



УДК 639.2.053:639.222.6(262.5)

В. С. Латунь, канд. физ.- мат. наук, ст. н. с.

Морской гидрофизический институт Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

УЧЁТ КОРМОВОГО ТАКСИСА ХАМСЫ В МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ СИСТЕМЫ ФИТОПЛАНКТОН – ЗООПЛАНКТОН – РЫБА

Предложено дифференциальное уравнение для скорости кормового таксиса хамсы. Это уравнение включено в математическую модель системы фитопланктон - кормовой зоопланктон - рыба. Для численного решения поставленной задачи использована неявная конечноразностная схема второго порядка точности. Устойчивость полученного решения позволила проводить вычислительные эксперименты в широком диапазоне значений управляющих параметров при начальных и граничных условиях различного вида. Расчёты показали большое влияние кормового таксиса хамсы на функционирование системы в экологических условиях северо-западной части Чёрного моря.

Ключевые слова: хамса, кормовой таксис, трёхуровневая трофическая система, математическая модель, Чёрное море

Исследования динамики рыбных популяций относятся к практически важным и теоретически сложным направлениям математической экологии моря. Большой объём натуральных и лабораторных наблюдений, накопленный морскими биологами, оказался недостаточным для решения многих задач математического моделирования экологических процессов. Поэтому от имитационных моделей следует ожидать не только прогностической направленности и выявления количественных зависимостей между экологическими характеристиками, но и обоснования необходимости проводить новые наблюдения. Такой подход позволит точнее настраивать математические модели на особенности конкретного экотона и сформулировать количественные критерии адекватности математического образа природному оригиналу.

Одной из актуальных проблем имитационного моделирования является учёт таксиса — активной двигательной реакции организмов на пространственно-временную изменчивость характеристик экотона. В системе фито-

планктон – кормовой зоопланктон – рыба таксис свойственен организмам всех трофических уровней. Для организмов каждого трофического уровня существует свой набор стимулирующих таксис факторов и свои пространственно-временные масштабы движения. Необходимость и формы учёта таксиса определяются целями математического моделирования и масштабами моделируемых процессов. Многие фитопланктёры могут регулировать скорость вертикальных движений изменением своей плавучести, жгутиковые реагируют на некоторые раздражители активным перемещением. Масштабы таксиса фитопланктона настолько малы, что им можно пренебречь при моделировании рассматриваемой системы. Массовые виды черноморского кормового зоопланктона осуществляют вертикальные суточные миграции с амплитудой, измеряемой десятками метров. В динамически анизотропной среде такой таксис влияет на горизонтальное перераспределение зоопланктона течениями и турбулентной диффузией и должен быть учтён в форме, соответствующей пространственно-временным

масштабам моделируемых процессов. Таксис пелагических рыб следует учитывать в явном виде, поскольку на любых масштабах он определяет перемещение рыбных скоплений по акватории. Максимальная скорость движения хамсы, к примеру, в несколько раз больше скорости Основного черноморского течения [1].

При переходе от точечных динамических моделей к пространственным задачам о динамике рыбных популяций возникает ряд принципиальных и вычислительных трудностей. Точечные трёх- и четырёхуровневые модели динамики биомассы планктона, рыбы и рыбного промысла уже представляют собой сложные математические конструкции [8, 10]. Переход к пространственным моделям требует дополнительного учёта таксиса и переноса морскими течениями и турбулентной диффузией биогенов, планктона и некоторых свойств воды. Биогены и планктон можно считать пассивными примесями и при определённых условиях рассматривать гидродинамический блок в качестве автономной части эколого-математической модели. Учёт таксиса, особенно таксиса рыб, является трудной проблемой, поскольку двигательная активность организмов непосредственно связана с пространственной структурой и временной изменчивостью нескольких характеристик экотона, в число которых входят и зависимые переменные модели. Кроме того, на таксис рыб влияют стайные эффекты. Осенний уход хамсы на зимовку и её возвращение весной в места нагула и нереста стимулированы изменениями термической структуры морских вод (температурный таксис). В тёплое время года косяки хамсы перемещаются в поисках оптимальных условий питания (кормовой таксис). Градиенты концентрации растворённого кислорода, природных и антропогенных веществ также могут стимулировать соответствующий таксис.

В данной работе рассмотрено влияние кормового таксиса хамсы на функционирование системы фитопланктон – кормовой зоо-

планктон – хамса с мая по сентябрь в условиях северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ). В качестве ареала сообщества выбрана акватория $45^{\circ} - 46^{\circ}$ с.ш., $30^{\circ} - 32.5^{\circ}$ в.д. с жидкими границами, расположенными за пределами прибрежных течений и фронтальных зон. Размеры акватории 100 x 200 км, глубина 35 м. Из мест зимовки теплолюбивая хамса движется на север вдоль берегов, приходит сюда в середине мая и уходит на зимовку в середине октября, то есть сезон нагула и нереста продолжается около 150 сут. На выделенной акватории распределение планктона в тёплый сезон отличается характерной горизонтальной неоднородностью: его концентрация резко уменьшается с запада на восток, но мало меняется в меридиональном направлении [4, 12, 16]. Такое среднесезонное распределение планктона обусловлено разномасштабными процессами переноса, потребления и регенерации биогенов. Внутрисезонная изменчивость компонентов системы вызвана, в основном, неоднократными поступлениями с запада прибрежных вод, обогащённых биогенами речного стока. Причиной прорыва эвтрофированных вод через фронтальную зону являются ветры западного октанта; соответствующее течение устанавливается на акватории за 10 – 15 ч действия ветра. Если ветер продолжается в течение нескольких суток, течение и турбулентная диффузия переносят биогены далеко на восток. Когда ветра нет, медленное фоновое течение (до 5 см/с) направлено на запад [7, 13].

Уравнение для скорости кормового таксиса хамсы. В математической биологии таксис учитывается двояким образом. В одном случае взвешенному градиенту стимула ставится в соответствие скорость активного относительного движения организма (быстрый таксис), в другом – ускорение (медленный таксис). Предполагается, что стайные эффекты приводят к выравниванию скоростей [6]. Предлагаемая модель имитирует пространственно-временную изменчивость скорости

таксиса хамсы (\vec{U}) и удельных энергетических эквивалентов биомассы (кал/м³) фитопланктона (P), кормового зоопланктона (Z), хамсы (F). В общем случае рассматриваются значения этих характеристик, осреднённые по объёму воды $5.0 \cdot 10^6$ м³ и по времени – за одни сутки. Таким образом, модельный таксис описывает не перемещение одного организма в неподвижной воде, а среднее движение большого числа особей в поле концентрации кормового зоопланктона, то есть рассматривается коллективный таксис хамсы.

Направление и скорость коллективного таксиса устанавливаются в процессе случайных блужданий и целенаправленного движения отдельных особей. Воздействие таких блужданий на коллективный таксис аналогично влиянию турбулентных пульсаций скорости на крупномасштабное течение жидкости и в уравнении для кормового таксиса хамсы может быть учтено как своеобразная диффузия. Стая хамсы не может мгновенно достичь скорости, соответствующей новому значению градиента концентрации кормового зоопланктона, значит, в модели следует учитывать медленный таксис. В уравнении для вектора скорости медленного таксиса необходимо также отразить следующие два обстоятельства. Во-первых, если в данном объёме воды корма для хамсы вполне достаточно, ей незачем спешить в соседний объём, даже если корма там несколько больше, то есть ускорение должно зависеть от локального соотношения удельных биомасс хамсы и кормового зоопланктона. Во-вторых, для скорости таксиса существует определённый физиологический предел и в уравнении надо предусмотреть соответствующий ограничитель. Этим требованиям отвечает наше следующее уравнение:

$$\frac{\partial \vec{U}}{\partial t} = \frac{sF}{Z+r} \vec{\nabla} Z + \nu \Delta \vec{U} \quad (1)$$

Имеется принципиальная возможность вычислять значения параметров s , r и ν по ре-
Морський екологічний журнал, № 4, Т. IV. 2005

зультатам специально организованных натуральных экспериментов. Поскольку подобные эксперименты ещё не проводились, вынужденным паллиативом была наша попытка оценить максимальные значения $|\vec{U}_{\max}|$ и s_{\max} по известным данным о скорости движения хамсы в различных условиях и о распределении биомасс кормового зоопланктона и хамсы в СЗЧМ. Логично предположить, что увеличение стимула к таксису сопровождается уменьшением меры неупорядоченных блужданий отдельных особей, то есть между s и ν существует обратная зависимость. Тогда, при прочих равных условиях, $s \rightarrow s_{\max}$, если $\nu \rightarrow 0$. В одиночном лабораторном плавании черноморская хамса развивает скорость до 1.80 м с⁻¹ [1]. Во время весенней миграции азовской хамсы средняя скорость её коллективного таксиса на дистанции $L = 340$ км составляла 0.66 м с⁻¹ [3]. Скорость хамсы прямо пропорциональна её размеру и обратно пропорциональна энергетическим затратам, то есть длине пути [2]. Черноморская хамса крупнее азовской, протяженность рассматриваемой акватории почти вдвое меньше L , максимальных значений скорости кормового таксиса достигает в центральной части акватории. Поэтому в качестве абсолютного верхнего предела для скорости таксиса черноморской хамсы на коротких дистанциях нами принята оценка $|\vec{U}_{\max}| \approx (1.0 \div 1.3) \text{ м с}^{-1}$.

Предположим, что горизонтальный градиент кормового зоопланктона скачком увеличился от 0 до большого (но реального) значения $\Delta Z/\Delta x = 1.00 \cdot 10^{-3}$ кал м⁻⁴ и косяк голодной хамсы за 15 мин развил максимальную скорость. Переходя в (1) к конечным расстояниям, при $F = 10$ кал м⁻³, $Z = 20$ кал м⁻³, $r = 2$ кал м⁻³ и $\nu = 0$, получаем искомую оценку $s_{\max} \approx (4.7 \div 6.1) \text{ кал}^{-1} \text{ м}^5 \text{ с}^{-2}$. Эти значения $|\vec{U}_{\max}|$ и s_{\max} использованы при настройке математической модели на адекватное воспроизведение экологических процессов.

Содержание модели. Предлагаемая математическая модель впервые учитывает влияние медленного кормового таксиса хамсы на функционирование трофической системы. Модель настроена на экологические условия, близкие к условиям тёплого сезона года в открытой мелководной акватории СЗЧМ.

В середине гидрологической весны косяки хамсы заходят на выделенную акваторию с востока (в основном) и запада [5, 16]. К этому времени запасы биогенов над пикноклином, накопленные при зимнем конвективном перемешивании вод, в значительной мере израсходованы на первое цветение фитопланктона [11]. В последующие месяцы запас биогенов неоднократно пополняется при поступлениях через западную границу акватории эвтрофированных, богатых планктоном прибрежных вод. С продвижением этих вод на восток биогены потребляются фитопланктоном, фитопланктон выедается зоопланктоном, а зоопланктон – хамсой.

Продуктивность фитопланктона зависит от содержания биогенов в морской воде. На пространственно-временную изменчивость концентрации биогенов одновременно влияют несколько разномасштабных процессов. Чтобы выделить влияние потоков эвтрофированных вод, функция удельной потенциальной продуктивности фитопланктона задана в виде суммы двух слагаемых: $q(x, t) = q_0(x) + q_1(x, t)$. Слагаемое $q_0(x)$ отражает влияние фонового среднесезонного распределения биогенов, которое формируется процессами их локальной регенерации, переноса, вертикального, горизонтального и кроссфронтального перемешивания. Через слагаемое $q_1(x, t)$ учтено влияние периодического поступления биогенов речного стока. По приведенным в монографии [4] экспериментальным данным нами получено характерное для тёплого сезона значение $q_c = 9.26 \cdot 10^{-6} \text{ c}^{-1}$.

Нестационарные ветровые течения и постоянное фоновое течение предполагаются

известными. Скорость развивающихся время от времени ветровых течений восточного направления убывает с удалением от западной границы, и у восточной границы акватории скорость суммарного течения временами близка к нулю. Связанный с динамикой дрейфовых течений горизонтальный турбулентный обмен имеет аналогичную пространственно-временную изменчивость.

Основные характеристики мелководного экотона сильно изменяются в зональном направлении и слабо – в меридиональном, поэтому есть основания начать работу с одномерного по пространству варианта модели, рассматривая зональную изменчивость соответственно осреднённых характеристик. Поскольку биомассы планктона и хамсы осредняются по большому объёму воды, можно не учитывать эффекты самолимитирования и упростить вид трофических функций [9]. Эти упрощения не являются принципиальными и при необходимости от них можно отказаться.

В соответствии с направленностью работы модель не учитывает особенности размножения, стадийного развития организмов и различия в длительности их репродукционных циклов. Поэтому сдвиги по времени между изменениями биомасс фитопланктона, кормового зоопланктона и хамсы могут не соответствовать реальной картине. Учёт различий в удельной скорости увеличения биомассы организмов разных трофических уровней осложняется ещё и тем, что физиологические процессы чувствительны к изменениям внешних условий.

Для выяснения закономерностей влияния кормового таксиса хамсы на функционирование системы фитопланктон – зоопланктон – хамса использованы условия частичной замкнутости ареала обитания сообщества. Втекающие воды приносят добавочное количество планктона, но нет выноса планктона из акватории. После прихода хамсы весной скорость таксиса на границах быстро стремится к нулю

и хамсы в поисках корма может перемещаться только в пределах акватории. Применимость модели ограничена временем начала осенней миграции хамсы, когда преобладающим становится влияние температурного таксиса.

$$\frac{\partial U}{\partial t} = \frac{sF}{Z+r} \frac{\partial Z}{\partial x} + v_1 \frac{\partial^2 U}{\partial x^2}, \quad (2)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = q(x,t)P - c_1 PZ - (u+u_0) \frac{\partial P}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} (v_2 \frac{\partial P}{\partial x}) - m_p P, \quad (3)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = \delta c_1 PZ - c_2 ZF - (u+u_0) \frac{\partial Z}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} (v_2 \frac{\partial Z}{\partial x}) - m_z Z, \quad (4)$$

$$\frac{\partial F}{\partial t} = \varepsilon c_2 ZF - (U+u+u_0) \frac{\partial F}{\partial x} + v_3 \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} - m_f F. \quad (5)$$

Ось $0x$ направлена на восток, её начало расположено на западной границе акватории.

Введены следующие новые обозначения:

m_p, m_z, m_f – коэффициенты элиминации организмов соответствующего трофического уровня; v_1, v_2, v_3 – диффузионные коэффициенты (v_1, v_3 – постоянные, не связанные с динамикой течений; $v_2(x,t)$ – известная функция); $u(x,t)$ – скорость ветрового течения; u_0 – скорость фонового течения; δ, ε – передаточные коэффициенты трофических функций.

Основными масштабирующими величинами являются характерные для теплого времени года значения P, Z, F в СЗЧМ [9] и принятые интервалы осреднения переменных по пространству и времени: $\bar{P} = 200 \text{ кал м}^{-3}$; $\bar{Z} = 40 \text{ кал м}^{-3}$; $\bar{F} = 5 \text{ кал м}^{-3}$; $X = 1.00 \cdot 10^3 \text{ м}$; $T = 8.64 \cdot 10^4 \text{ с}$. Производные масштабирующие величины имеют следующие значения:

$$(\bar{U}, \bar{u}, \bar{u}_0) = 1.16 \cdot 10^{-2} \text{ м с}^{-1};$$

$$\bar{s} = 2.68 \cdot 10^{-5} \text{ кал}^{-1} \text{ м}^5 \text{ с}^{-2};$$

$$\bar{r} = 2.50 \cdot 10^{-2} \text{ кал м}^{-3};$$

$$(\bar{v}_1, \bar{v}_2, \bar{v}_3) = 1.16 \cdot 10^1 \text{ м}^2 \text{ с}^{-1};$$

$$(\bar{q}, \bar{m}_p, \bar{m}_z, \bar{m}_f) = 1.16 \cdot 10^{-5} \text{ с}^{-1};$$

Постановка и метод решения задачи.

В развитие ранее выполненных исследований [9 – 11] предлагается следующая система уравнений (в безразмерном масштабированном виде):

$$\bar{c}_1 = 2.89 \cdot 10^{-7} \text{ кал}^{-1} \text{ м}^3 \text{ с}^{-1};$$

$$\bar{c}_2 = 2.31 \cdot 10^{-6} \text{ кал}^{-1} \text{ м}^3 \text{ с}^{-1};$$

$$\delta = 2.00 \cdot 10^{-1};$$

$$\varepsilon = 1.25 \cdot 10^{-1}.$$

Начальные и граничные условия (НГУ):

$$U(x,0) = U_{x0}(x), \quad P(x,0) = P_{x0}(x), \quad Z(x,0) = Z_{x0}(x), \\ F(x,0) = F_{x0}(x);$$

$$U(0,t) = U_{0t}(t), \quad U(l,t) = U_{lt}(t), \quad P(0,t) = P_{0t}(t), \\ Z(0,t) = Z_{0t}(t);$$

$$\frac{\partial P(l,t)}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial Z(l,t)}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial F(0,t)}{\partial x} = F_{0t}^x(t),$$

$$\frac{\partial F(l,t)}{\partial x} = F_{lt}^x(t). \quad (6)$$

Функции $U_{x0}(x), U_{0t}(t), U_{lt}(t), F_{x0}(x), F_{0t}^x(t)$ и $F_{lt}^x(t)$ соответствуют условиям прихода хамсы с зимовки, функции $P_{x0}(x)$ и $Z_{x0}(x)$ – среднесезонному распределению биомасс фитопланктона, функции $P_{0t}(t)$ и $Z_{0t}(t)$ связаны с периодическими поступлениями эвтрофированных вод.

Для численного решения задачи (2 - 6) использована неявная конечноразностная схема второго порядка точности по x и t .

Вычислительные эксперименты. Реализованный алгоритм численного решения позволяет свободно варьировать граничные условия, вид управляющих функций и значения соответствующих параметров. О значениях некоторых параметров нет экспериментальных данных. Понимание механизма функционирования системы и знание её основных характеристик позволили для преодоления этих трудностей использовать феноменологический подход. Эффективность такого подхода достаточно высока ещё и потому, что поведение системы часто определяется точностью не отдельных параметров, а их соотношений.

Учитывая природу задаваемых течений, связанных с ними турбулентного перемешивания и переноса биогенов и планктона, соответствующая пространственно-временная изменчивость внешних факторов представлена экспоненциальными (изменения по x) и тригонометрическими (изменения по t) функциями, например

$$u_1(x, t) = (a_1 + b_1 e^{-(c_3 x)^2}) \sin^2(\omega_1 t + \varphi_1) \quad (7),$$

$$q(x, t) = b_2 e^{-(c_4 x)^2} + b_3 e^{-(c_5 x)^2} \sin^2(\omega_1 t + \varphi_2) \quad (8).$$

Сдвигом по фазе в формулах (7, 8) можно регулировать запаздывание изменений продуктивности фитопланктона относительно изменений скорости ветрового течения. Это запаздывание обусловлено различием между временем развития течения при определённом ветре и временем поступления эвтрофированных вод в центральную часть акватории.

Коэффициент $v_2(x, t)$ связан со скоростью $u(x, t)$ соотношением $v_2(x, t) = a u^2(x, t) h^2 k^{-1}$ [17], где $a = 7.6 \cdot 10^{-3}$, h – глубина моря, $k = const$ – коэффициент вертикального турбулентного обмена (зависит от скорости ветра). При равномерном западном ветре 8 м с^{-1} скорость течения уменьшается от 0.30 м с^{-1} у западной границы акватории до 0.05 м с^{-1} у её восточной границы [13], соответственно коэффициент горизонтального турбулентного обмена уменьшается от $23.9 \text{ м}^2 \text{ с}^{-1}$ до $0.66 \text{ м}^2 \text{ с}^{-1}$.

Характер функций, использованных при задании НГУ, виден на рис. 1 – 4. Отметим только, что в начальный момент времени хамсы ещё нет в центре акватории, её количество растёт к западу и к востоку. На границах акватории значения $|U|$ вначале одинаковы, с течением времени они с разной скоростью асимптотически стремятся к нулю, чем задаётся различие в количестве хамсы, пришедшей на акваторию с запада и с востока. Такие НГУ дали возможность воспроизвести главные особенности динамики компонентов системы в период от окончания весеннего температурного таксиса и развития таксиса кормового до начала осеннего температурного таксиса.

На основании многолетних данных о повторяемости синоптических процессов над Чёрным морем [14] сделано предположение, что реальное поступление эвтрофированных вод на выделенную акваторию в среднем может соответствовать пяти периодическим модельным потокам при соответствующих значениях коэффициентов в формулах (7, 8). Если ветровой режим определённого года или эвтрофированность прибрежных вод у западной границы акватории отличаются от их средних значений, модель можно настроить на учёт этих условий.

Вычислительные эксперименты проводились в два этапа. На первом этапе при постепенном усложнении НГУ система была настроена на воспроизведение реалистичной картины внутрисезонного хода моделируемых объектов. Эксперименты начаты с имитации периодического поступления эвтрофированных вод на акваторию, где равномерно распределены по пространству среднесезонные значения биомасс фитопланктона, кормового зоопланктона и хамсы. В конце этого этапа вычислительных экспериментов усложнённые НГУ и управляющие функции соответствовали правдоподобному сценарию развития моделируемых процессов за время от прихода хамсы на выделенную акваторию весной до начала её

ухода из акватории осенью, то есть до начала температурного таксиса. В качестве реперных использованы известные данные о пространственно-временной изменчивости концентраций

фитопланктона и зоопланктона в тёплое время года [4, 12], а также сведения о том что хамса расходует минимум энергии при движении со скоростью $U_{\text{emin}} \approx (0.3 \div 0.5) \text{ м с}^{-1}$ [2].

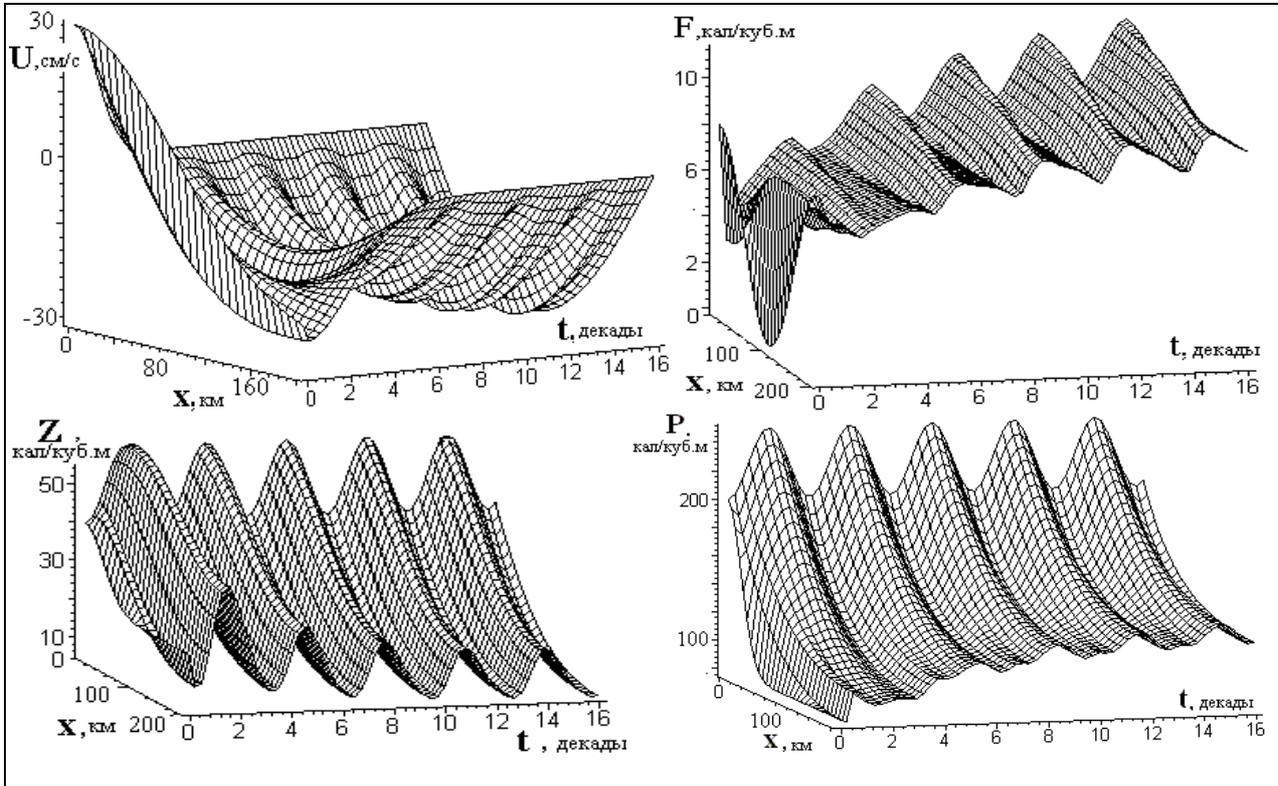


Рис. 1. Изменчивость компонентов системы в условиях первого эксперимента
 Fig. 1. Variability of components of system in conditions of the first experiment

Хотя основной задачей вычислительных экспериментов первого этапа было настроить модель на её функционирование в экологических условиях, близких к среднелиматическим, часть экспериментов воспроизводила поведение системы в маловероятных экстремальных условиях. Интересно, например, знать пространственно-временную изменчивость компонентов системы, когда летом вместо умеренных западных ветров работают ветры штормовые. В этих условиях скорость ветровых течений, объём поступающих эвтрофированных вод и первичная продукция резко возрастают. Хамса перемещается не столько на запад, навстречу пищевому ресурсу, сколько на восток, вслед уносимому течением макси-

муму кормового зоопланктона. В результате к концу тёплого сезона формируется непривычное пространственное распределение компонентов экосистемы. Биомасса хамсы, в частности, возрастает у восточной границы акватории. Для продолжения работы в этом интересном и важном направлении, нужны количественные данные об известных случаях реализации подобных сценариев в природе. Сведения о необычных погодных условиях, характеристиках материкового стока и пространственно-временной изменчивости величин P , Z и F в отдельные годы позволят тестировать модель для придания ей прогностической направленности.

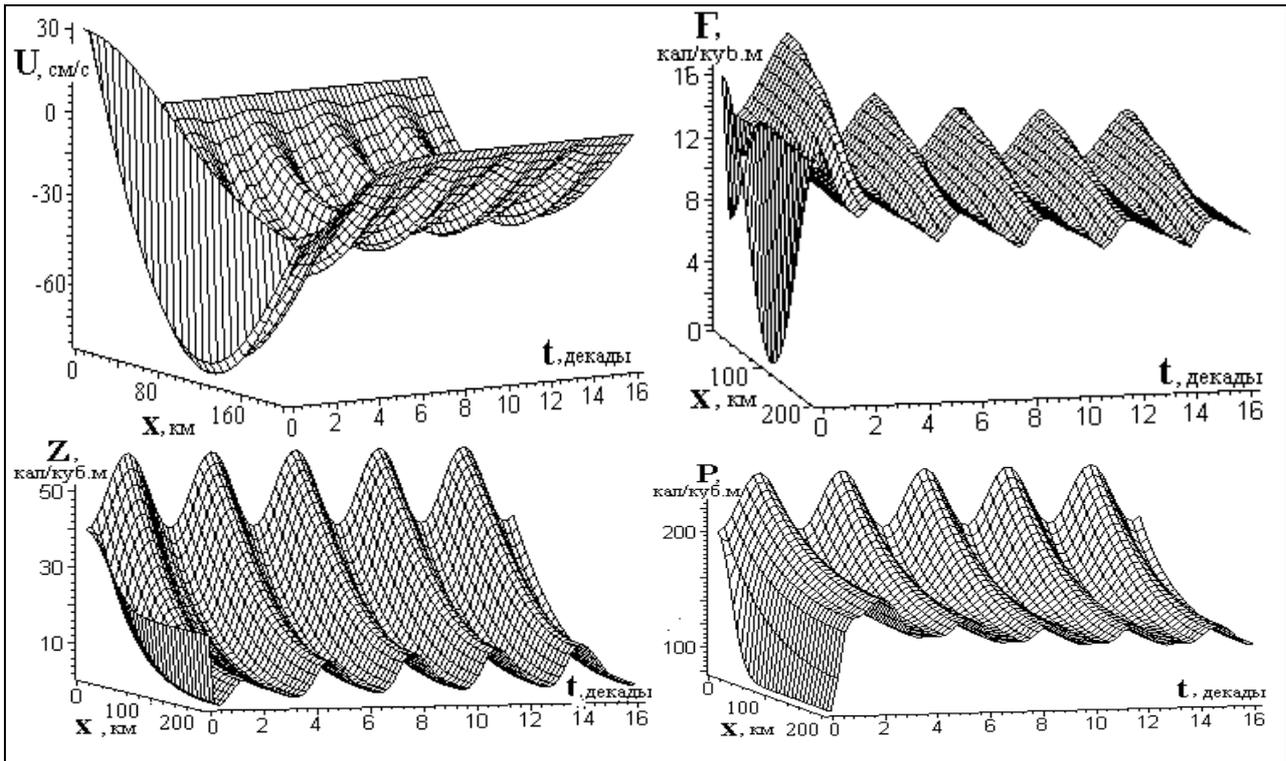


Рис. 2. Изменчивость компонентов системы в условиях второго эксперимента
 Fig. 2. Variability of components of system in conditions of the second experiment

Все вычислительные эксперименты второго этапа выполнены при характерных для СЗМ условиях первичного продуцирования биомассы. Цель этих экспериментов – выяснить влияние таксиса различной интенсивности на поведение системы. Варьировался коэффициент s в уравнении (2) и количество вернувшейся с зимовки хамсы. Скорость таксиса не превышала 1.3 м с^{-1} , на западной границе акватории скорость периодического ветрового течения составляла 0.3 м с^{-1} .

Результаты основных вычислительных экспериментов. В первом эксперименте второго этапа вычислений при $0 \leq |U| \leq |U_{emin}|$ динамика всех элементов системы соответствует существующим представлениям об их внутрисезонной изменчивости (рис.1). Для большей наглядности начальной стадии процесса несколько увеличена продолжительность весеннего хода хамсы через границы акватории, сдвиг фаз в формулах (7, 8) не учитывался. Биомасса вернувшейся с зимовки хамсы сравнительно не-

велика, соответственно мал стимул к таксису и хамса медленно движется в направлении градиента $\partial Z/\partial x$. С течением времени, с каждым новым поступлением эвтрофированных вод, биомасса хамсы увеличивается, растёт и скорость её движений к пищевому ресурсу, использование которого становится более полным. До конца сезона эта тенденция сохраняется. Биомасса хамсы и скорость таксиса увеличиваются, биомасса зоопланктона уменьшается, биомасса фитопланктона в восточной части акватории заметно возрастает. Такой сценарий подтверждается натурными наблюдениями [4, 12]. Известно, что до конца тёплого сезона интенсивно растёт молодь хамсы, рыбы старших возрастных групп перед зимовкой накапливают жировые запасы [15].

Для показа работы модели и возможных сценариев поведения системы кратко изложим результаты ещё трёх экспериментов. Во всех экспериментах сохранены одинаковые условия для потенциальной первичной продукции, из-

менения в поведении системы вызваны только увеличением скорости кормового таксиса хамсы (по разным причинам). Приведенные рисун-

ки содержат важные детали изменчивости компонентов системы.

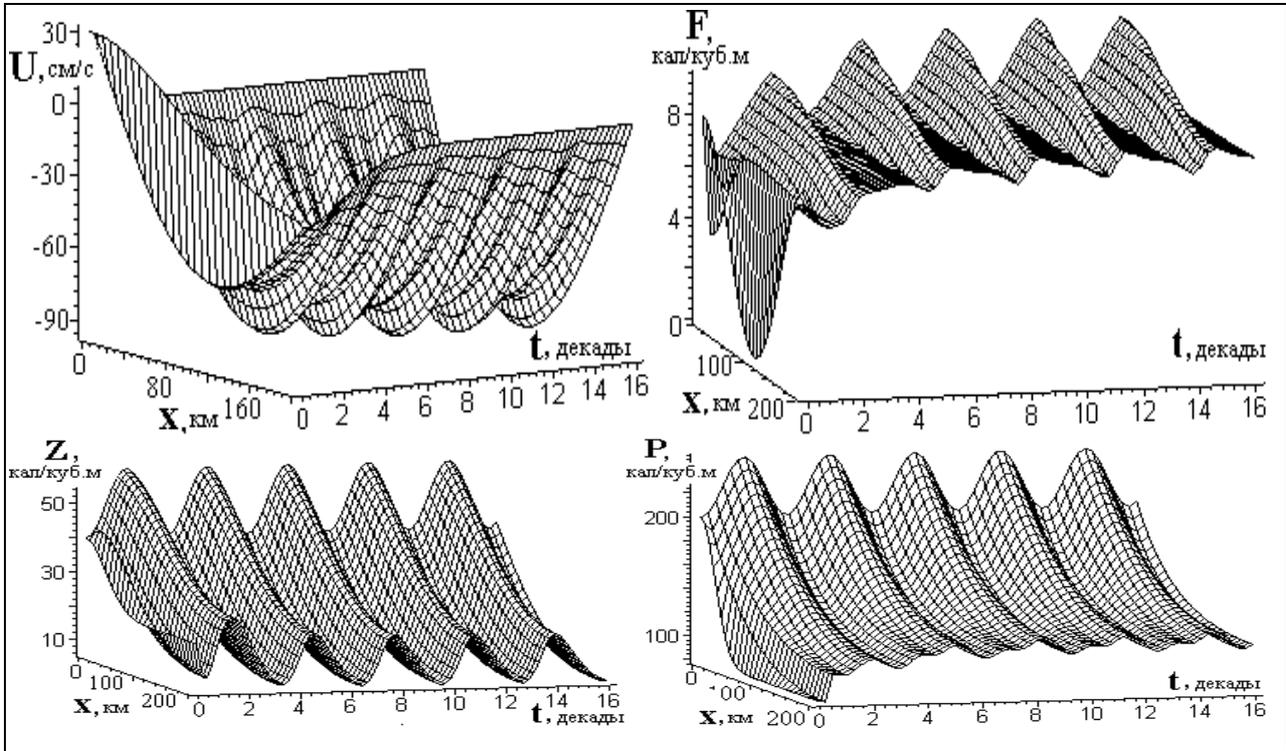


Рис. 3. Изменчивость компонентов системы в условиях третьего эксперимента
 Fig. 3. Variability of components of system in conditions of the third experiment

Второй эксперимент воспроизвёл ситуацию, когда с зимовки вернулось вдвое больше хамсы (рис. 2). Уже через неделю после развития первого ветрового течения скорость кормового таксиса хамсы в центре акватории достигла значения -0.84 м с^{-1} . Хамса шла на запад, навстречу пищевому ресурсу, и вскоре её биомасса резко увеличилась в западной части акватории. Несколько возросла и суммарная биомасса хамсы. При следующих поступлениях эвтрофированных вод пищевого ресурса оказалось недостаточно даже для поддержания биомассы хамсы на достигнутом уровне. Биомассы хамсы, фитопланктона и скорость таксиса начали уменьшаться, биомасса зоопланктона – увеличиваться. Имея тренды противоположного знака, соответствующие компоненты системы в

первом и втором экспериментах к концу сезона пришли с почти одинаковыми значениями.

В третьем эксперименте (рис. 3) усилено стимулирование кормового таксиса – значение коэффициента s в уравнении (2) увеличено в три раза при сохранении всех остальных условий первого эксперимента. В результате максимальная скорость таксиса быстро растёт в первые декады сезона и после третьего прихода эвтрофированных вод достигает значения 0.93 м с^{-1} . Биомасса хамсы увеличивается и после четвертого максимума концентрации зоопланктона устанавливается та её величина, к которой функция $F(x,t)$ асимптотически стремилась в предыдущих экспериментах.

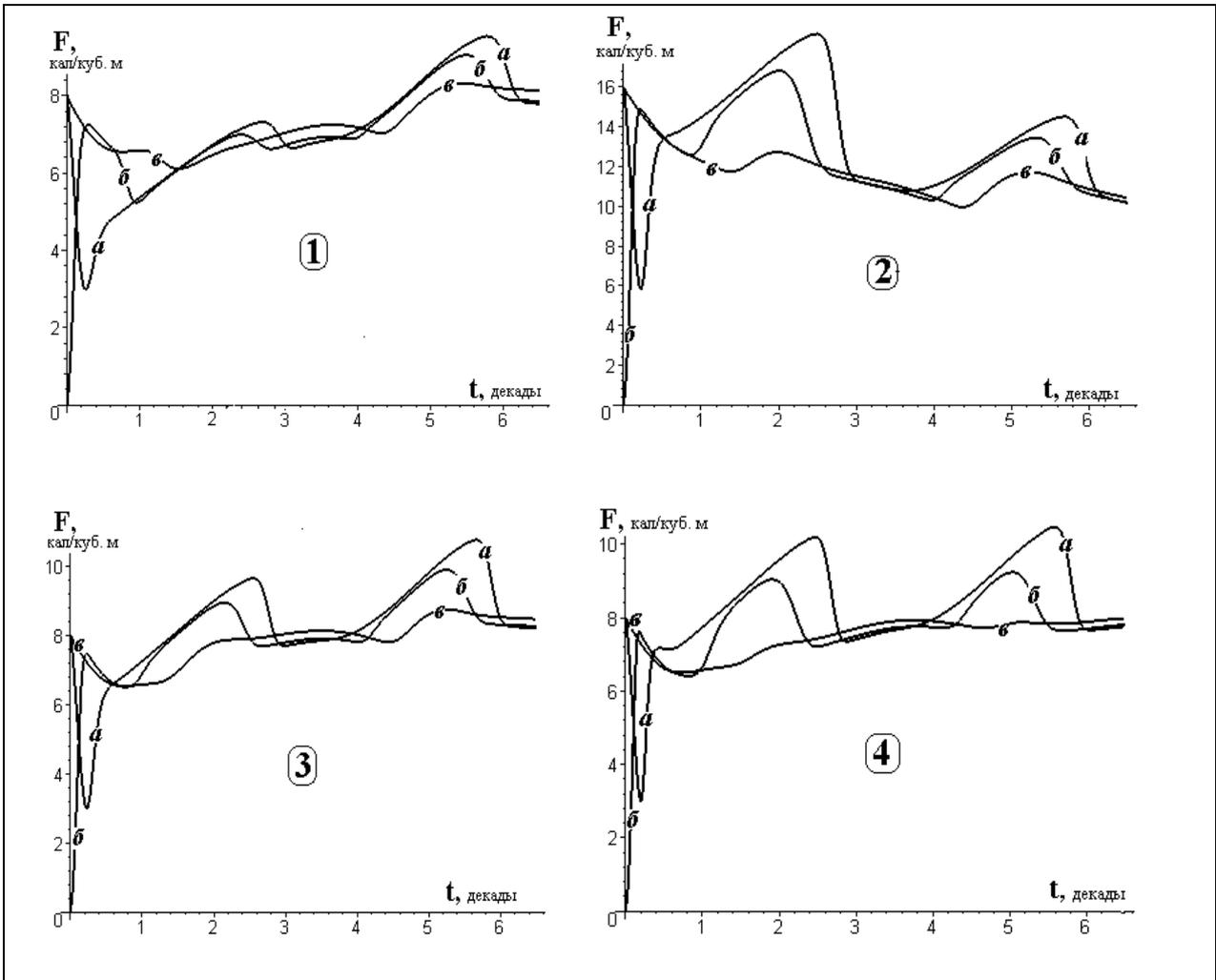


Рис. 4. Временной ход функции F в условиях четырёх экспериментов: a – на западной границе акватории, $б$ – в центре акватории, $в$ – на восточной границе акватории
 Fig. 4. The time course of function F in conditions of four experiments: a – on the western water boundary, $б$ – in the centre of water area, $в$ – on the eastern water boundary

Четвёртый эксперимент показал, что влияние скорости таксиса на пространственно-временную изменчивость биомассы хамсы и планктона резко усиливается, когда в центре акватории $|U_{max}| \approx 1.3 \text{ м с}^{-1}$. Система входит в режим квазистационарных колебаний уже при втором поступлении эвтрофированных вод. Очередные увеличения пищевого ресурса быстро потребляются хамсой в западной части акватории. В результате функция $F(x,t)$ приобретает

вид последовательности узких, понижающихся к востоку гребней.

Поскольку кормовой таксис хамсы влияет прежде всего на вид функции $F(x,t)$ и динамика всех компонентов системы особенно сложна в первую половину тёплого сезона, на рис. 4 для условий четырёх экспериментов представлен двухмесячный ход этой функции в трёх ключевых точках акватории. Для понимания динамики и взаимодействия компонентов

системы существенно, что скорость кормового таксиса – это скорость активного движения хамсы относительно изменяющегося со временем, переносимого течениями поля кормового зоопланктона. По акватории хамса перемещается со скоростью, равной сумме скоростей таксиса и течений. Кратковременное уменьшение значений F вблизи западной границы в самом начале тёплого сезона объясняется весенним ходом хамсы к центру акватории при попутном течении.

Анализ полученных результатов позволил сделать конкретные выводы о свойствах математической модели и влиянии кормового таксиса хамсы на систему фитопланктон – кормовой зоопланктон – хамса. Намечены направления дальнейших исследований.

Выводы. 1. Учёт кормового таксиса хамсы в математической модели системы фитопланктон-зоопланктон-рыба расширил имитационные возможности модели. 2. Предложенное автором дифференциальное уравнение для скорости кормового таксиса отражает главные особенности этого явления. 3. Математическая модель адекватно имитирует реальные экологические процессы. Устойчивость полученного

решения позволяет проводить вычислительные эксперименты в широком диапазоне параметров при начальных и граничных условиях различного вида. 4. Кормовой таксис приводит к более эффективному использованию хамсой пищевого ресурса мелководной акватории, подверженной воздействию речного стока. 5. Через скорость кормового таксиса количество вернувшейся с зимовки хамсы существенно влияет на последующую динамику системы. 6. В экологических условиях СЗЧМ кормовой таксис хамсы во многом определяет пространственно-временную изменчивость биомасс хамсы, зоопланктона и фитопланктона в тёплое время года.

На следующих этапах развития данной эколого-математической модели автор считает целесообразным рассмотреть годичный цикл функционирования системы фитопланктон – кормовой зоопланктон – хамса, для чего перейти к двумерной по пространству модели, учесть температурный таксис хамсы и сдвиги по времени между изменениями биомасс организмов смежных трофических уровней.

1. Алеев Ю. Г. Нектон. - Киев: Наукова думка, 1976. – 391 с.
2. Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен морских рыб. – Киев: Наук. думка, 1993. – 128 с.
3. Беренбейм Д. Я. Гидрометеорологические закономерности преднерестовых подходов и сроков начала нереста азовской хамсы // Вопр. ихтиологии. – 1977. – 17, вып. 1 (12). – С.140–147.
4. Биологическая продуктивность Чёрного моря / Грезе В. Н., Богуславский С. Г., Беляков Ю. М. и др. — Киев: Наукова думка, 1979. – 391 с.
5. Виноградов К. А., Розенгурт М. Ш., Толмазин Д. М. Атлас гидрологических характеристик северо-западной части Черного моря (в рыбопромысловых целях).- Киев: Наук. думка, 1966. – 96 с.
6. Говорухин В. Н., Моргулис А. Б., Тютюнов Ю. В. Медленный таксис в модели хищник – жертва. // Докл. РАН. — 2000. - 372, № 6. - С. 730 – 732.
7. Еремеев В. Н., Латун В. С., Совга Е. Е. Влияние антропогенных загрязнителей и путей их пере-

носа на экологическую обстановку в северо-западном районе Чёрного моря // Морск. гидр. журн. — 2001. — № 5. — С. 41 – 55.

8. Латун В. С. Учёт межгодовой изменчивости биомассы хамсы в математической модели системы планктон – рыба – рыбный промысел // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. - Севастополь, 2004.— Вып. 10. - С. 200 - 210.
9. Латун В. С. Устойчивость системы фитопланктон – зоопланктон - рыба // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. - Севастополь, 2004. — Вып. 10. - С. 211 – 218.
10. Латун В. С. Реакция системы фитопланктон – зоопланктон – рыба – рыбный промысел на кратковременные изменения вылова хамсы // Системы контроля окружающей среды. – Севастополь, 2004. — С. 179 – 183.
11. Латун В. С. Влияние атмосферных процессов на длиннопериодные колебания биомассы хам-

11. сы // Морск. гидрофиз. журн. — 2005. — № 1.— С. 55 – 62.
12. Планктон Чёрного моря / Ковалёв А.В., Финенко З.З., Островская В.Е. и др. - Киев: Наук. думка, 1993. – 280 с.
13. Толмазин Д. М., Шнайрман В. А., Ациховская Ж. М. Проблемы динамики северо-западной части Чёрного моря. — Киев: Наук. думка, 1969. – 130 с.
14. Чернякова А. П. Типовые поля ветра Чёрного моря // Сб. работ бассейновой гидрометеорологической обсерватории Чёрного и Азовского морей. Вып. 3. – Л.: Гидрометеоздат, 1965. - С. 78-121.
15. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1972. – 368 с.
16. Black Sea Geographic Information System. BSEP, 1997. – CD version 2.0
17. Bowden K. F. Horizontal mixing in the sea due to a shearing current // J. Fluid. Mech. – 1965. – 21, part 2.- P. 83 – 95.

Поступила 01 августа 2005 г.

Включення кормового таксису хамси до математичної моделі системи фітопланктон – кормовий зоопланктон – хамса. В. С. Латун. Запропоновано диференціальне рівняння для швидкості кормового таксису хамси. Це рівняння використане в математичній моделі системи фітопланктон – кормовий зоопланктон – хамса. Знайдено різницеве рішення сформульованої задачі, чисельні розрахунки виконано за конкретними екологічними умовами північно-західної частини Чорного моря. Проаналізовано вплив кормового таксису хамси на функціонування системи фітопланктон – кормовий зоопланктон – хамса у теплу пору року.

Ключові слова: хамса, кормовий таксис, тривірнева трофічна система, математична модель, Чорне море

Including the anchovy food taxis in the mathematical model of the phytoplankton – zooplankton – fish system. V. S. Latun. The differential equation for speed of the anchovy food taxis is derived. This equation is included in the mathematical model of the phytoplankton – zooplankton – anchovy system. The numerical solution of the set of four partial differential equations is obtained by using the second order accuracy (in space and time), centered, implicit finite difference scheme. The numerical solution is steady; it allows carrying out experiments with a wide range of initial and boundary conditions and values of managing parameters. Computing experiments have shown in detail the anchovy food taxis influence on functioning of the phytoplankton – zooplankton – anchovy system in the northwest part of the Black Sea.

Key words: anchovy, food taxis, three-level trophic system, mathematical model, Black Sea