростью роста клеток. Динамика биомассы объектов фитопланктона описывалась уравнением [1]

$$\frac{dB_p}{dt} = C_p(1 - k_1)B_p - k_2B_p - \mu_pB_p - E_p, \quad (10)$$

где k_1 , k_2 и μ_p — удельные скорости дыхания, экскреции и отмирания фитопланктона, C_p — удельная скорость роста фитопланктона, определяемая как

$$\begin{aligned} C_p &= C_p^{\max} f(T) f(I) f(D_{\text{PO}_4}) B_f^{-\beta}, \\ f(T) &= 0,2 + 0,62(e^{0,217T} - 1)/(1 + 0,28e^{0,217T}), \\ f(I) &= \int_0^h \frac{I_z}{I_{\text{opt}}} e^{1 - \frac{I_z}{I_{\text{opt}}}}, \quad I_z = I_0 e^{-\alpha z}, \quad \frac{I_0}{I_{\text{opt}}} = 2\text{К} \dots 2,5, \\ f(D_{\text{PO}_4}) &= \frac{D_{\text{PO}_4}}{D_{\text{PO}_4} + k_{\text{PO}_4}}, \end{aligned} \quad (11)$$

здесь $C_p^{\max}$ — максимальная удельная скорость роста фитопланктона, T — температура, I — освещенность, I_0 и I_z — освещенность на поверхности воды и на глубине z соответственно, α — коэффициент экстинкции, I_{opt} — освещенность, при которой скорость фотосинтеза максимальна, D_{PO_4} — концентрация фосфатов, h — глубина бассейна. Сомножитель $B_f^{-\beta}$ в первой формуле учитывает влияние концентрации биомассы фитопланктона на скорость его роста [12]. Существует связь между показателем вертикального ослабления света и концентрацией хлорофилла D_c в морской воде. В работе [13] для столба воды 0 — 50 м было получено соотношение

$$\alpha = 0,18 D_c^{0,395}, \quad (12)$$

которое и было использовано в настоящей модели. Для расчета α по формуле (12) необходимо знать концентрацию хлорофилла, тогда как в модели вычисляется плотность биомассы фитопланктона. Данные об отношении этих величин для районов с разной продуктивностью достаточно противоречивы. Следуя оценкам, приведенным в [9], мы использовали соотношение $D_c = 0,0164 B_p$. Максимальная удельная скорость роста фитопланктона определялась с помощью формулы для вычисления числа делений клеток водорослей в сутки [9]

$$\gamma = 3,32 \lg(1 + C_p^{\max}).$$

Согласно [14], максимальное число делений клетки в естественных условиях близко к 2, отсюда $C_p^{\max} = 3$.

2.4. Биокосные элементы. Для обеспечения единого подхода к моделированию непрерывных и дискретных сущностей пространство, на котором разворачивается жизнедеятельность объектов перечисленных выше типов, было представлено также в виде объекта — двумерной сетки. Свойствами

этого объекта являлись концентрации химических веществ, записанные в дискретном виде как двумерные массивы. Следуя [1], выпишем уравнения для концентраций:

$$\begin{aligned}\frac{dD_{PO_4}}{dt} &= \sum_i \varphi_i R_i + \varphi_p C_p (k_1 - 1) B_p + k_{DOP} \nabla^2 D_{PO_4}, \\ \frac{dD_{POP}}{dt} &= \sum_i \varphi_i \mu_i B_i + \varphi_p \mu_p B_p + \sum_i C_i (1 - U_i^{-1}) (1 - H_i) \varphi_i - \\ &\quad - \varphi_{POP} E_{POP} - k_3 D_{POP} + k_{POP} \nabla^2 D_{POP}, \\ \frac{dD_{DOP}}{dt} &= \varphi_p k_2 B_p + \sum_i \varphi_i C_i (1 - U_i^{-1}) H_i - \varphi_{DOP} E_{DOP} + k_3 D_{POP} + k_{DOP} \nabla^2 D_{DOP},\end{aligned}\quad (13)$$

где φ_i — содержание фосфора в единице биомассы гидробионтов i -й группы; φ_p — содержание фосфора в единице биомассы водорослей; D_{POP} , D_{DOP} — концентрации взвешенного органического фосфора (POP) и растворенного органического фосфора (DOP); H_i — соотношение жидких и твердых экскрементов гидробионтов; k_3 — скорость автолиза POP; k_{POP} , k_{DOP} — коэффициенты диффузии взвешенного и растворенного фосфора соответственно.

3. Численная ООМ. Геометрически объекты занимали некоторое пространство в виде цилиндра с высотой, численно равной глубине бассейна. Смысл, вкладываемый в геометрическое описание объекта, состоит в том, что с вероятностью, равной единице, совокупность организмов, моделируемая объектом, будет находиться в пределах цилиндра в течение принятого шага по времени — одни сутки.

3.1. Расчет доступных ресурсов и выедания. В модели совокупности организмов внутри объекта были доступны ресурсы, распределенные в объеме, занимаемом данным объектом. Определялась площадь пересечения данного объекта с другими объектами разных типов. Плотность пищи каждого типа рассчитывалась как средневзвешенная величина с весовыми коэффициентами, пропорциональными площади пересечения. Концентрация взвешенного и растворенного органического вещества, доступного объекту для питания, рассчитывалась аналогично. Определялось положение объекта на регулярной сетке и вычислялись весовые коэффициенты, пропорциональные площади, занимаемой объектом в рамках каждой ячейки. Уменьшение плотности биомассы k -го объекта вследствие выедания рассчитывалось как

$$E_k = \sum_m E_{km} = \sum_m c_{km} N_m s_{km},$$

где каждый из элементов E_{km} представлял собой выедание биомассы k -го объекта организмами других объектов разных типов, пересекающихся с данным объектом; s_{km} — весовые коэффициенты, пропорциональные площади их пересечения.

Для организации эффективного поиска ближайших соседей объекта, с которыми он может пересекаться, в модели формировалась структура данных в виде дерева, каждый лист которого представлял собой номер объекта. Обход этого графа позволял обратиться к каждому объекту в определенной последовательности, определяемой структурой дерева. Вся расчетная область делилась на квадраты, каждый квадрат представлялся как ветвь дерева. Размер квадрата варьировался в зависимости от количества существующих в расчетной области объектов и подбирался таким образом, чтобы оптимизировать число объектов, попадающих в каждый из квадратов. Объекты сортировались по квадратам в соответствии со своими координатами. При этом границы квадратов растягивались, чтобы захватить близкие к границе, но лежащие в соседних квадратах объекты. Величина растяжения определялась как сумма критического радиуса (90 % максимально допустимого) и радиуса сортируемого объекта, т. е. границы квадрата определялись как

$$\begin{aligned}x_{i-1}' &= x_{i-1} - (r_{\max} + r_k), & x_i' &= x_i + (r_{\max} + r_k), \\y_{i-1}' &= y_{i-1} - (r_{\max} + r_k), & y_i' &= y_i + (r_{\max} + r_k),\end{aligned}$$

где i — номер квадрата, k — номер объекта, r — радиус. Очевидно, что один и тот же объект мог попадать в несколько разных квадратов в зависимости от своего положения. Такая избыточность гарантировала полный перебор всех возможных пересечений объектов для правильного подсчета доступных объекту ресурсов. Обновление дерева производилось на каждом шаге по времени. При большом числе объектов эта процедура относительно длительна, однако ее применение позволяет избежать проверки явно непересекающихся объектов. После определения квадрата, в котором находится данный объект, следовало обращение к соответствующей ветви дерева, в которой были записаны номера ближайших соседей.

Рассмотрим последовательность операций, выполняемых программой на каждом временном шаге над объектом, имитирующим, для конкретности, совокупность организмов зоопланктона.

3.2. Схема действий над объектом. Перечисленные ниже действия обеспечиваются последовательным вызовом методов объекта.

1. Определяется местоположение объекта и вычисляются концентрации доступных объекту пищевых ресурсов (живых и неживых).
2. Вычисляются продукционные характеристики объекта: обмен, максимальный полный рацион, степень удовлетворения пищевых потребностей, зависящая от наличия ресурсов, реальный рацион, продукция.
3. Обновляются объекты, из которых черпались пищевые ресурсы, — вычисляется изменение их плотности вследствие выедания.
4. Рассчитывается потребление неживых ресурсов и поступление выделений в результате жизнедеятельности организмов объекта в среду обитания — обновляются значения концентраций биокосных элементов в соответствующих узлах сетки.
5. Рассчитывается новое значение плотности объекта. При этом учитывается уменьшение числа организмов в объекте вследствие выедания (с пре-

дыдущего временного шага) и отмирания, а также увеличение радиуса объекта вследствие диффузии (под действием диффузии жидкости объект «расползается»).

6. Проверяется удовлетворение ряду ограничивающих условий, которые во многом определяют динамику системы в целом:

- если масса организмов, составляющих объект, больше максимально допустимой, имитируется размножение — число организмов удваивается, а масса одного уменьшается вдвое;

- если масса организмов меньше минимально допустимой или плотность меньше принятой в модели «остаточной» плотности, то объект уничтожается, при этом его масса превращается в детрит;

- если плотность объекта больше максимально допустимой, то радиус объекта увеличивается в $\sqrt{2}$ раза, при этом площадь горизонтальной проекции объекта увеличивается вдвое и вычисляется новое значение плотности;

- если радиус объекта больше максимально разрешенного в модели, объект делится пополам, центр второго объекта располагается в случайной точке окружности с радиусом $2r_{\max}$, очерченной вокруг первого объекта.

Последовательность операций, выполняемых над объектом фитопланктона, несколько проще: поскольку для фитопланктона не выделяется масса клетки и число клеток, объект характеризуется только плотностью и массой. Расчет доступных ресурсов также проще, так как определяются только концентрации биокосных элементов.

После вычисления новых характеристик всех объектов, существующих в расчетной области, рассчитывается диффузия фосфатов и органического вещества на сетке. Затем, «проецированием» объектов на сетку, вычисляются массивы значений плотности биомассы всех типов в узлах регулярной сетки. Далее обновляется дерево объектов и рассчитываются необходимые для анализа поведения системы агрегированные функциональные характеристики.

4. Анализ результатов имитационных экспериментов. Было выполнено два численных эксперимента тестового характера, целью которых было выяснить особенности поведения, степень устойчивости модели, оценить влияние различных числовых параметров, начальных условий и межуровневых взаимодействий на ее динамику.

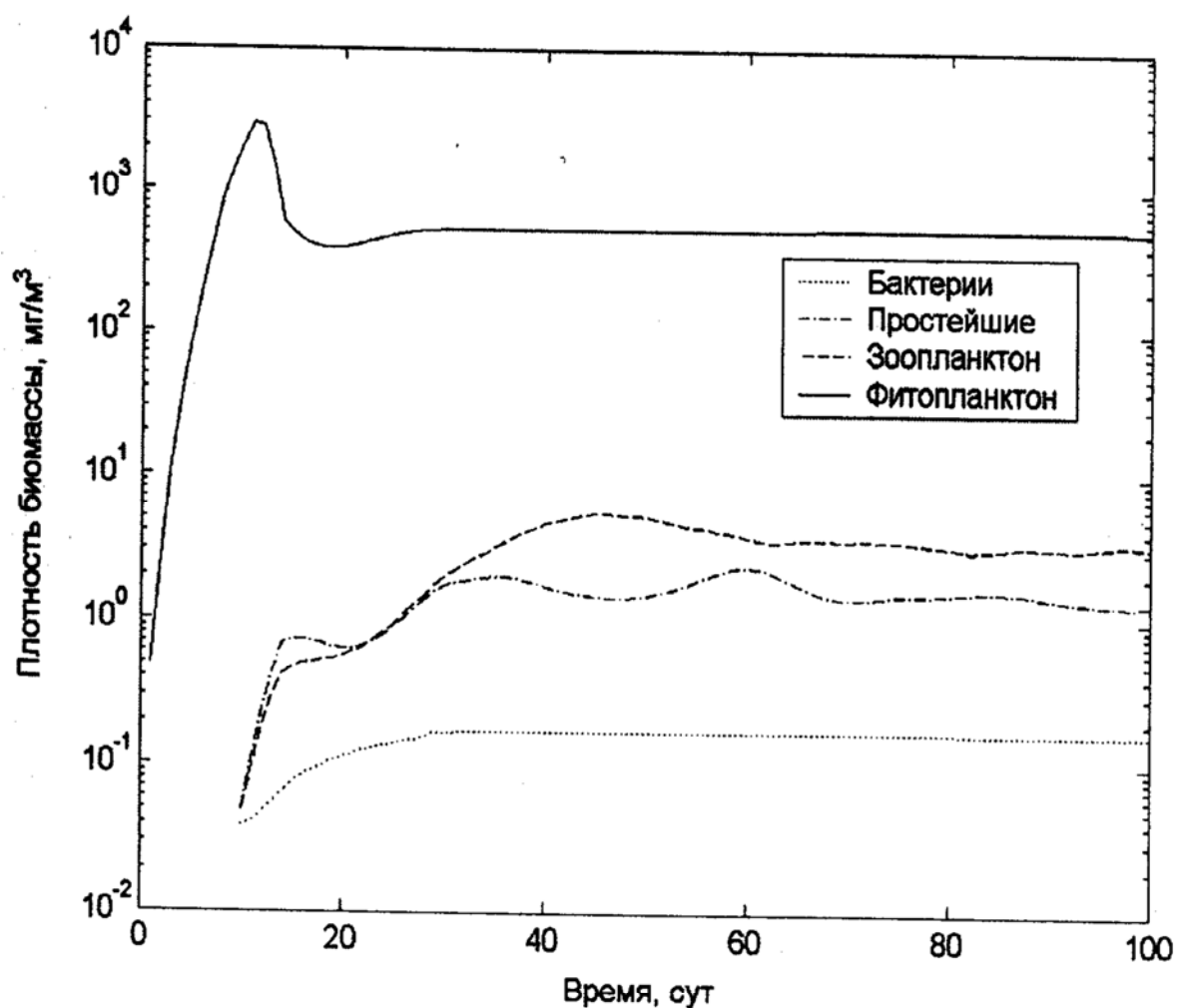
В первом эксперименте изучался процесс установления стационарного состояния системы при отсутствии внешних воздействий. Во втором вводилась постоянная (или эпизодическая) точечная подпитка системы фосфатами. В начальный момент в модели задавался набор объектов разных типов с координатами, случайным образом выбранными в пределах вычислительной области. Вес организмов в начальный момент был принят минимально допустимым, объекты имели минимальную начальную плотность. Поля фосфатов, растворенного и взвешенного органического фосфора, температуры и кислорода задавались на сетке как массивы случайных чисел с заданным средним и дисперсией.

Изучалось влияние четырех групп числовых параметров:

- коэффициентов функций роста и трофических функций для всех групп организмов,

- интервалов допустимого изменения веса организмов,
- предельно допустимых значений плотности объектов,
- набора параметров, задающих начальные условия.

Варьирование параметров в первом численном эксперименте показало, что основное влияние на поведение системы оказывают величины из первой группы. Эти коэффициенты тесно связаны с интервалами допустимого изменения веса организмов. Предельно допустимая плотность объектов (величина, после достижения которой резко увеличивается радиус объекта) не оказывает значимого влияния на динамику системы, хотя при ее завышенных значениях число объектов в системе обычно меньше и иногда какой-то тип объектов может полностью исчезнуть в нижней точке колебаний биомассы. На рис. 2 показан процесс установления стационарных уровней суммарной биомассы всех групп живых элементов системы при постоянных температуре и содержании кислорода (условия полностью перемешиваемого слоя воды). Динамика биомассы простейших, зоопланктона и бактерий рассчитывается после 10-го шага по времени, когда уже достаточно развилась кормовая база — фитопланктон.



Р и с. 2. Динамика плотности биомассы живых элементов модели — установление стационарного состояния системы

Фосфор циркулирует в системе, переходя из неорганической формы в органическую и обратно, его первоначального запаса хватает системе для поддержания определенного уровня биомассы. Среднее содержание фосфатов при достижении стационарного состояния — 0,02 мкг/л (начальное — 1,5 мкг/л), *POP* — 0,02 мкг/л (0,1 мкг/л), *DOP* — 0,90 мкг/л (0,1 мкг/л). Стационарное состояние системы не зависит от начальных условий (количества объектов и массы каждого). Чистая продукция всех живых элементов крайне мала, потребленная пища тратится на восполнение энергетических затрат на обмен. Средние функциональные характеристики, полученные для стационарного состояния, представлены в табл. 2 и соответствуют средним показателям, характерным для олиготрофных вод.

Т а б л и ц а 2

Функциональные характеристики, полученные для экосистемы в первом эксперименте (квазистационарное состояние)

Группы	B , мг/м ³	$C/C^{\max}$, %	C/B , %	P/B , %	$(P-E)/B$, %	P/R , %
Бактерии	2,63	100	55	41	32	50
Простейшие	5,22	28	38	—4	—8	—3
Зоопланктон	91,66	22	20	2	2	6
Фитопланктон	302,56	—	—	26	4	—

П р и м е ч а н и е. B — плотность биомассы, $C/C^{\max}$ — степень удовлетворения пищевых потребностей, C/B — интенсивность питания, P/B — относительная реальная продукция, $(P-E)/B$ — напряженность трофических связей, P/R — эффективность продуцирования.

Т а б л и ц а 3

Максимальные и средние (курсив) функциональные характеристики, полученные для экосистемы во втором эксперименте

Группы	B , мг/м ³	$C/C^{\max}$, %	C/B , %	P/B , %	$(P-E)/B$, %	P/R , %
Бактерии	28,27	100	70	42	30	50
	<i>20,98</i>	<i>100</i>	<i>68</i>	<i>33</i>	<i>19</i>	<i>50</i>
Простейшие	26,14	58	456	120	112	128
	<i>11,13</i>	<i>30</i>	<i>417</i>	<i>3</i>	<i>—6</i>	<i>14</i>
Зоопланктон	656,40	72	168	86	86	296
	<i>624,90</i>	<i>30</i>	<i>60</i>	<i>6</i>	<i>6</i>	<i>59</i>
Фитопланктон	746,90	—	—	35	11	—
	<i>419,00</i>	—	—	<i>34</i>	<i>4</i>	—

П р и м е ч а н и е. Обозначения те же, что и в табл. 2.

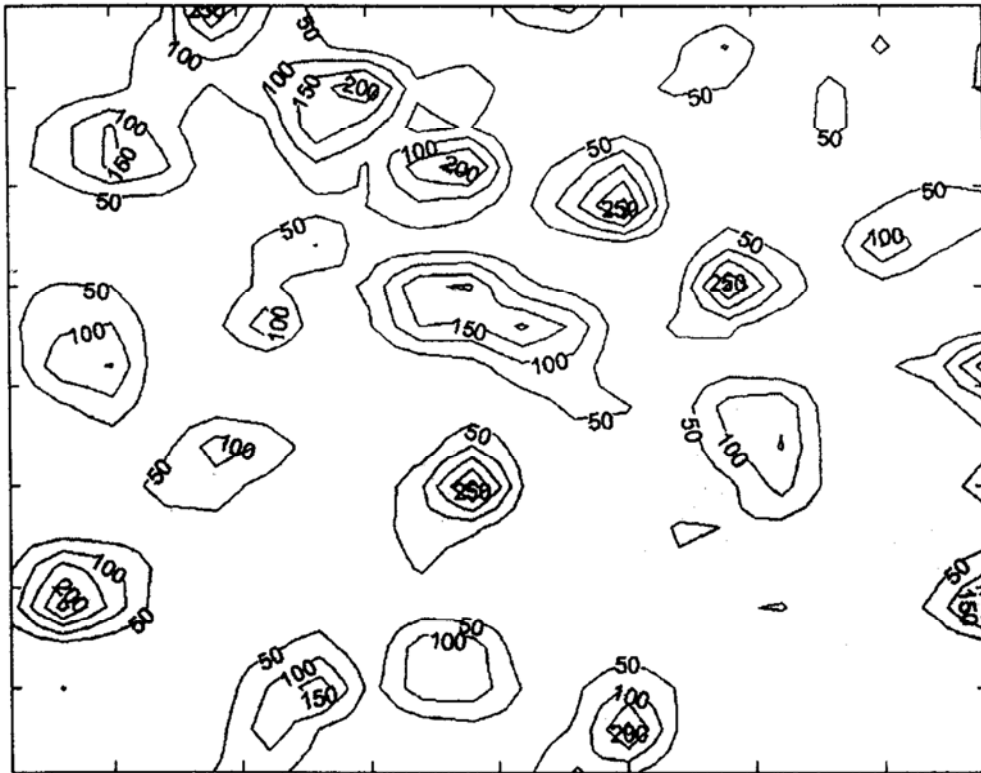
В этом эксперименте была выполнена проверка того, действительно ли в численной модели приращение биомассы определяется уравнением (1). Проверка была необходима вследствие того, что вычисление различных членов уравнения (1) разнесено во времени (величина выедания берется с предыдущего шага) и выполняется в разных частях программы. Более того, продукция биомассы вычисляется как сумма продукций отдельных организмов внутри объекта, а выедание и смертность рассчитываются по уменьшению его плотности. Было установлено, что ошибка вычисления не превышает 1 % биомассы данного типа и при стационарных условиях колеблется от 0,2 до 0,6 %.

Во втором эксперименте задавалась постоянная точечная подпитка системы фосфатами в центре расчетной области. В табл. 3 представлены максимальные и средние величины функциональных характеристик, полученных во втором эксперименте. Почти все показатели в несколько раз превышают соответствующие показатели табл. 2. Полученные числа характерны для высокопродуктивных вод.

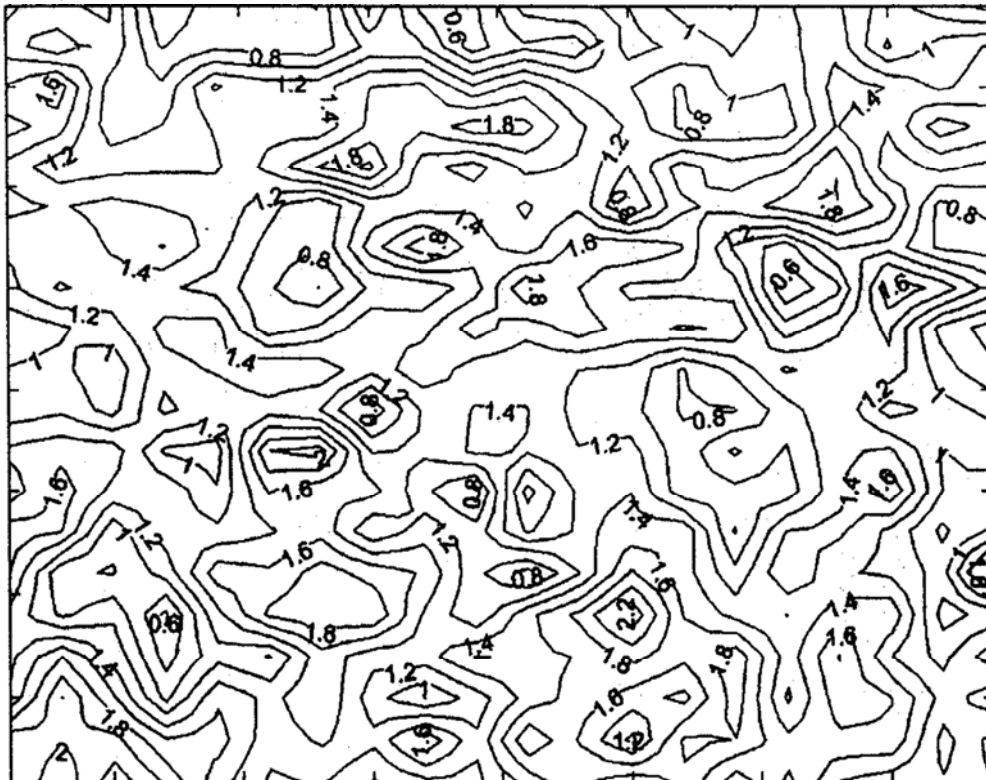
Пространственное распределение плотности биомассы, как и в первом эксперименте, носило неравномерный характер. В первоначально заданном хаотичном распределении довольно быстро образовывались четко выраженные скопления, которые трансформировались, исчезали и возникали вновь на новом месте. Вид полей в изолиниях был качественно различен для разных групп организмов (рис. 3). Для количественной оценки этих различий были построены зависимости площади, занимаемой сгущениями биомассы, от ее плотности (практически это зависимость площади между изолиниями от значения изолинии) (рис. 4). На рисунке хорошо видно различие наклонов правых ветвей кривых для разных типов биомассы. Правые ветви с высокой точностью аппроксимируются экспоненциальной зависимостью вида $S = Ke^{-aB}$, где S — площадь, B — плотность биомассы. Обращает на себя внимание отсутствие левых ветвей кривых для бактерий и простейших. Скопления этих организмов наблюдаются на общем фоне достаточно низкой концентрации биомассы, тогда как поля других элементов системы можно рассматривать как совокупность частично перекрывающихся пятен повышенной и пониженной плотности. Интересно, что пятнистость распределений биомассы живых организмов не сопровождается соответствующей пятнистостью неживых пищевых ресурсов — органического и минерального фосфора (рис. 5).

В ходе экспериментов было установлено, что существование устойчивого состояния системы обеспечивается наличием отрицательного влияния концентрации биомассы на популяционном уровне на величину первичной продукции живых элементов системы. Связь интенсивности обмена организмов внутри объектов модели в некоторый момент времени и концентрации биомассы зоопланктона (популяционный уровень) в локальной области показана на рис. 6, а. Она определяется степенной зависимостью вида $R = aB^{-\beta}$ ((2), (11)). Если же рассматривать соотношение функциональных характеристик и плотности биомассы на одном и том же популяционном уровне, то коэффициент β принимает положительное значение (рис. 6, б). Связь интегральной продукции живых элементов системы с концентрацией биомассы хорошо описывается уравнением вида $\ln P = \ln a + \beta \ln B$, многократно полученным по натурным данным и характерным для всех видов живых систем [10, 12].

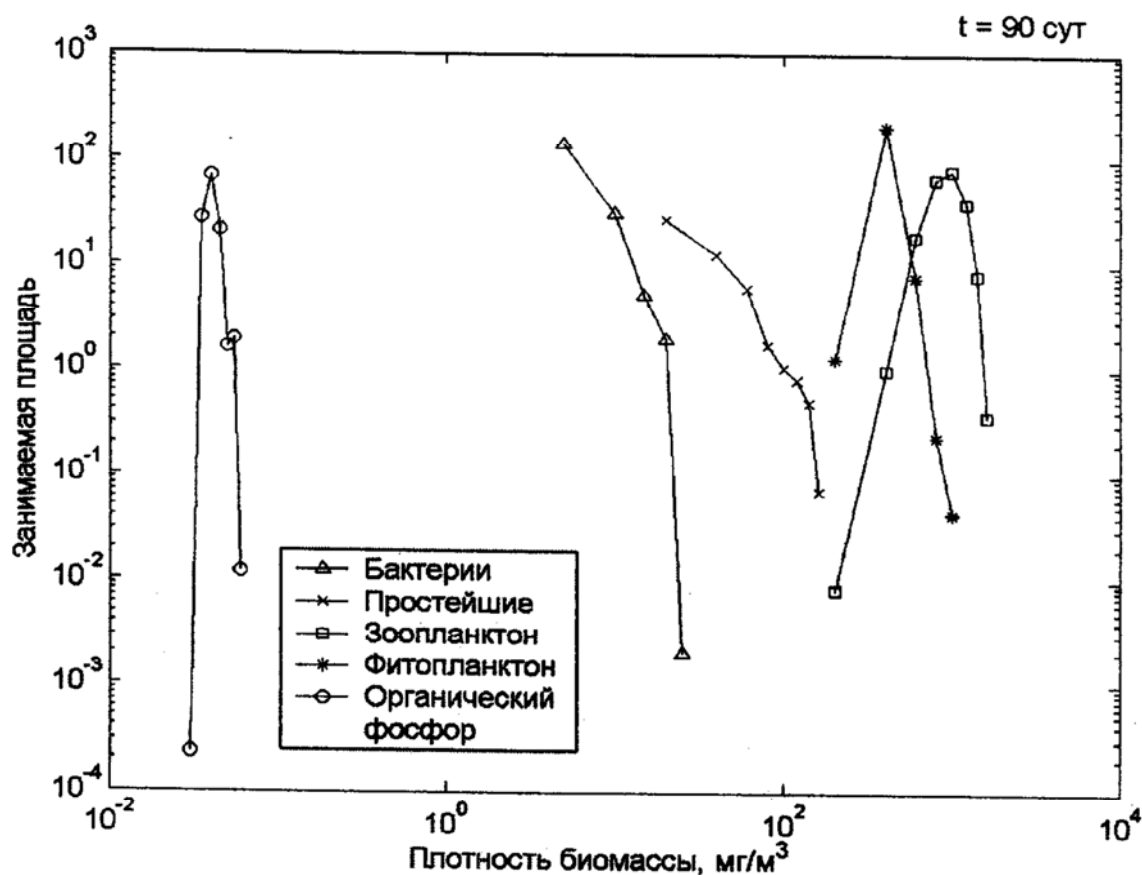
Простейшие, $t = 95$ сут



Зоопланктон, $t = 95$ сут



Р и с. 3. Вид конечного состояния полей плотности биомассы простейших (мг/м^3) и зоопланктона (г/м^3) во втором эксперименте

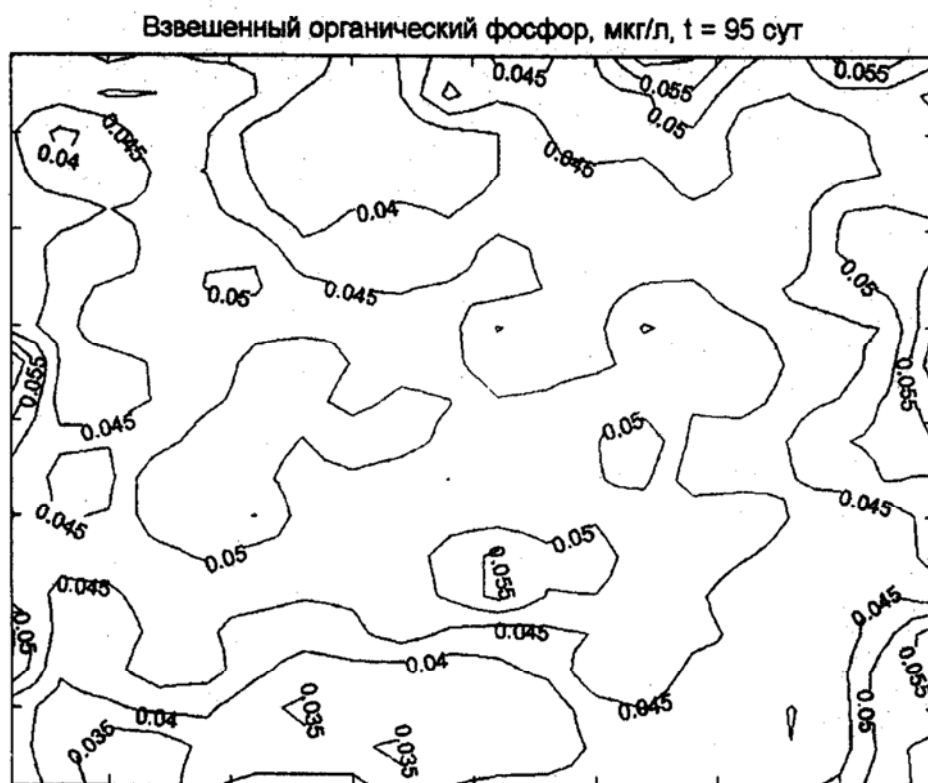
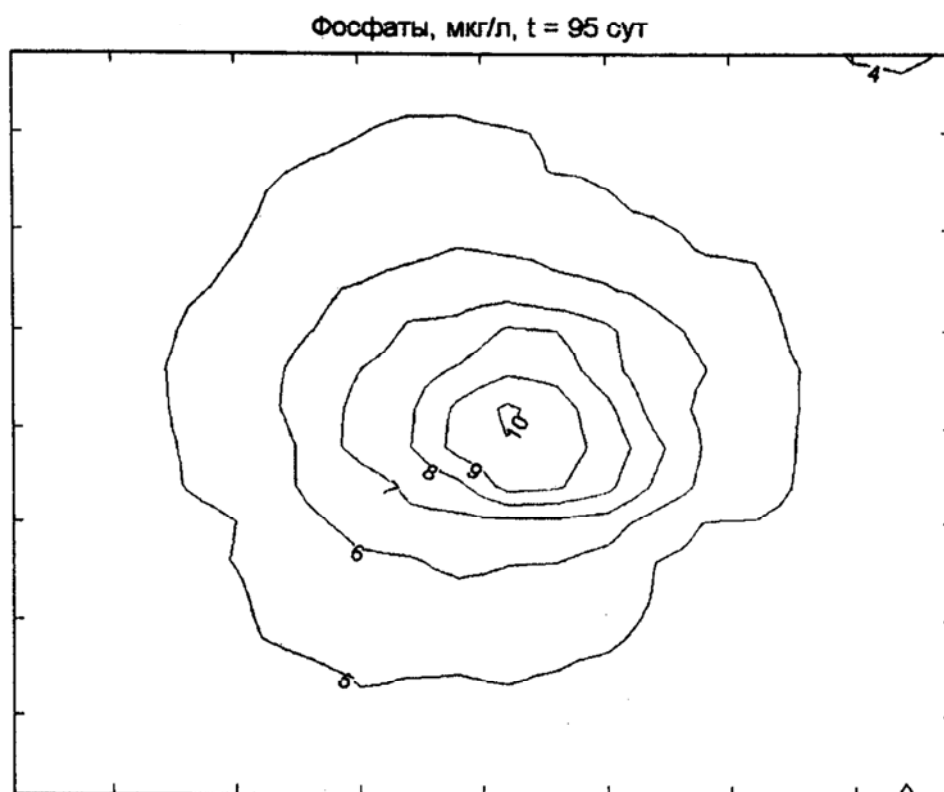


Р и с. 4. Зависимость площади, занимаемой сгущением биомассы разных типов от ее плотности (данные получены осреднением по нескольким экспериментам). Площадь измерялась в условных единицах, равных квадрату максимально допустимого радиуса объекта

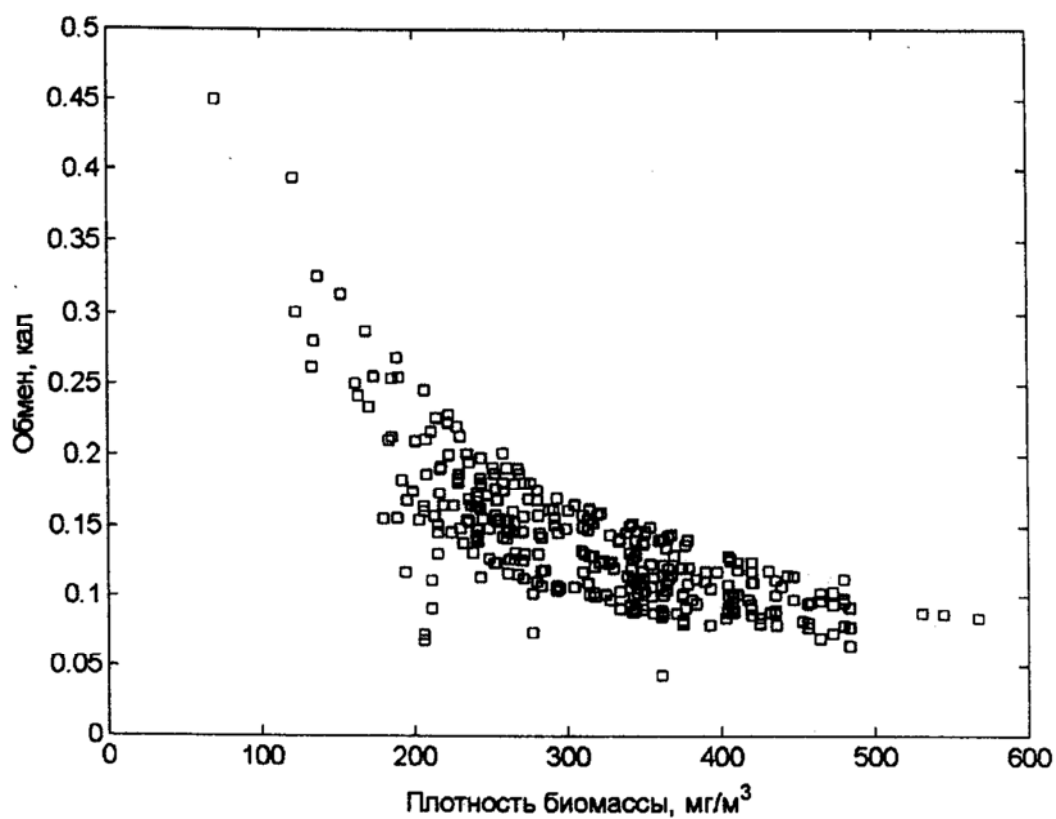
5. Заключение. Таким образом, задавая в модели описание механизмов жизнедеятельности организмов, мы получаем возможность анализировать особенности пространственно-временной динамики экосистемы на популяционном уровне. Предлагаемая численная модель воспроизводит наблюдаемый пятнистый характер пространственно-временного распределения плотности гидробионтов и их активности. Выполненные численные эксперименты показали соответствие интегральных количественных показателей, рассчитываемых в модели, средним характеристикам, полученным в природных условиях. Основные выводы численных экспериментов с ООМ можно коротко сформулировать следующим образом:

- в условиях дефицита биогенов модель быстро приходит к устойчивому состоянию, характеризующемуся низким уровнем биомассы и квазистационарным (неравномерным) пространственным распределением фито- и зоопланктона;

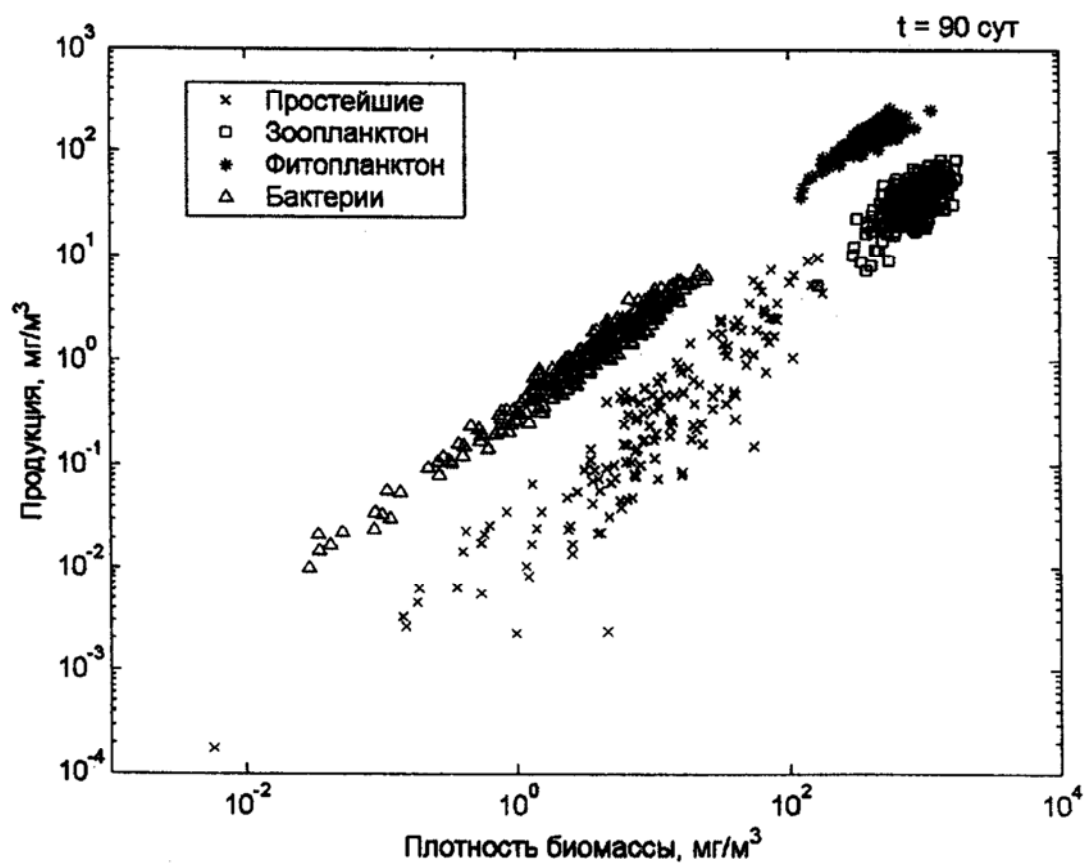
- при достаточной концентрации биогенов моделируемая экосистема развивается, что выражается в непрерывной трансформации ее пространственной структуры, характеризующейся пятнистостью распределения биомассы разных групп организмов. При этом агрегированная биомасса может оставаться стационарной, колебаться или слабо расти;



Р и с. 5. Распределение фосфатов и взвешенного органического фосфора (мкг/л) на конец модельного времени во втором эксперименте



а



б

Р и с. 6. Связь между функциональными характеристиками живых элементов системы и концентрацией биомассы: а — обмен зоопланктона на организменном уровне и плотность биомассы на популяционном уровне; б — продукция и плотность биомассы на популяционном уровне

— варьирование параметров показало, что основное влияние на поведение системы оказывают коэффициенты в параметризациях физиологических функций организмов. Эти коэффициенты тесно связаны с интервалами допустимого изменения веса;

— наличие отрицательных обратных связей, направленных от объектов более высокого иерархического уровня к объектам более низкого уровня, оказывает весьма существенное стабилизирующее влияние на систему в целом, а также влияет на характер пространственно-временной динамики пятен;

— вычисленные функциональные характеристики модельного сообщества в целом лежат в рамках рассчитанных по наблюдениям.

По нашему мнению, необходима дальнейшая разработка модели в направлении уточнения описания трофических функций, подключения гидродинамики, учета вертикальной неоднородности жидкости, увеличения видового разнообразия. Но в целом модель представляется работоспособной и полезной для изучения особенностей пространственно-временной динамики экосистем шельфа.

Авторы выражают глубокую признательность К.М. Хайлову за плодотворное обсуждение работы и ценные советы и замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Якушев Е.В., Михайловский Г.Е. Моделирование химико-биологических циклов в Белом море. Расчет сезонной изменчивости фосфора, азота и кислорода. // *Океанология*. — 1993. — 33, № 5. — С. 695 – 702.
2. Горбунов А.Е. Прогностическая модель пелагического сообщества Черного моря. // *Модели океанских процессов*. — М.: Наука, 1989. — С. 271 – 281.
3. Oguz T., Ducklow H., Malanotte-Rizzoli P. et al. Simulation of annual plankton productivity cycle in the Black Sea by a one-dimensional physical-biological model // *J. Geophys. Res.* — 1996. — 101, № C7. — P. 16585 – 16599.
4. Booth G. Gecko: a continuous 2-D world for ecological modeling // *Artif. Life*. — 1997. — № 3. — P. 147 – 163.
5. Kreft J.U., Booth G., Wimpenny W. T. BacSim, a simulator for individual-based modelling of bacterial colony growth // *Microbiol.* — 1998. — № 144. — P. 3275 – 3287.
6. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Кукина И.Н. Функциональная характеристика планктонного сообщества экваториального апвеллинга // *Океанология*. — 1976. — 16, вып. 1. — С. 122 – 137.
7. 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.
8. Беляев В.И., Давыдова Е.П., Совга Е.Е. Оценка вклада различных факторов в кислородный баланс северо-западного шельфа Черного моря по результатам моделирования // *Комплексные исследования Черного моря*. — Севастополь: МГИ АН УССР, 1984. — С. 63 – 70.
9. Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Шушкина Э.А. Элементы и экологические потоки в биологическом блоке моделей // *Модели океанских процессов*. — М.: Наука, 1989. — С. 259 – 270.
10. 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.
11. Лебедева Л.П. К расчету рационов планктонных животных. // *Океанология*. — 1985. — 25, вып. 2. — С. 296 – 300.

12. *Khailov K.M., Burlakova Z.P., Lanskaya L.A. et al.* On the relation of organotrophy of marine unicellular algae to the density of their experimental populations and individual weights of cells // *Mar. Sci. Communicat.* — 1978. — 4, № 2. — P. 153 – 173.
13. *Ведерников В.И.* Вертикальные изменения потенциальной фотосинтетической активности морского фитопланктона // *Экология морского фитопланктона.* — М.: ИО АН СССР, 1981. — С. 117 – 125.
14. *Ведерников В.И., Сергеева О.М., Коновалов Б.В.* Экспериментальное изучение зависимости скорости роста и фотосинтеза фитопланктона Черного моря от условий минерального питания // *Экосистемы пелагиали Черного моря.* — М.: Наука, 1980. — С. 140 – 156.

Морской гидрофизический институт НАН Украины,
Севастополь

Материал поступил
в редакцию 20.05.03

ABSTRACT Ecosystem of plankton community in the euphotic shelf zone is considered as a complex system having five hierarchical levels. The method of object-based modeling is used for constructing a computational image of the ecosystem. Vital functions of organisms of each species inside a certain conventional water volume that is a basic object of the model is described in details. As a result the whole system simulates interaction of species in the distinguished ecosystem. The system unites four groups of biological elements: bacterioplankton, phytoplankton, protozooplankton and zooplankton, and also organic and mineral phosphorus. Besides, it includes the equations of water temperature and dissolved oxygen. The proposed numerical model simulates the observed patch-like character of spatial-temporal distribution of aquatic life density and its activity. The performed simulation experiments show the agreement between the model-calculated integral quantitative parameters and those obtained in natural conditions.