



Е. Ф. Васечкина, канд. физ.-мат. наук, с. н. с., В. Д. Ярин, канд. физ.-мат. наук, с. н. с

## ЗАТРАТЫ НА ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН КАК ОДИН ИЗ ФАКТОРОВ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛАНКТОНА

Морской гидрофизический институт Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

Проверяется гипотеза о том, что одним из биологических факторов, определяющих степень агрегирования планктонных организмов на масштабах от десятков метров до нескольких километров, является их удельный основной обмен. Анализируются литературные данные наблюдений и результаты имитационных экспериментов с объектно-ориентированной моделью планктонного сообщества.

**Ключевые слова:** пространственная неоднородность планктона, масштаб пятнистости, объектно-ориентированное моделирование, функциональные характеристики планктона, индекс Ллойда

Многочисленные натурные наблюдения выявляют отчетливо выраженную пространственную неоднородность распределения планктона, называемую также «пятнистостью». Это явление наблюдается на всех пространственных масштабах, – от сантиметров до десятков километров. В последние десятилетия процессы структурообразования планктонных сообществ интенсивно исследовались, в результате чего достигнут существенный прогресс в понимании механизмов формирования наблюдаемых пространственно-временных структур. Тем не менее, многие механизмы пространственно-временной изменчивости планктонных сообществ остаются еще неизученными [3].

Очевидно, что характер и интенсивность биологических процессов в пелагиали во многом определяются гидротермодинамическими условиями. Пятнистость распределения планктона связывают с неоднородностью гидрофизических полей в океане [11], турбулентностью, внутренними волнами, фронтами [12,

24], сдвиговыми течениями [9]. Планктонные структуры в виде полос обуславливаются захватом микроорганизмов циркуляцией Лэнгмюра, крупные скопления зоопланктона образуются в местах интенсивного апвеллинга. Однако и в сравнительно однородных условиях среды может наблюдаться ярко выраженная неоднородность пространственного распределения планктона, что говорит о важности биологических процессов в его структурообразовании. В природных условиях направление движения планктонных пятен не всегда совпадает с движением водных потоков. Начиная с характерного пространственного масштаба пятен 100 м, поведение фитопланктона все больше отличается от поведения пассивной примеси, чье пространственное распределение определяется гидродинамикой среды [18]. Пространственное распределение зоопланктона на масштабах менее десятков километров существенным образом отличается от распределения факторов окружающей среды [3, 10, 20, 23]. Для объяснения пятнистости привле-

каются другие гипотезы, например, ее связывают с пищевыми взаимоотношениями типа «хищник – жертва» [13]. В ряде моделей учитывается совместное действие гидродинамических и биологических факторов, формирующих пространственное распределение планктона. Для этого используется широко распространенный подход к описанию функционирования сообщества типа «хищник – жертва» с помощью системы уравнений «реакция – адвекция – диффузия» [3, 17, 22].

Некоторыми учеными поддерживается гипотеза о том, что биологические процессы являются определяющими в структурировании сообщества на малых масштабах, в то время как физические процессы более существенны на больших масштабах, порядка десятков и сотен километров. Эта гипотеза находит косвенное подтверждение в [14], где сравнивается характерный масштаб пятен фитопланктона, образующихся в озерах летом и в зимний период, когда озера покрыты льдом. Отсутствие ветрового перемешивания приводит к сокращению масштаба пятнистости более чем в 20 раз. В [4], где исследовалась пространственная структура распределения планктона по измерениям акустического поля, также делается вывод о том, что с уменьшением масштабов до сотен – десятков метров когерентность физических и биологических полей уменьшается, и определяющими изменчивость факторами выступают биологические процессы. Здесь же приводится оценка критического масштаба пятна фитопланктона 100 м, т.е. «в зоне действия» биологических факторов. Критический масштаб пятен зоопланктона меньше, порядка 50 – 70 м. В [23] приводятся оценки характерных масштабов пятен криля – 13 м, фитопланктона – 1 – 3 км, в то время как гидрофизические поля имели масштаб изменчивости 5 – 20 км. Таким образом, в интервале масштабов от десятков метров до нескольких километров, по данным наблюдений, пространственное распределение гидробионтов зачастую

не коррелированно с гидрофизическими полями и, вероятно, определяется в основном биологическими факторами.

Полевые наблюдения показывают, что характер пространственной неоднородности планктонных организмов зависит от их видовой принадлежности [10], рыб – от размера особей и стадии развития [20]. В ряде работ изучается фрактальность распределения планктона и фрактальная размерность полей биомассы, которая оказывает существенное влияние на эффективность выедания планктона и нагула рыбных стай [21]. Результаты наблюдений показывают, что фрактальная размерность фитопланктона ниже, чем зоопланктона, т.е. поля биомассы фитопланктона более гладкие, а характерный размер пятен больше [15, 21, 22].

Модель, представленная в [25], показывает, что формирование пятен может обуславливаться весьма простым механизмом несбалансированности процессов рождения и смерти в пространстве – смерть может происходить в любой точке пространства, а рождение – только вблизи от уже существующего живого организма. С помощью достаточно простой объектно-ориентированной модели авторы иллюстрируют действие этого механизма.

В настоящей работе высказывается предположение о том, что одним из биологических факторов, определяющих степень агрегирования живых организмов на масштабах от десятков метров до нескольких километров, является их удельный основной обмен. Эта гипотеза проверяется с помощью объектно-ориентированной модели (ООМ) планктонного сообщества [1], состоящего из четырех групп планктонных организмов, – фито- и бактериопланктона, простейших и зоопланктона.

**Материал и методы.** Для пояснения результатов численных экспериментов приведем краткое описание используемой объектно-ориентированной модели экосистемы планктонного сообщества [1]. В современных исследова-

дованиях сложная система определяется как система большого числа пространственно распределенных компонентов, взаимодействия между которыми могут быть существенно нелинейными. В соответствии с этой концепцией, экосистема представляет собой распределенную сеть компонентов, поэтому представляется естественным построение ее модели в виде совокупности дискретных объектов. В качестве базового объекта модели обычно выбирается компонент системы, стоящий на одном из самых низких уровней иерархической структуры модели.

В нашей модели базовым объектом является совокупность организмов одного какого-либо вида, рассматриваемая вместе со своим ближайшим жизненным пространством. Геометрически объект занимает 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. Несколько объектов могут одновременно занимать одно и то же физическое пространство, пересекаясь друг с другом. Определенный таким образом объект является основной структурной единицей модели, для которой определены свойства и функции поведения – способность продуцировать новую биомассу, делиться, оценивать градиент поля пищевого ресурса и двигаться для улучшения условий питания, потреблять доступную пищу и самим служить пищей для следующего звена трофической цепи. Изменение состояний этих объектов и взаимодействие их друг с другом и определяет интегральное поведение модели. В модели представлены четыре группы биологических объектов – фитопланктон, бактерии, простейшие, зоопланктон. Неживые элементы системы – биогенные элементы, органическое вещество (взвешенное – ВОВ и растворенное –

РОВ), также как и гидрофизические характеристики среды описываются традиционным образом на сетке.

В структуре модели выделяются три уровня иерархии, имеющие собственные характеристики и функции:

- организмы разных видов, для которых задаются масса, объем, пищевые предпочтения и максимальный рацион, функции дыхания, роста, выделения, отмирания;
- совокупность организмов одного вида вместе со своим ближайшим жизненным пространством, характеризующаяся количеством организмов, плотностью живого вещества, координатами в пространстве;
- популяция организмов, характеризующаяся плотностью, распределением биомассы по пространству, средними значениями функциональных характеристик.

Эти уровни связаны прямыми и обратными связями, отражающими процессы круговорота веществ и энергии.

Для описания жизнедеятельности гидробионтов была выбрана трофическая модель, разработанная в Институте океанологии РАН [2]. В ее основе лежит механизм расчета рациона животного по потребности организма в энергии, затрачиваемой на поддержание жизни. Реальный рацион затем корректируется в соответствии с наличием доступных пищевых ресурсов. Таким образом, продукция биомассы определяется величиной основного обмена организмов, с одной стороны, и локальными пищевыми условиями, в которых находится организм, с другой. Динамика биомассы объекта  $i$ -й группы  $B_i$  определяется балансовым соотношением

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

где  $P_i$  – агрегированная продукция совокупности организмов внутри объекта,  $E_i$  – выедание хищниками,  $M_i$  – отмирание. Реальная продукция рассчитывается по соотношению

$$P_i = (C_i U_i^{-1} - R_i) N_i; \quad R_i = \alpha_i w^{\gamma_i} D_i^{-\beta_i}, \quad (2)$$

где  $U_i^{-1}$  – коэффициент усвояемости пищи,  $C_i$  – полный реальный рацион,  $R_i$  – основной обмен,  $N_i$  – число организмов в объекте,  $D_i$  – плотность биомассы в скоплении,  $\gamma_i$ ,  $\beta_i$  – параметры, зависящие от вида организмов. Зависимость затрат на обмен от плотности биомассы в скоплении введена в соответствии с эмпирическими данными, проанализированными в работах [5, 6]. Реальная продукция вычисляется по максимальной продукции, уменьшенной в соответствии с конкретными пищевыми условиями, в которые попадает особь. Максимальная продукция определяется из соотношения

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

соответственно максимальная величина полного рациона:

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

Полный реальный рацион рассчитывается по формуле:

$$C_i = C_i^{\max} \left[ 1 - \exp\left(-\xi \frac{B_{cf}}{C_i^{\max}}\right) \right], \quad B_{cf} = \sum_j J_{ij} B_j \quad (4)$$

Частные реальные рационы определяются как части полного реального рациона, пропорциональные доле данного корма в рационе организма  $J_{ij}$

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

Выедание биомассы организмов  $j$ -ой группы вычисляется по сумме частных рационов всех  $i$ -х потребителей  $j$ -го корма

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

Уменьшение биомассы объекта вследствие отмирания организмов учитывается с помощью удельной скорости отмирания  $\mu$

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

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

$$\frac{dB_p}{dt} = C_p (1 - k_1) B_p - k_2 B_p - \mu_p B_p - E_p, \quad (8)$$

где  $k_1$ ,  $k_2$  и  $\mu_p$  – удельные скорости дыхания, экскреции и отмирания фитопланктона,  $C_p$  – удельная скорость роста фитопланктона, определяемая как

$$C_p = C_p^{\max} f(T) f(I) f(D_R) D_p^{-\beta_p}, \quad (9)$$

где  $C_p^{\max}$  – максимальная скорость роста,  $T$  – температура воды,  $I$  – освещенность,  $D_R$  – концентрация минеральных ресурсов. В табл. 1 приведены трофические коэффициенты и основные параметры модели.

Опишем теперь вкратце численную реализацию модели, поскольку в рамках объектно-ориентированного подхода особенности численной реализации не менее важны, чем аналитические соотношения, задающие динамику биомассы элементов модели. В частности, определение доступных ресурсов и их потребление организмами в объекте, движение организмов, а также их размножение задавалось правилами, по которым функционировали объекты модели. Движение организмов в вертикальной плоскости (суточная миграция) не учитывалось, поскольку шаг модели был принят равным одним суткам. В горизонтальной плоскости движение было незначительным (за сутки объекты могли сместиться менее чем на половину своего радиуса), энергетические затраты организмов на движение не учитывались.

Табл. 1. Коэффициенты трофических функций и другие параметры модели  
Table 1. Coefficients of the trophic functions and some other model parameters

Параметры модели	Бактерии	Простейшие	Зоопланктон
$a$	0,04	0,50	0,60
$K_2^{\max}$	0,50	0,60	0,60
$U^{-1}$	1,00	0,80	0,70
$\mu$	0,10	0,05	0,03
$w_{\min}$ , МГ	$10^{-10}$	$10^{-3}$	$10^{-1}$
$w_{\max}$ , МГ	$10^{-9}$	$10^{-1}$	10,00
$\gamma$	0,80	0,80	0,80
$\beta$	0,65	0,85	0,75
Калорийность, кал/мг	1,00	0,80	0,70
Соотношение жидких и твердых экскретов	1,00	0,60	0,40
Остаточная плотность объекта, мг/м <sup>3</sup>	0,01	0,01	0,01
Максимальная плотность объекта, мг/м <sup>3</sup>	20,00	30,00	50,00
Минимальный радиус объекта, м	10,00	10,00	10,00
Максимальный радиус объекта, м	50,00	50,00	50,00
Допустимое суточное перемещение объекта, м	10,00÷14,00	10,00÷14,00	10,00÷14,00
Шаг сетки, м		50,00	
Шаг по времени, сут.		1,00	
Глубина водоема, м		60,00	
Начальная концентрация фосфатов, мкг-ат/л		30	
Начальная концентрация ВОВ, мкг-ат/л		7	
Начальная концентрация РОВ, мкг-ат/л		3	

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

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 концентрации органического вещества в соответствующих узлах сетки.

5. Рассчитывается новое значение плотности объекта. При этом учитывается умень-

шение числа организмов в объекте вследствие выедания (с предыдущего 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:

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

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

с. если плотность объекта больше максимально допустимой, радиус объекта увеличивается в  $\sqrt{2}$  раз – при этом площадь горизонтальной проекции объекта увеличивается

вдвое, и вычисляется новое значение плотности;

d. 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, а объект характеризуется только плотностью и размерами. Расчет доступных ресурсов также проще, т.к. определяются только концентрации биогенных элементов. Объекты фитопланктона не могут самостоятельно перемещаться в пространстве. Очевидно, что особенности получающихся в результате численных расчетов полей биомассы планктона различных групп будут определяться трофическими коэффициентами в системе уравнений (1 – 7), поскольку правила, задающие поведение объектов, одинаковы для всех групп.

Следуя методам, принятым в популяционной экологии, будем оценивать характер пространственного распределения планктона по индексу агрегированности Ллойда [16].

В результате имитационного эксперимента с моделью получается временная последовательность двумерных полей распределе-

ния биомассы каждой из перечисленных групп. Была выполнена серия расчетов для различных условий с последующим сравнительным анализом получаемых полей по индексу Ллойда. Индекс Ллойда в популяционной экологии применяется к выборкам численности особей, полученным на равных по площади участках территории. Поскольку в нашей модели базовым объектом является не отдельный организм, а группа одинаковых организмов (модельный объект можно интерпретировать как «гиперособь»), то соответственно индекс рассчитывался по числу объектов, расположенных в равных по площади квадратах расчетной области. Как известно, в случае случайного распределения объектов по пространству, случайная величина, равная количеству объектов, приходящихся на единицу площади, описывается распределением Пуассона [19]. Следовательно, отличие выборочного, реального распределения от теоретической модели будет говорить о неслучайности (агрегированности либо регулярности) пространственного распределения объектов. Ллойд ввел понятие «средней скученности» объектов, обозначив ее  $m^*$  в отличие от среднего числа объектов в ячейке  $m$ :

$$m^* = \frac{\sum_i N(N-1)p_i}{\sum_i N_i p_i} = \frac{\sum_i N^2 p_i - \sum_i N_i p_i}{\sum_i N_i p_i} = \frac{(\sigma^2 + m^2) - m}{m} = m + (CD - 1) \quad (10)$$

где  $p_i$  – процент ячеек, содержащих  $N_i$  объектов (выборочная оценка вероятности),  $CD$  – отношение дисперсии выборки к ее среднему, равное 1 для распределения Пуассона.

Индекс пятнистости  $k$  – это отношение показателя скученности к среднему числу объектов на выбранной площадке, т.е. удельная

средняя скученность  $k = m^*/m$ . В популяционной экологии различают следующие типы пространственного распределения особей [19]: случайное, агрегированное и регулярное (рис. 1).



Рис. 1. Зависимости  $m^*(m)$  для случайного, агрегированного и регулярного пространственного распределения особей. Пунктиром показана зависимость  $m^* = m$ .  
 Figure 1. Functions  $m^*(m)$  for random, aggregated and regular spatial distributions of individuals. The dotted line shows the dependence  $m^* = m$ .

Поскольку в правилах объектов была заложена возможность их перемещения в направлении положительного градиента основного пищевого ресурса, не удивительно, что со временем их распределение по пространству становится неслучайным. Однако в ходе многочисленных экспериментов с ООМ было замечено, что объекты разных групп образовывали отличающиеся по степени агрегированности скопления, хотя правила движения, заложенные в модель, были одинаковы для всех объектов вне зависимости от того, организмы какой группы содержит объект (в начальный момент распределение объектов задавалось случайным образом). Исследование причин формирования скоплений позволило высказать гипотезу о существовании зависимости степени агрегирования организмов от интенсивности их удельного метаболизма. Наличие множителя  $D^\beta$  в (2) (отрицательной обратной связи между иерархическими уровнями системы) позволяет снизить индивидуальные затраты организма на поддержание жизнедеятельности, что облегчает ему выживание в условиях недостаточного питания. Известно, что ассимилированная организмом энергия тратится на метаболизм и на рост:  $A = R + P$ . Снижение затрат на обмен позволяет увеличить долю продукции в общей ассимилированной энергии. В [5] приводятся данные о том, что снижение физиологических функций тем сильнее,

чем выше интенсивность метаболизма, присущая данному виду гидробионтов. И тем слабее, чем больше индивидуальная масса организма и выше его положение в трофической пирамиде. Чем меньше масса животного, тем меньше время оно может голодать и тем более критичными для него являются условия, при которых снижаются энергетические затраты. Несмотря на то, что в более плотных скоплениях конкуренция за пищу выше, фактор снижения энергетических затрат оказывается более значимым.

На рис. 2 показаны модельные зависимости индивидуального удельного обмена организмов, принадлежащих группам простейших и зоопланктона, от массы тела. Они построены в соответствии с имеющимися представлениями о метаболизме водных организмов, основанными на данных наблюдений [2]. Из рисунка видно, что удельный обмен простейших в среднем в два раза выше, чем зоопланктона. В дальнейшем мы будем сравнивать динамику пространственного распределения этих двух групп гидробионтов по поведению во времени функции  $f = m^*(m)$ .

**Результаты.** Целью численных экспериментов было проведение серии расчетов при разных условиях функционирования сообщества и проверка гипотезы о зависимости степени агрегированности образующихся скоплений от интенсивности метаболизма отдельных групп гидробионтов.

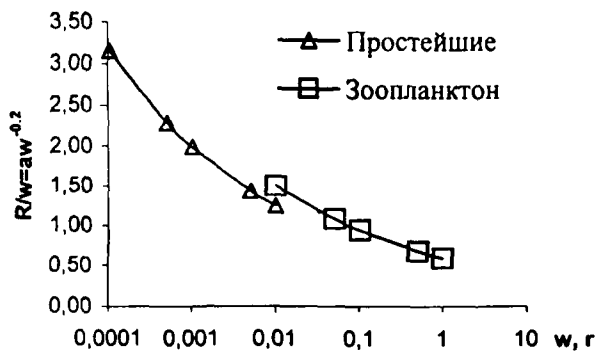


Рис. 2. Функция  $R/w$  на организменном уровне для животных в группах простейших и зоопланктона. Коэффициенты пропорциональности  $a$  оценены по натурным данным, полученным в Черном море [7]  
 Figure 2. Function  $R/w$  for animals in the groups of protozoa and zooplankton at organism level. Constants of proportionality are estimated from observation data got in the Black Sea [7]

Были выполнены следующие расчеты:

1. Стандартный вариант с наличием всех групп гидробионтов и разрешением движения объектов при неудовлетворительных пищевых условиях (динамика компонент системы для этого расчета представлена на рис. 3);
2. Расчет при запрещении движения объектов;
3. Расчет с разрешением движения объектов и отсутствием зависимости удельного обмена организмов от плотности биомассы ( $\beta_i = 0$ ).
4. Расчет развития сообщества в отсутствии хищника (зоопланктона).

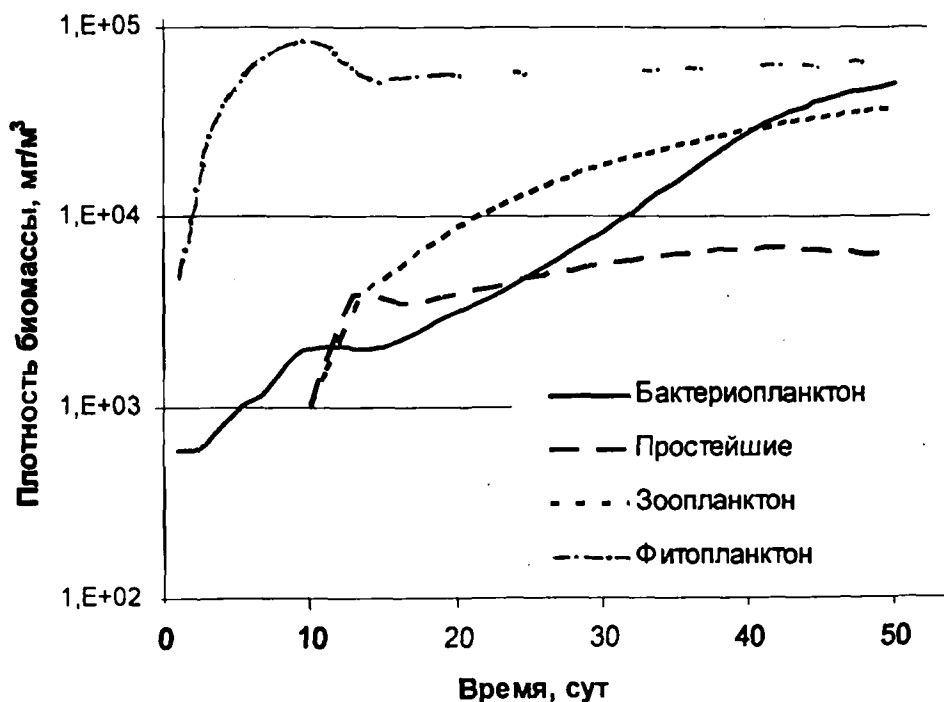


Рис. 3. Динамика плотности биомассы живых элементов модели (стандартный вариант)  
 Figure 3. Dynamics of biomass density of alive model components (standard variant)



Для всех четырех вариантов были построены распределения  $m^*(m)$ . Полученные графики представлены на рис. 4. Расчеты про-

водились до 50-х суток модельного времени. Линии соединяют точки, рассчитанные по данным, полученным через каждые 10 суток.

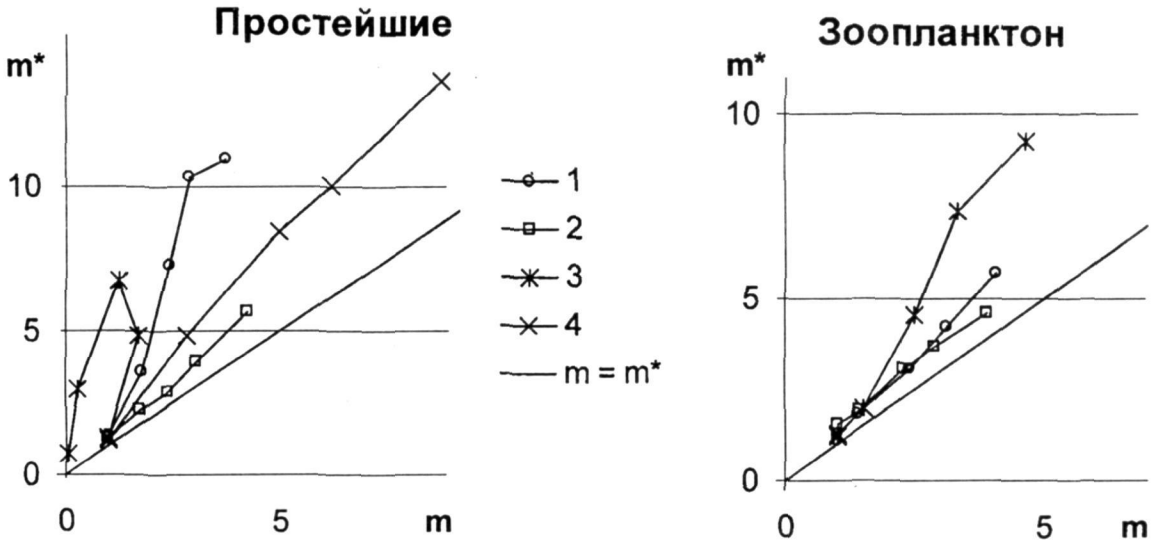


Рис. 4. Зависимости  $m(m^*)$ : 1 – для стандартного расчета; 2 – для варианта с отсутствием движения объектов; 3 – для варианта, при котором  $\beta = 0$  в формулах (3) и (4) (движение объектов разрешено); 4 – для варианта отсутствия зоопланктона (хищника).

Figure 4. Functions  $m(m^*)$ : 1 – for a standard calculation; 2 – for a variant with objects' motion absence; 3 – for a variant when  $\beta = 0$  in formulas (3) and (4) (motion of objects is allowed); 4 – for a variant of zooplankton (predator) absence.

В стандартном варианте расчета объекты бактериопланктона и фитопланктона при достаточном запасе питательных веществ сохраняют случайное распределение, заданное в начальный момент, простейшие же и зоопланктон имеют агрегированное распределение. Причем степень скученности простейших больше, чем зоопланктона (индекс Ллойда для распределения простейших достигает величины 3.6, для зоопланктона – 1.4).

В отсутствии возможности передвижения (расчет 2), распределение объектов всех типов не слишком отличается и близко к случайному (к концу модельного времени  $k = 1.3$  для распределения простейших и 1.2 для зоопланктона).

Наличие отрицательной обратной связи в иерархии модели от уровня скопления живо-

го вещества к уровню отдельного организма является важнейшим ключевым моментом, обеспечивающим стабильность системы в целом. Это наглядно иллюстрирует расчет 3 ( $\beta = 0$ ), в котором объекты, содержащие простейших, полностью элиминируются к 50-м суткам модельного времени. Перед тем, как исчезнуть, простейшие скапливаются в несколько плотных образований, индекс Ллойда достигает к 50-м суткам рекордной величины 22.2. Организмы, принадлежащие группе зоопланктона, более устойчивы к изменениям внешней среды, поскольку имеют больший вес (более длительное время могут голодать) и более низкий удельный основной обмен (рис. 2). Зоопланктон в этом эксперименте увеличивает степень агрегирования по сравнению со стандартным расчетом ( $k = 2.2$ ), стремясь улучшить

свои пищевые условия, которые вследствие отсутствия простейших ухудшаются по сравнению со стандартным вариантом.

В эксперименте 4 (отсутствие хищника) четко выраженная пятнистость распределения потенциальной жертвы также присутствует. Индекс Ллойда для простейших достигает величины 1.7, в то время как в стандартном расчете – 3.6, т.е. в стандартном расчете простейшие образовывали более плотные скопления. Меньшее значение индекса можно объяснить лучшими по сравнению со стандартным расчетом условиями существования организмов вследствие отсутствия хищника, в том числе и тем, что отсутствует конкуренция с зоопланктоном за растительные пищевые ресурсы (зоопланктон в нашем эксперименте питается как животной, так и растительной пищей). Таким образом, можно указать два фактора, приводящих к увеличению агрегированности пространственного распределения планктона: стремление улучшить свои пищевые условия и снизить затраты на метаболизм, т.е. максимизировать продукцию  $P = A - R$ , а значит увеличить вероятность выживания. Устойчивость организмов к неблагоприятным условиям существования зависит от их удельного метаболизма, и этим же могут объясняться, на наш взгляд, различия в степени агрегированности пятен различных групп планктонных организмов на малых масштабах.

**Обсуждение.** Обратимся к опубликованным данным натуральных измерений пространственного распределения гидробионтов на рассматриваемых масштабах. Этих данных в настоящее время совсем немного, т.к. новые методики, позволяющие оценивать пространственное распределение разных видов планктона, только развиваются. А. И. Азовский в ходе исследования донных сообществ в приливо-отливной зоне [8] обнаружил четкую зависимость между масштабом пятнистости отдельных групп гидробионтов и размерами этих организмов. Он доказывает, что размер тела

(его масса) является одним из основных масштабирующих факторов в экологических процессах (а масса тела определяет удельные затраты на метаболизм).

В [10] приводятся данные о численности планктона, полученные путем автоматической идентификации организмов по изображениям, снятым вдоль траектории движения судна на нескольких горизонтах в пределах верхнего фотического слоя. По этим данным построены коррелограммы (графики одномерной пространственной автокорреляционной функции по направлению движения судна) для нескольких таксонов планктонных организмов. Обращает на себя внимание резкое падение корреляции на расстоянии порядка 2-4 км, которое не наблюдалось ни по физическим характеристикам среды, ни по флуоресценции или акустическому полю. Данные, полученные на нескольких горизонтах, говорят о том, что характер гетерогенности пространственного распределения планктона зависит от размеров тел организмов.

Другим подтверждением служат данные о пространственном распределении личинок и мальков минтая (*Theragra chalcogramma*), приведенные в [20]. Пятнистость оценивалась также по индексу Ллойда, рассчитанному для численности особей в равных квадратах сетки. В работе приведены эмпирические данные, показывающие, что агрегированность пространственного распределения снижается по мере роста личинок, а затем увеличивается уже у взрослых рыб (образование стай). Поскольку удельный основной обмен уменьшается по мере роста особей, это может служить объяснением снижения агрегированности скоплений при переходе личинок к следующим стадиям развития.

Таким образом, выполненные численные эксперименты в сопоставлении с литературными данными наблюдений позволяют сделать вывод об адекватности нашего предположения о влиянии удельного основного

обмена планктонных организмов на степень их агрегирования на масштабах от десятков метров до нескольких километров. Естественно, что настоящая работа не претендует на полное описание причин образования мелкомасштабной пятнистости, поскольку исследования носят исключительно модельный характер, а модель достаточно груба. Однако именно модельные исследования позволяют исключить множественность факторов, совместное дей-

ствие которых формирует данные полевых исследований (плюс погрешности измерений), и изучать действие каждого из них по отдельности. Результаты имитационных экспериментов даже с такой относительно грубой моделью, наглядно показывающие процесс формирования плотных скоплений гидробионтов, представляются, с нашей точки зрения, заслуживающими внимания.

1. Васечкина Е. Ф., Ярин В. Д. Объектно-ориентированная модель функционирования планктонного сообщества шельфа // Морской гидрофизический журнал. – 2004. – № 6. – С. 43 – 61.
2. Горбунов А. Е. Прогностическая модель пелагического сообщества Черного моря // В кн.: Модели океанских процессов. – М.: Наука, 1989. – С. 271 – 281.
3. Медвинский А. Б., Петровский С. В., Тихонова И. А. и др. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // УФН. – 2002. – 172, № 1. – С. 31 – 66.
4. Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Соколов Б. Г. Мелкомасштабная пространственная структура акустического поля верхнего продуктивного слоя Атлантического океана // Гидробиол. журнал. – 1995. – 31, № 1. – С. 79 – 86.
5. Хайлов К. М., Попов А. Е. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. – 1983, № 15. – С. 3 – 15.
6. Хайлов К. М., Празукин А. В., Минкина Н. И., Павлова Е. В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи соврем. биологии. – 1999. – 199, № 1. – С. 3 – 14.
7. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Лебедева Л. П., Умнов А. А. Энергетика и структурно-функциональная характеристика планктонных сообществ Черного моря // В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. – М.: Наука, 1980. – С. 223 – 243.
8. Azovsky A. I. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? // Web Ecol. – 2000. – 1. – P. 28 – 34.
9. Abraham E. R. The generation of plankton patchiness by turbulent stirring // Nature. – 1998. – 391. – P. 577 – 580.
10. Davis C. S., Gallager S. M. Data Report for Video Plankton Recorder Cruise R/V Peter W Anderson – March 12-14, 1998. – Boston: Massachusetts Water Resources Authority, 1998, Report 1998-22. – 118 p.
11. Denman, K. L. Covariability of chlorophyll and temperature in the sea // Deep-Sea Res. – 1976. – 23. – P. 539 – 550.
12. Franks P. J. S. Spatial patterns in dense algal blooms // Limnol. Oceanogr. – 1997. – 42, № 5, part 2. – P. 1297 – 1305.
13. James A., Pitchford J. W., Brindley J. The relationship between plankton blooms, the hatching of fish larvae, and recruitment // Ecological Modelling. – 2003. – 160. – P. 77 – 90.
14. James E. C., Andrea E. A., Brian E. C., Heller T. Seasonal changes in the spatial distribution of phytoplankton in small, temperate-zone lakes // J. Plank. Res. – 1992. – 14, № 7. – P. 1017 – 1024.
15. Levin S. A. The problem of pattern and scale in ecology // Ecology. – 1992. – 73. – P. 1943 – 1967.
16. Lloyd M. Mean crowding // J. Anim. Ecol. – 1967. – № 36. – P. 1 – 30.
17. Malchow H., Hilker F. M., Petrovskii S. V. Noise and productivity dependence of spatiotemporal pattern formation in a prey-predator system // Discr. and cont. dyn. syst. – 2004. – 4, № 3. – P. 705 – 711.
18. Powell T. M., Richerson P. J., Dillon T. M. et al. Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe // Science. – 1975. – 189. – P. 1088 – 1089.
19. Sharov A. Quantitative Population Ecology. – Blacksburg USA: Virginia Tech, Dept. Entomology, 1997.

20. *Stabeno P. J., Schumacher J. D., Bailey K. M., Brodeur R. D., Cokelet E. D.* Observed patches of walleye pollock eggs and larvae in Shelikof Strait, Alaska: Their characteristics, formation and persistence // *Fisheries Oceanogr.* – 1996, № 5. – P. 81 – 91.
21. *Tsuda A.* Fractal distribution of an oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the Subarctic Pacific // *J. Oceanogr.* – 1995. – 51. – P. 261 – 266.
22. *Vilara J. M. G., Sol R. V., Rub J. M.* On the origin of plankton patchiness // *Physica A* 317. – 2003. – P. 239 – 246.
23. *Weber L. H., El-Sayed S. Z., Hampton I.* The variance spectra of phytoplankton, krill and water temperature in the Atlantic Ocean south of Africa // *Deep-Sea Res.* – 1986. – 33, № 10. – P. 1327 – 1343.
24. *Yoder J. A., Ackleson S. G., Darder R. T. et al.* A line in the sea // *Nature.* – 1994. – 371, № 6499. – P. 689 – 692.
25. *Young W. R., Roberts A. J., Stuhne G.* Reproductive pair correlations and the clustering of organisms // *Nature.* – 2001. – 412, 19 July. P. 328 – 331.

Поступила 17 января 2005 г.

**Витрати на енергетичний обмін як один з чинників формування просторової неоднорідності розподілу планктону. О. Ф. Васечкіна, В. Д. Ярін.** Перевіряється гіпотеза про те, що одним з біологічних чинників, визначаючих ступінь агрегації планктонних організмів на масштабах від десятків метрів до кількох кілометрів, є їх питомий основний обмін. Аналізуються літературні дані спостережень та результати імітаційних експериментів з об'єктно-орієнтованою моделлю планктонного угруповання.

**Ключові слова:** просторова неоднорідність планктону, мірило плямистості, об'єктно-орієнтоване моделювання, функціональні характеристики планктону, індекс Ллойда

**Metabolic cost as one of the factors forming spatial heterogeneity of plankton. Y. F. Vasechkina, V. D. Yarin.** The hypothesis that one of the biological factors determining a degree of aggregation of alive organisms on scales from tens meters up to several kilometers is their specific basic exchange is checked. With this purpose results of imitating experiments with the object-oriented model of plankton community and the literary data of observations are analyzed.

**Key words:** space heterogeneity of plankton, range of patchiness, individual-based modeling, functional characteristics of plankton, Lloyd index