

Математическое моделирование морских систем

УДК 519.876.5:574.583

Е.Ф. Васечкина, В.Д. Ярин

Объектно-ориентированное моделирование экосистемы прибрежной зоны моря

Рассматривается технология моделирования морских экосистем, сочетающая объектно-ориентированное моделирование с традиционными методами. Предлагаемая технология находится на стыке нескольких научных направлений, лежащих в разных областях знаний. Для ее иллюстрации приводится описание химико-биологической объектно-ориентированной модели планктонного сообщества мелководья северо-западного шельфа Черного моря и некоторых результатов, полученных с ее помощью. Модель включает в себя описание жизненного цикла копепода – одной из наиболее широко распространенных и многочисленных групп зоопланктона. Проведен сравнительный анализ численных экспериментов, выполненных при различных условиях внешней среды.

Объектно-ориентированное моделирование (ООМ) – относительно новое, но весьма перспективное направление изучения сложных биологических систем. Технологии ООМ первоначально развивались в области моделирования искусственной жизни и искусственного интеллекта. Первые опыты применения объектно-ориентированного подхода к построению имитационных моделей биологических систем появились в конце 80-х годов прошлого века [1 – 4]. Результатом этих исследований стала констатация факта, что сложное поведение биологической системы, состоящей из множества компонентов, может являться следствием простых взаимодействий между ее отдельными компонентами и, соответственно, моделироваться и изучаться путем формулирования простых правил, применяемых к множеству относительно простых объектов. Первые работы в этом направлении были посвящены моделированию динамики популяции различных видов насекомых и бактерий [4 – 6], затем те же методы были применены к построению моделей социальных и экономических процессов [7 – 9].

В применении к живым системам в ООМ можно выделить три основных направления. Это моделирование на основе клеточных автоматов, индивидуум-ориентированное и агент-ориентированное моделирование [10]. Общим для всех трех подходов является то, что динамика системы моделируется снизу вверх, от микро- к макромасштабам, от самых малых и простых компонентов к сложному поведению на уровне популяции или сообщества. Объектно-ориентированные модели имеют дело с множеством объектов, формализованные правила поведения которых во времени определяются свойствами и методами, зависящими от специфики конкретного объекта. В процессе компьютерных расчетов обрисовывается динамика всей системы. При анали-

© Е.Ф. Васечкина, В.Д. Ярин, 2009

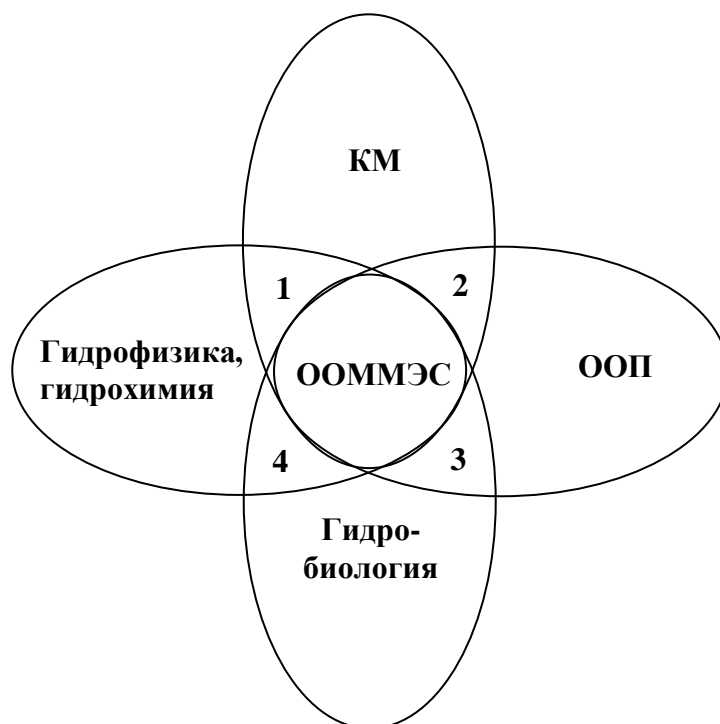
же результатов и проверке степени адекватности модели реальным процессам рассчитываются некоторые интегральные характеристики, принятые для рассмотрения в данной сфере исследований. Различия между перечисленными направлениями ООМ определяются различием типов объектов, которые используются в моделях. В индивидуум-ориентированных моделях (ИОМ) модельным объектом является отдельная особь. Жизнедеятельность объектов протекает в среде, с которой они находятся в постоянном взаимодействии, черпая ресурсы, изменяя ее характеристики и адаптируя свои свойства к изменяющимся условиям. Популяционная динамика в этих моделях рассматривается как следствие множества локальных взаимодействий между особями. ИОМ могут включать в себя объекты, имитирующие разные виды животных, что позволяет изучать взаимодействие в сообществах (конкуренция за ресурсы, хищничество, миграция и т.п.).

Клеточные автоматы представляют собой объекты, организованные в прямоугольную структуру – решетку и, соответственно, имеющие жестко определенное пространственное положение. Обычно объекты в этих моделях интерпретируются как малые пространственные элементы экосистемы.

В агент-ориентированных моделях (АОМ) [11, 12] агент представляет собой «автономную активную подсистему, способную принимать решения исходя из своих внутренних представлений о среде» [13]. Можно сказать, что в применении к живым системам АОМ является следующим шагом на пути усложнения после ИОМ. В правилах поведения, формулируемых для агента в АОМ, предусматриваются возможности непосредственного общения агентов друг с другом. Эти правила (методы) описывают поведенческие реакции агентов на информацию, получаемую из внешнего мира (от других агентов и путем анализа среды обитания). Агенты могут обмениваться сообщениями и координировать свою деятельность, а также обучаться (обучение часто осуществляется с помощью генетических алгоритмов или нейронных сетей). Объекты в ИОМ более просты, хотя также могут адаптироваться к окружающей среде, но обладают меньшими возможностями взаимодействия друг с другом, чем в АОМ.

В настоящей работе рассматривается объектно-ориентированная технология моделирования морских экосистем (ООММЭС), сочетающая ООМ с традиционными методами моделирования. Для иллюстрации этой технологии приводятся описание модели планктонного сообщества прибрежной зоны и некоторые результаты, полученные с ее помощью. Предлагаемая технология находится на стыке нескольких научных направлений, лежащих в разных областях знаний, как схематично показано на рис. 1.

Компьютерное моделирование (КМ) – эффективный метод исследования сложных динамических систем вообще и морских экосистем в частности. Этот метод позволяет проводить вычислительные эксперименты, реальная постановка которых затруднена. В области пересечения КМ с науками о водной среде находится сфера численного моделирования динамики моря, интенсивно развивавшаяся в течение последней трети XX века. В рассматриваемой здесь технологии ООММЭС эти методы используются для моделирования среды обитания живых объектов экосистемы.



Р и с. 1. Позиционирование объектно-ориентированного моделирования морских экосистем (ООММЭС) как междисциплинарного направления исследований: КМ – компьютерное моделирование, ООП – объектно-ориентированный подход, 1 – традиционное численное моделирование гидрофизических и гидрохимических процессов и полей, 2 – ООМ, 3 – ИОМ, 4 – экология моря

Объектно-ориентированный подход (ООП) появился в 80-х годах прошлого века в области разработки языков программирования. Методология ООП пришла на смену процедурному программированию, когда стало ясно, что традиционные методы не могут обеспечить требуемого уровня сложности и надежности программного продукта. С внедрением ООП начался концептуально новый этап в развитии программных средств, который охарактеризовался открытием больших возможностей перспективного развития технологий программирования. Широко применяемые в настоящее время современные технологии на основе компонентного подхода имеют своим родоначальником ООП.

При ООП компьютерная программа представляет собой описание классов объектов, их свойств, отношений между ними, способов их взаимодействия и операций над объектами (методов). Несомненным преимуществом данного подхода является концептуальная близость модели к предметной области. Механизм наследования свойств и методов позволяет строить производные понятия на основе базовых и таким образом создавать модель сколь угодно сложной предметной области с заданными свойствами. Объектно-ориентированные компьютерные модели создаются с использованием языка

программирования, поддерживающего ООП. Важным свойством такого языка является поддержка механизма обработки событий, которые моделируют взаимодействие модельных объектов.

В области пересечения ООП и гидробиологии находится предметная область имитационного индивидуум-ориентированного моделирования биологических систем в той его части, которая касается формализации модельного представления основных процессов, обеспечивающих жизнедеятельность живых организмов. ИОМ интенсивно развивается в течение последних 15 – 20 лет, о чем свидетельствует большое количество публикаций. В качестве близких нам примеров применения ИОМ для исследования планктонных сообществ можно привести работы [14 – 16]. На стыке гидробиологии, гидрофизики и гидрохимии развивается наука, изучающая условия существования водных организмов во взаимоотношении их между собой и с окружающей средой, – экология моря. Теоретические знания, полученные в рамках экологических исследований, лежат в основании модельных представлений ООММЭС. Таким образом, технология ООММЭС объединяет и органически сочетает в себе экологию моря, численное моделирование гидрофизических и гидрохимических процессов и полей и объектно-ориентированное моделирование живых компонентов экосистемы.

В данной работе рассматривается химико-биологическая объектно-ориентированная модель экосистемы мелководья северо-западного шельфа Черного моря, разработанная в рамках ООММЭС для имитации развития гипоксии на мелководье в период весенне-летнего прогрева. Эта модель подробно рассмотрена в работах [17 – 19], поэтому здесь будет приведено лишь ее краткое описание. Важным новшеством является включение в модель описания жизненного цикла одного из представителей зоопланктона, что позволяет анализировать динамику возрастной структуры популяции гидробионта.

Описание модели

Модель состоит из трех блоков, которые условно можно обозначить как «гидрология», «гидрохимия» и «биология». Гидрологический блок представлен двухслойной интегральной моделью [20], в которой верхний слой, ограниченный слоем скачка, переменным во времени и пространстве, отождествляется со слоем ветрового перемешивания. Верхний слой получает поток импульса и тепла из атмосферы, через его верхнюю границу происходит газообмен. Турбулентное перемешивание ограничивается верхним слоем, толщина которого определяется потоками импульса и тепла на границе с атмосферой. При смене ветра стационарное состояние слоя устанавливается в течение одного шага по времени (квазистационарный ветровой режим). Существование на мелководье двух слоев, разграниченных термоклинном, характерно для периода летнего прогрева при слабой ветровой активности. В это время адвективный перенос сильно ослаблен, что дает основание упростить модель, ограничиваясь описанием турбулентного обмена. Дополнительным основанием является также то, что размеры расчетной области (10×10 км) меньше пространственного масштаба основных энергонесущих вихрей в прибрежной

зоне (50 – 100 км), вследствие чего адвективный перенос в пределах этой области остается практически неизменным по пространству и, соответственно, не оказывает существенного влияния на процессы, происходящие внутри расчетной области. Для блока «гидрохимия» нами была использована модель [21], разработанная для условий редокс-зоны Черного моря. Это связано с тем, что процессы, происходящие на шельфе во время развития заморозов, аналогичны процессам в переходной зоне [22]. Переменными блока являются концентрации органических и неорганических соединений азота, кислород, соединения серы в верхнем и нижнем слоях. Блок «биология» представлен объектно-ориентированной моделью [18, 19], трансформированной и дополненной описанием жизненного цикла свободноплавающих копепоид. Рассмотрим теперь более подробно содержание каждого из блоков.

Блок «гидрология». Используемая двухслойная гидродинамическая модель представляет собой упрощенный вариант интегральной модели верхнего слоя Черного моря [20]. Принятые упрощения сводятся к тому, что нижний слой предполагается однородным по плотности, т.е. потоки тепла и пассивной субстанции из верхнего слоя в течение одного шага по времени распространяются на всю его толщину. Такое упрощение обуславливается его малой толщиной – глубина моделируемого участка шельфа задается равной 30 м. Модель описывает динамику температуры (T^0) и глубины (h) верхнего перемешанного слоя и температуры нижнего слоя (T^h). Поскольку масштаб пространственной изменчивости полей ветра и температуры воздуха над морем (особенно в летний период) превышает размер расчетной области, в настоящих расчетах пространственная динамика T^0 , h , T^h не учитывалась и использовался одномерный вариант модели

$$h \frac{dT^0}{dt} = (\Gamma^0 - \Gamma^{h-0}), \quad \Gamma^0 = a(T^0 - T^a), \quad (1)$$

$$\frac{dh}{dt} = \frac{1}{(T^0 - T^h)} (\Gamma^{h-0} - \Gamma^{h+0}), \quad (2)$$

$$G_T - D_T = 0,5\alpha_T g h \rho_w (\Gamma^0 + \Gamma^{h-0}), \quad (3)$$

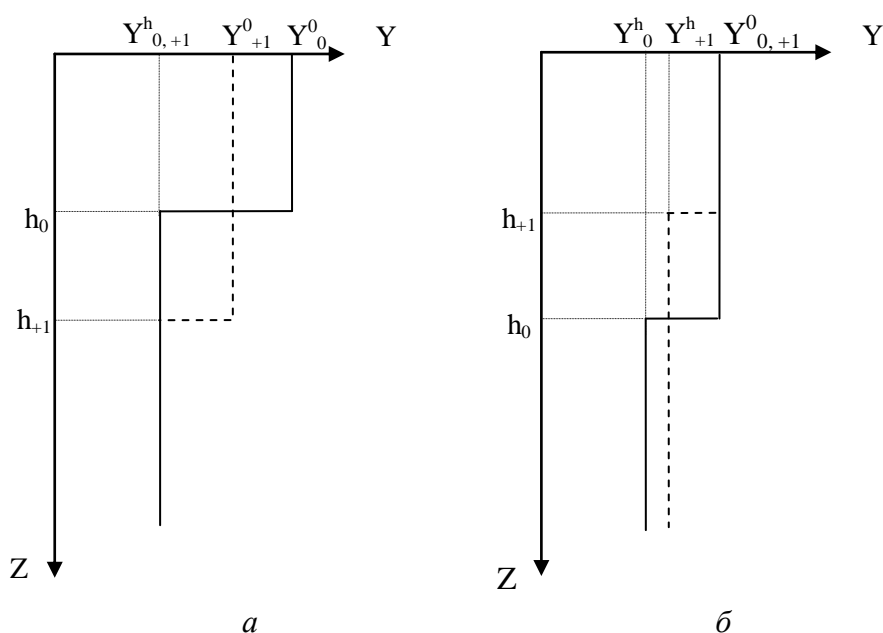
$$G_T = C_g V_*^3, \quad D_T = \rho_w V_*^3 \left(f\left(\frac{h}{L_1}\right) + \frac{a_2 h}{L_1 |N|} \right),$$

$$f\left(\frac{h}{L_1}\right) = \begin{cases} \frac{a_1 h}{L_1} & \text{и} \ddot{\text{д}} \ddot{\text{е}} \quad h \leq \frac{C_g}{a_1} L_1 \\ C_g & \text{и} \ddot{\text{д}} \ddot{\text{е}} \quad h > \frac{C_g}{a_1} L_1 \end{cases},$$

где Γ^0 – поток тепла через поверхность; Γ^{h-0} и Γ^{h+0} – потоки тепла на нижней границе перемешанного слоя и верхней границе нижнего слоя соответственно; T^a – температура воздуха; α_T – коэффициент термического расширения воды; ρ_w – плотность воды; g – ускорение свободного падения; G_T , D_T – инте-

гральные генерация и диссипация энергии турбулентности; $V_* = \sqrt{\frac{\tau_0}{\rho_w}}$ – динамическая скорость трения в воде; τ_0 – напряжение трения ветра на поверхности; L – масштаб длины Монина – Обухова; L_1 – масштаб толщины пограничного слоя; $N = L/L_1$ – безразмерный параметр стратификации Казанского – Монина; C_g, a, a_1, a_2 – эмпирические коэффициенты.

Для замыкания системы уравнений (1) – (3) предполагалось, что при вовлечении ($dh/dt > 0$) поток тепла на верхней границе термоклина Γ^{h+0} равен нулю, а при обратном процессе ($dh/dt < 0$) полагался равным нулю поток на нижней границе перемешанного слоя Γ^{h-0} . В результате система распадается на две системы уравнений, соответствующие двум режимам динамики верхнего слоя, переход от одного режима к другому осуществляется по условию, следующему из уравнения (3). Вовлечение идет, если $G_T - D_T 0,5\rho_w\alpha_Tgh\Gamma^0 > 0$ (рис. 2, а). Если же это условие не выполняется, то наблюдается обратный процесс – антивовлечение (рис. 2, б).



Р и с. 2. Схематическое изображение изменения гидрохимических характеристик Y модели при режимах вовлечения (а) и антивовлечения (б). Сплошной линией обозначен профиль некой характеристики в момент времени $t = t_0$, штриховой – в момент времени $t = t_{+1}$. Y^0_0, Y^0_{+1} – значения характеристики в верхнем слое на шаге 0 и +1 соответственно; Y^h_0, Y^h_{+1} – то же самое для нижнего слоя

При вовлечении часть водной массы нижнего слоя попадает в верхний слой, в результате чего характеристики последнего меняются, а значения соответствующих характеристик нижнего слоя остаются неизменными. При антивовлечении происходит симметричный процесс в нижнем слое, и в этом

случае термоклин не влияет на характеристики перемешанного слоя. Однако в результате газо- и теплообмена через поверхность температура и содержание кислорода в верхнем слое могут измениться. Динамика гидрохимических элементов описывалась двумерным уравнением диффузии, поскольку в результате неоднородности распределения биологических объектов по горизонтали возникает неоднородность гидрохимических полей, обусловленная жизнедеятельностью этих объектов. Таким образом, двухслойная модель с переменным во времени верхним слоем вносит дополнительное слагаемое в уравнения для гидрохимических переменных:

для верхнего слоя

$$\frac{\partial Y_i^0}{\partial t} = K_x \nabla^2 Y_i^0 + F_i^0 + A_i^0 + \frac{1}{h} \frac{(\Gamma^{h-0} - \Gamma^{h+0})}{(T^0 - T^h)} (Y_i^h - Y_i^0), \quad (4)$$

для нижнего слоя

$$\frac{\partial Y_i^h}{\partial t} = K_x \nabla^2 Y_i^h + F_i^h + A_i^h + \frac{1}{H-h} \frac{(\Gamma^{h-0} - \Gamma^{h+0})}{(T^0 - T^h)} (Y_i^h - Y_i^0), \quad (5)$$

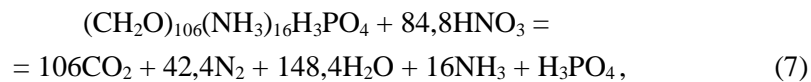
$$\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}.$$

Здесь Y_i^0 и Y_i^h – переменные блока «гидрохимия» в верхнем и нижнем слоях; F_i , A_i – функции источников, определяемые химическими и биологическими процессами соответственно; верхние индексы 0 и h определяют принадлежность члена верхнему или нижнему слою; h – глубина верхнего перемешанного слоя; H – глубина бассейна; K_x – коэффициент горизонтальной диффузии. Последние члены правых частей уравнений (4), (5) являются функциями источников/стоков, обусловленными изменением глубины верхнего перемешанного слоя в соответствии с уравнением (2).

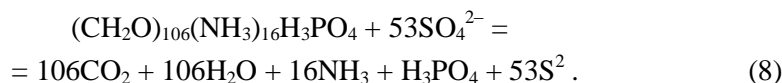
Блок «гидрохимия». Для задания функций F_i в уравнениях (4), (5) была использована химико-биологическая модель, совместно описывающая циклы азота и серы в аэробно-анаэробных условиях, разработанная для моделирования процессов в редокс-зоне Черного моря [21, 22]. В модели рассчитывались следующие переменные: взвешенный и растворенный органический азот (PON, DON), аммоний (NH_4^+), нитриты (NO_2^-), нитраты (NO_3^-), сероводород (H_2S), элементарная сера (S^0), тиосульфаты ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$), сульфаты (SO_4^{2-}), кислород (O_2). Схематично суть происходящих процессов превращения аэробных условий в анаэробные можно изложить следующим образом. Окисление органического вещества происходит в аэробных условиях за счет кислорода:



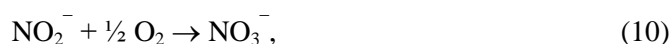
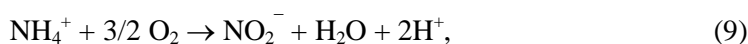
при исчерпании кислорода – за счет нитратов (нитратредукция):



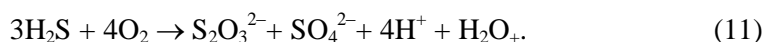
при исчерпании нитратов – за счет сульфатов с образованием собственно сероводорода (сульфатредукция):



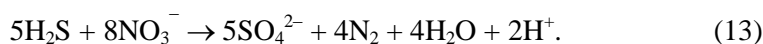
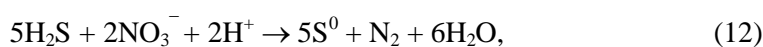
В присутствии кислорода и с его участием происходят реакции двух стадий нитрификации [22]



а также окисления сероводорода:



Окисление сероводорода может осуществляться также за счет нитратов (процесс бактериальной тиоденитрификации):



Таким образом, в модели описываются процессы аммонификации, нитрификации, нитратредукции, тиоденитрификации, окисления сероводорода и сульфатредукции. Ассимиляция аммония автотрофными микроорганизмами задается с помощью эмпирического соотношения [21]. На рис. 3 представлена схема трансформации соединений азота и серы, составленная согласно описанным химико-биологическим процессам. Скорости протекания процессов зависели от концентрации растворенного кислорода и нитратов. Детальное описание функций источников и стоков F_i в (4), (5), соответствующих химическим реакциям (6) – (13), и список стехиометрических констант и эмпирических коэффициентов можно найти в работе [21].

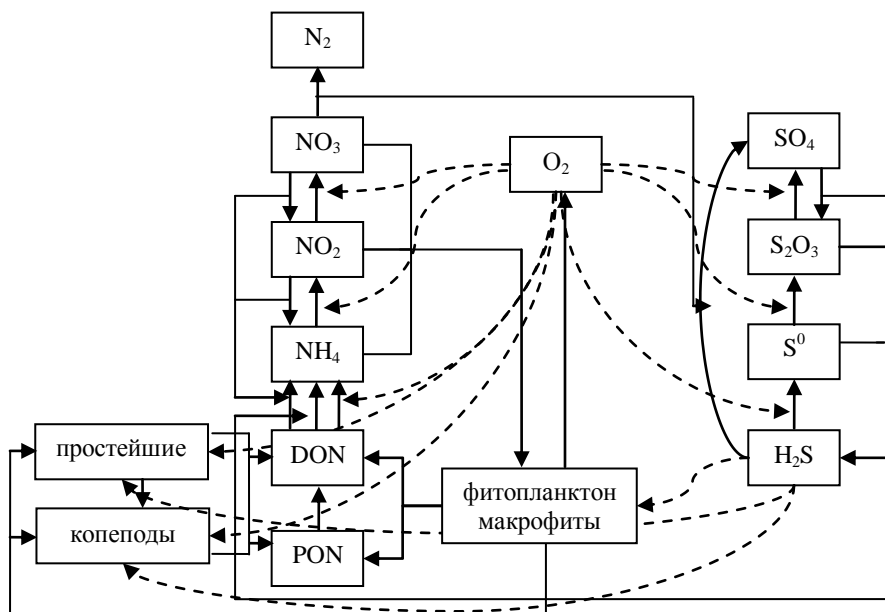
Газообмен кислорода через поверхность учитывался с помощью выражения [23]

$$Q = \alpha_c n_t n_v ([\text{O}_2] - [\text{O}_2^{\text{H}}]), \quad [\text{O}_2^{\text{H}}] = 9,2 - 0,407(T^0)^{0,685},$$

где $[\text{O}_2^{\text{H}}]$ – насыщающее значение концентрации кислорода, зависящее от температуры верхнего слоя; α_c – коэффициент обмена, равный $11,5 \text{ л}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$ при эвазии и $22,0 \text{ л}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$ при инвазии кислорода; n_t – температурный коэффициент газового обмена для приведения констант от 20°C к наблюдаемой температуре воды $n_t = 0,62 + 0,0264\cdot T^0$; n_v – интегральный коэффициент газового обмена, зависящий от состояния поверхности моря и скорости ветра над ней V :

$$n_v = 1 + 0,27V^2 \quad \text{при } V \leq 8 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}, \quad n_v = -7,4 + 0,40V^2 \quad \text{при } V > 8 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}.$$

В том случае, если в нижнем слое концентрация кислорода превышала свое насыщающее значение при текущей температуре, считалось, что избыточный кислород переходит в газообразное состояние и поднимается к поверхности воды в виде пузырьков.



Р и с. 3. Схема трансформации соединений азота и серы. Штриховыми линиями показано участие кислорода и сероводорода в биологических и химических процессах

Изменения концентраций гидрохимических компонентов управлялись процессами, происходящими в верхнем и нижнем слоях, обмен между слоями осуществлялся в зависимости от режимов вовлечения или антивовлечения. Помимо этого механизма обмена было задано опускание детрита, образующегося в верхнем слое, в нижний слой со скоростью 2 м/сут.

Блок «биология» представлен объектно-ориентированной моделью, включающей в себя описание фитопланктона, зоопланктона (в том числе простейших) и придонной флоры. В структуре модели выделяются три уровня иерархии, имеющих собственные характеристики и функции:

- организмы разных видов, для которых задаются вес, длительность жизни, функции дыхания, роста, выделения, отмирания, пищевые предпочтения;
- совокупность идентичных организмов со своим ближайшим жизненным пространством, характеризующаяся плотностью живого вещества, количеством организмов, размером и координатами занимаемой в пространстве области, способностью двигаться для улучшения условий существования;
- 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.

Базовым объектом модели является совокупность идентичных организмов, содержащихся в объеме воды цилиндрической формы. Это основная структурная единица модели, для которой определены свойства и функции поведения (методы объекта) – способность продуцировать биомассу, оценивать градиент поля пищевого ресурса и двигаться для улучшения условий питания, потреблять доступную пищу и самим служить пищей для следующего звена трофической цепи. Постулируется, что организмы данного объекта находятся в пределах пространства объекта в течение принятого шага по времени (одни сутки). Изменение состояний объектов и взаимодействие их друг с другом определяет интегральное поведение модели. Неживые элементы системы – соединения азота, серы, кислород, органическое вещество, так же как и гидрофизические характеристики среды, описываются традиционным образом на сетке (блоки «гидрохимия», «гидрология»). Положение объекта относительно сетки определяет величину доступных пищевых ресурсов, уровень кислорода и сероводорода в среде обитания живых организмов объекта. Плотность пищи каждого типа рассчитывается как средневзвешенная величина с весовыми коэффициентами, пропорциональными площади пересечения проекции объекта на горизонтальную плоскость с проекцией другого объекта, содержащего пищевой ресурс, либо с ячейкой сетки, на которой задается концентрация пищевого ресурса. Например, если i -й объект расположен так, что частично перекрывает n ячеек сетки, доступные пищевые ресурсы для живых организмов внутри объекта рассчитываются по формуле

$$D_i^C = \sum_{j=1}^n s_{ij} (D_j - D_j^0), \quad s_{ij} = \frac{S_{ij}}{S_i}, \quad (14)$$

где S_{ij} – площадь перекрытия объектом j -й ячейки сетки в горизонтальной плоскости; S_i – площадь проекции объекта на горизонтальную плоскость; D_j – концентрация пищевого ресурса в j -й ячейке сетки; D_j^0 – пороговое значение ресурса (если концентрация ниже порогового уровня, живые организмы не могут использовать этот ресурс). Концентрации ресурсов на сетке вследствие потребления организмами объекта уменьшаются в той же пропорции. Аналогично рассчитывается изменение плотности растворенных и взвешенных веществ на сетке вследствие поступления в воду продуктов жизнедеятельности особей в объекте.

Несколько объектов могут одновременно находиться в одном и том же месте пространства, взаимно проникая друг в друга. Степень перекрытия объектов хищников и жертв определяет доступность пищевого ресурса жертвы для хищника. Величина доступной для питания биомассы и изменение плотности объектов жертв рассчитываются по формулам, аналогичным (14).

В общем виде изменения биомассы базового объекта модели во времени определяются балансовым соотношением

$$\frac{dB}{dt} = P - E - mB, \quad (15)$$

где P – агрегированная продукция совокупности организмов внутри объекта; E – выедание биомассы объекта хищниками; m – коэффициент смертности. Конкретный вид этих функций для каждой группы организмов существенно различается, поэтому уравнения, описывающие динамику биомассы каждого типа биологических объектов, будут рассмотрены отдельно. При этом необходимо отметить, что такие характеристики, как потребление, ассимиляция, обмен, полный и частные рационы, скорость роста особей, 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.

Фитопланктон. Динамика биомассы объекта класса фитопланктон описывалась следующими соотношениями:

$$\frac{dB_p}{dt} = C_p(1 - k_1)B_p - k_2B_p - \mu_p B_p - E_p, \quad (16)$$

$$C_p = C_p^{\max} f_1(T) f_2(I) f_3([\text{NH}_4^+], [\text{NO}_3^-], [\text{NO}_2^-]) D_p^{-\beta},$$

$$f_1(T) = 0,2 + 0,62(e^{0,21T} - 1)/(1 + 0,28e^{0,21T}),$$

$$f_2(I) = \left(1 - e^{-cI_0/C_p^{\max}}\right) e^{bI_0/C_p^{\max}}, \quad I_z = I_0 e^{-\alpha z},$$

$$f_3([\text{NH}_4^+], [\text{NO}_3^-], [\text{NO}_2^-]) = f_4([\text{NH}_4^+]) + f_5([\text{NO}_3^-], [\text{NO}_2^-]),$$

$$f_4([\text{NH}_4^+]) = \frac{[\text{NH}_4^+]}{([\text{NH}_4^+] + K_{\text{NH}_4})},$$

$$f_5([\text{NO}_3^-], [\text{NO}_2^-]) = \frac{([\text{NO}_3^-] + [\text{NO}_2^-]) e^{-\psi[\text{NH}_4^+]}}{([\text{NO}_3^-] + [\text{NO}_2^-] + K_{\text{NO}_3})},$$

где k_1 , k_2 , μ_p – удельные скорости дыхания, экскреции и отмирания фитопланктона; C_p – удельная скорость роста; C_p^{\max} – максимальная удельная скорость; E_p – выедание фитопланктона; T – температура воды; I – освещенность; I_0 и I_z – освещенность на поверхности воды и на глубине z соответственно; α – коэффициент экстинкции; c – начальный наклон кривой зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности [24]; b – параметр фотоингибирования [24]; K_{NH_4} , K_{NO_3} – константа полунасыщения по аммонии и нитратам соответственно [25]; ψ – коэффициент Фэшэма (таблица). Сомножитель $D_p^{-\beta}$ учитывает влияние общей биомассы фитопланктона в окрестности объекта D_p (популяционный уровень) на скорость роста. Конкретные значения фотосинтетических параметров и диапазон изменения освещенности взяты из работы [24], где они оценивались по наблюдениям в Черном море.

Мезозоопланктон. В настоящем варианте ООМ для описания объектов класса мезозоопланктон использовалась математическая модель жизненного цикла одного из немногих видов свободноплавающих копепод отряда *Harpacticoida* – *Euterpina acutifrons* [26, 27]. Однако это не снижает степени общности модели, поскольку, используя это формальное описание, можно дополнительно ввести в модель любой другой вид копепод, обитающих в пелагиали. Для этого лишь необходимо задать соответствующие коэффициенты в параметризациях физиологических функций (18) – (23).

Интегральная продукция объекта является суммой продукции N идентичных особей, поэтому рассмотрим функции, параметризующие жизнедеятельность отдельной особи. Рост взрослой особи описывается соотношением между количеством усвоенных ресурсов и затратами на метаболизм

$$\frac{dW}{dt} = C - U - R - T, \quad (17)$$

где W – вес особи; C – масса потребленного в единицу времени пищевого ресурса; U – неувоенная часть ресурса; R – затраты на метаболизм; T – репродуктивное вещество. Скорость потребления пищи C зависит от биомассы доступных ресурсов F , температуры среды T_w и веса особи W . Кроме того, на скорость потребления ресурсов влияет факт приближения времени очередной линьки особи. В это время рост особи замедляется. Вид этих зависимостей показан на рис. 4. Таким образом, скорость потребления выражается формулой

$$C' = C(F)C(T_w)C(W)C(W - X_i), \quad (18)$$

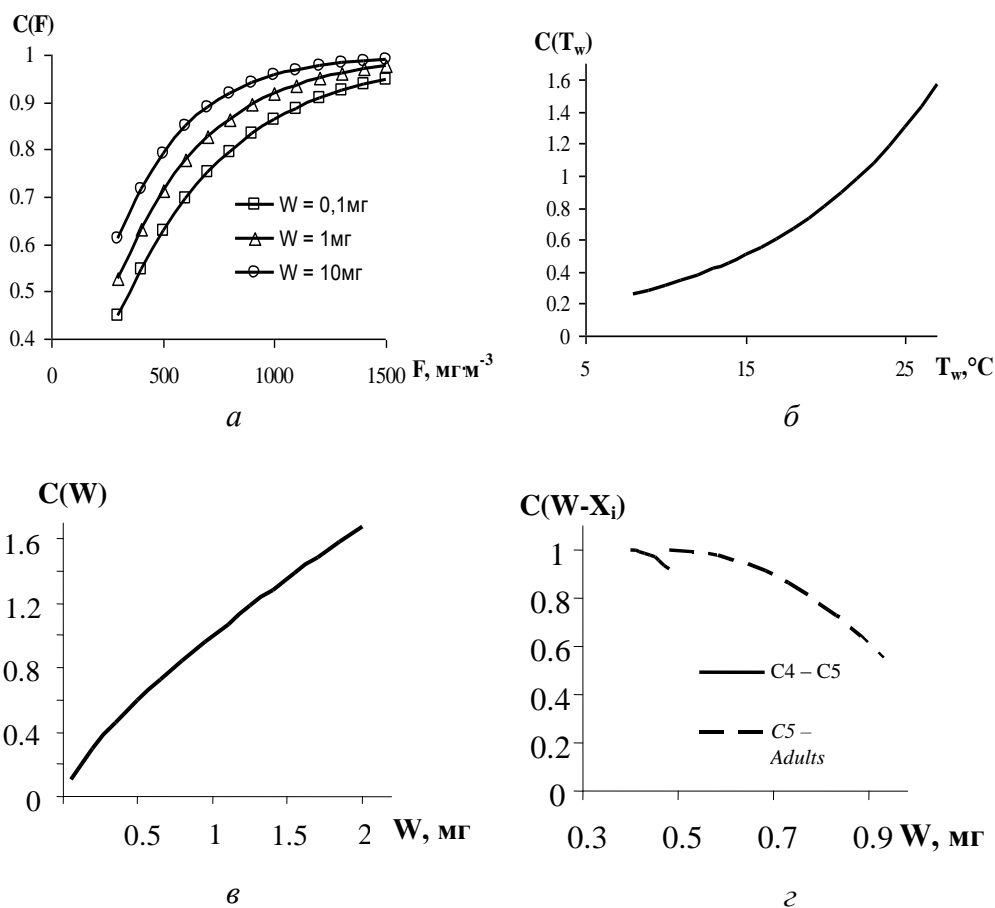
$$C(F) = C^{\max} \left[1 - \exp \left(-0,0025W^{0,1} \frac{F}{C^{\max}} \right) \right], \quad F = \sum_j J_{ij} D_j^C,$$

$$C(T_w) = p_1 p_2^{T_w}, \quad C(W) = W^{p_3},$$

$$C(W - X_i) = 1 - \frac{(W - X_i)^2}{(X_{i+1} - X_i)^2}, \quad X_i < W < X_{i+1},$$

где C^{\max} – максимальная скорость; j – индекс, обозначающий различные виды пищевых ресурсов (фитопланктон, простейшие, взвешенное органическое вещество); D_j^C – доступный пищевой ресурс j -го типа; \mathbf{J} – матрица пищевых предпочтений. Величина максимальной скорости роста зависит от стадии развития особи:

$$C^{\max} = \begin{cases} 0,25, & i = 1, \dots, 9, \\ 0,30, & i = 10, 11, \\ 0,35, & i = 12. \end{cases} \quad (19)$$



Р и с. 4. Зависимость скорости потребления ресурсов от: *a* – плотности доступной пищи при разных весах организмов, мг; *б* – температуры; *в* – веса особи; *г* – приближения времени линьки для стадий C4, C5

Ассимиляция пищевых ресурсов аппроксимируется соотношением $A = p_4 C$, т.е. неусвоенная часть ресурсов $U = (1 - p_4)C$. В параметризации метаболических затрат организма различаются стандартный обмен $R_s = p_5 W$ и активный метаболизм $R_a = p_6 C$. Как известно, в скоплениях функциональная активность организмов снижается, эта зависимость получена по натурным данным в многочисленных экспериментах с разными группами живых организмов [28, 29]. Для учета этого явления в формулу расчета скорости потребления и обмена был введен дополнительный множитель K_d , описывающий степенную зависимость от концентрации живого вещества в сгущении:

$$C = K_d C', \quad R = p_5 W K_d + p_6 C, \quad K_d = \begin{cases} 1, & D \leq D_0, \\ (D/D_0)^{-\beta}, & D > D_0, \end{cases} \quad (20)$$

где D – средняя биомасса зоопланктона в месте расположения объекта; D_0 – пороговое значение концентрации живого вещества; β – эмпирический коэффициент [29] (таблица).

**Численные значения эмпирических коэффициентов,
используемых в модели**

Параметр	Определение	Фито- планктон	Макро- фиты	Простей- шие	Копе- поды
a	Коэффициент пропорциональности в формуле Винберга	–	–	0,20	0,35
K_2^{\max}	Коэффициент максимального использования пищи на рост	–	–	0,60	–
u	Усвояемость пищи	–	–	0,60	0,70
μ	Коэффициент смертности	0,10	0,003	0,05	–
γ	Показатель экспоненты в формуле Винберга	–	–	0,80	0,75
c	Начальный наклон кривой фотосинтеза	0,11	0,11	–	–
K_{NH_4} , мкг·л ⁻¹	Константа полунасыщения по аммонии	0,70	0,700	–	–
K_{NO_3} , мкг·л ⁻¹	Константа полунасыщения по нитратам	0,30	0,300	–	–
ψ	Коэффициент Фэшэма	1,50	1,500	–	–
C^{\max} , мг·сут ⁻¹	Максимальная скорость роста	3,50	0,200	–	0,35
D_0 , мг·м ⁻³	Пороговая концентрация живого вещества	500	1000	100	300
β	Показатель экспоненты	0,75	0,750	0,85	0,85
k_1 , сут ⁻¹	Удельная скорость обмена	0,15	0,025	–	–
k_2 , сут ⁻¹	Удельная скорость экскреции	0,15	0,025	–	–
α	Коэффициент экстинкции		$0,18(0,00164D_p)^{0,394}$		

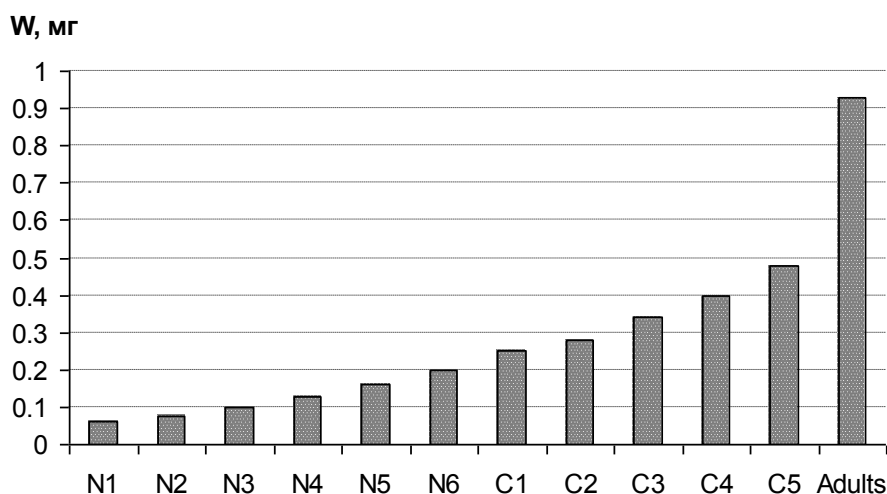
Жизненный цикл копепод представляется состоящим из 12 последовательных стадий развития (рис. 5). Это науплии N1 – N6, копеподиты C1 – C5 и взрослые особи (*Adults*). Особь считается перешедшей в следующую стадию развития после достижения определенного веса X_i ($i = 1, \dots, 12$), называемого критическим. Процесс репродукции становится возможным только для особи, достигшей последней стадии развития и имеющей вес не ниже порогового уровня X_{12} . Таким образом, в условиях дефицита ресурсов, когда особь голодает и теряет массу, размножение прекращается. Пол особей в яв-

ном виде не задается. Предполагается, что при переходе старших копепоидитных стадий во взрослое состояние происходит примерно равное деление на мужской и женский пол.

Репродукция становится возможной только после накопления взрослой особью достаточного запаса питательных веществ. Кроме того, кладка яиц не может повторяться чаще одного раза в t_r дней. Количество вещества, которое особь может затратить на репродукцию, зависит от ее веса:

$$T = p_7 \frac{W^{p_8}}{W^{p_8} + X_{12}^{p_8}}, \quad (21)$$

где X_{12} – пороговое значение веса особи, после превышения которого возможна репродукция. Соответственно, количество яиц в кладке определяется как $N_r = T/X_1$, где X_1 – масса яйца.



Р и с. 5. Стадии развития модельного вида копепод и пороговые уровни (веса организмов) перехода особей из одной стадии в другую

Репродуктивный процесс в модели сопровождается появлением нового объекта класса мезозoopланктон, содержащего особи нулевой стадии развития – яйца. Масса нового объекта зависит от числа яиц в кладке одной особи и от числа самок в объекте-родителе. Из наблюдений известно, что число самок обычно превышает число самцов, поскольку длительность жизни самки в среднем больше. В модели это описывается следующим образом. В момент создания нового объекта в системе задается максимальная длительность жизни самцов как случайное число в допустимых пределах. Полагается, что время жизни самок превышает это число в n_f раз ($n_f = 1,5 - 2,5$). После достижения объектом максимального возраста, заданного для самцов, их коэффициент смертности m_m увеличивается до m_{max} , в то время как смертность самок остается прежней. Объект продолжает существовать в системе до наступления максимального возраста самок, при этом соотношение между самками и самцами в объекте меняется. Полагая, что при прочих равных условиях чис-

ленность самцов и самок вследствие смертности уменьшается как $e^{-m_m t}$ и $e^{-m_f t}$ соответственно, где t – время, m_m и m_f – коэффициенты смертности самцов и самок, изменение соотношения между ними с течением времени может быть оценено как $e^{(m_m - m_f)t}$. Учитывая это, массу нового объекта можно вычислить как

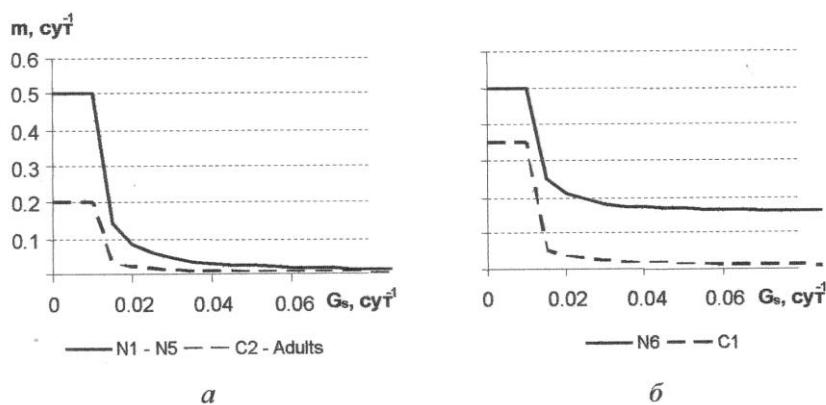
$$M_{k+1} = N_f N_r X_1, \quad N_f = N_k e^{(m_m - m_f)(t - a_{\max})}, \quad (22)$$

где N_k – число особей в объекте-родителе; N_f – число самок; a_{\max} – максимальный возраст самцов в объекте. Положение нового объекта в пространстве совпадает с положением объекта-родителя, радиус объекта задается минимальным. В течение трех модельных суток этот объект не потребляет ресурсов из окружающей среды, затем происходит его переход в стадию N1, при этом масса каждой особи остается неизменной – X_1 . После этого объект начинает подчиняться обычным правилам существования объектов в системе.

Коэффициент смертности зоопланктона в моделях обычно полагают постоянным для всей популяции. Однако при такой аппроксимации игнорируется известный из наблюдений факт, что в силу своих физиологических особенностей разные стадии копепод обладают разной чувствительностью к условиям среды и по-разному переносят линьку. Соответственно коэффициенты смертности на разных стадиях развития особи должны различаться. В работе [26] смертность аппроксимируется функцией удельной скорости роста копепод G_s , а также зависит от стадии развития (рис. 6):

$$m = \begin{cases} p_{11}, & G_s < p_9, \\ p_{12} + \frac{(p_{11} - p_{12})(p_9 - p_{10})}{G_s - p_{10}}, & G_s \geq p_9, \end{cases} \quad (23)$$

$$G_s = \frac{C - U - R}{W}.$$



Р и с. 6. Зависимость смертности от удельной скорости роста для разных возрастных стадий копепод: а – N1 – N5 (сплошная), C2 – Adults (штриховая); б – N6 (сплошная), C1 (штриховая)

В формулах (18) – (23) p_1, \dots, p_{12} – эмпирические коэффициенты (зависящие от стадии развития) [26]. При расчете коэффициента смертности самцов формула (23) используется до момента наступления максимального возраста.

При достижении максимального возраста, заданного для каждого объекта, он удаляется из системы, а его вещество переходит в детрит. Длительность возрастных стадий копепод в модели зависит от условий питания, поскольку единственным фактором, определяющим переход особи в следующую стадию развития, по условиям модели, является превышение ее массы над пороговым уровнем.

Простейшие. Формальное описание жизнедеятельности этой группы гидробионтов основывается на трофической модели [30]. Уравнение (17) для объектов этого класса имеет вид

$$\frac{dW}{dt} = uC - R, \quad R = aW^\gamma K_d, \quad (24)$$

где u – коэффициент усвояемости пищи; a, γ – эмпирические коэффициенты; K_d – вычисляемый аналогично (20) коэффициент влияния плотности биомассы простейших на популяционном уровне на физиологическую активность организмов объекта. Скорость потребления C рассчитывается по формуле

$$C = C^{\max} \left[1 - \exp \left(-0,0025W^{0,1} \frac{F}{C^{\max}} \right) \right], \quad F = \sum_j J_{ij} D_j^C, \quad (25)$$

$$C^{\max} = \frac{P^{\max} + R}{u} = \frac{R}{u(1 - K_2^{\max})}, \quad P^{\max} = R \frac{K_2^{\max}}{1 - K_2^{\max}},$$

где P^{\max} – максимальная продукция особей, зависящая от коэффициента максимального использования ассимилированной энергии на рост K_2^{\max} (таблица).

Для объектов классов мезозоопланктон и простейшие рассчитывалось выедание организмами пищевых ресурсов разного вида (фитопланктон, взвешенная и растворенная органика, простейшие) в соответствии с их пищевыми предпочтениями. Так, частные реальные рационы особей i -й группы вычислялись по формуле

$$c_{ij} = C_i \frac{J_{ij} D_i^C}{\sum_j D_j^C J_{ij}}, \quad (26)$$

где J_{ij} – элемент матрицы пищевых предпочтений \mathbf{J} ; $E_j = \sum_i c_{ij}$ – выедание j -го пищевого ресурса. Величина убыли биомассы объектов, или уменьшение концентрации пищевого ресурса в ячейке сетки, вследствие выедания рассчитывалась в соответствии с (14). Смертность простейших задавалась постоян-

ным коэффициентом m , зависящим только от содержания кислорода в воде, размножение задавалось простым делением объектов.

Макрофиты. Объекты этого класса целиком находились в нижнем слое, были «прикреплены ко дну». По мере роста биомассы объекта увеличивался только его радиус, высота цилиндра, представляющего объект, была принята постоянной и составляла два метра. Процессы фотосинтеза, ассимиляции биогенов, дыхания, выделения макрофитов параметризовались по аналогии с фитопланктоном (16), скорости процессов были взяты из работы [31], где они оценивались по натурным данным.

Вводился учет влияния недостатка кислорода и роста концентрации сероводорода на смертность всех растительных и животных элементов системы согласно соотношениям: для фитопланктона и макрофитов

$$m'_i = m_i \left(1 + \frac{[H_2S]}{0,005} \right),$$

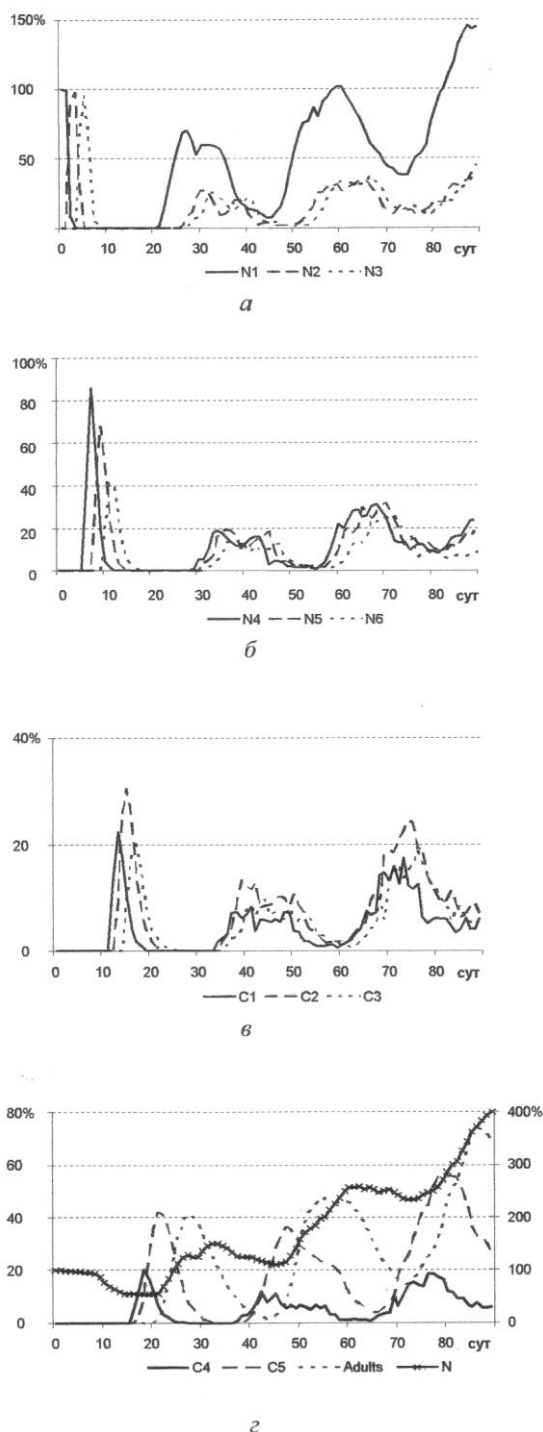
для зоопланктона $m'_i = m_i(10,2 - 18,0[O_2])$, если $[O_2] \geq [O_2]_m$, где m_i – коэффициент смертности i -го живого элемента системы в нормальных аэробных условиях; $[H_2S]$ и $[O_2]$ – концентрация сероводорода и кислорода соответственно; $[O_2]_m$ – минимально допустимая концентрация кислорода, ниже которой животные начинали чувствовать кислородное голодание.

Потребление пищевых ресурсов биологическими объектами осуществлялось из неоднородной по вертикали среды, поскольку вертикальный размер объектов совпадал с глубиной водоема (за исключением макрофитов). Поля фитопланктона, органического вещества и всех прочих гидрохимических переменных модели рассчитывались отдельно для верхнего и нижнего слоев. Результирующая «эффективная биомасса», которая могла быть использована на рост организмов, вычислялась с учетом текущего положения границы между двумя слоями. В той же пропорции, соответствующей соотношению между толщинами двух слоев, окружающая среда получала вещества, выделяемые в результате жизнедеятельности гидробионтов.

Анализ результатов численных экспериментов

Расчетная область представляла собой параллелепипед высотой 30 м и горизонтальными размерами 10×10 км. Для всех переменных, заданных на двумерной сетке, на боковых границах принимались условия периодичности. Если центр объекта в процессе расчета выходил за границы области, объект «появлялся» с ее противоположной стороны.

В начальный момент с помощью датчика случайных чисел определялись координаты объектов, имитирующих живые элементы экосистемы. Распределение объектов свободноплавающих гидробионтов по площадке было неравномерным и подчинялось закону Вейбулла, макрофиты были распределены равномерно. Концентрации фитопланктона, органических и неорганических соединений азота в начале расчета соответствовали стационарному состоянию системы, параметры которой были определены в других экспериментах. Температура воздуха в течение всего модельного времени была по-



Р и с. 7. Динамика численности стадий развития копепод в процентах к численности начальной популяции: *а, б, в, г* – относительная численность стадий от N1 до Adults; *N* – суммарная относительная численность популяции (ось *Y* справа). В начальный момент все объекты содержали науплиусов стадии N1

стоянной, динамическая скорость трения в воде задавалась случайной функцией времени, а инсоляция – синусоидой с периодом 1 сут. Шаг по времени для гидрологического и гидрохимического блоков составлял 0,25 сут, для биологического блока 1 сут, шаг по пространству 200 м. Целью численного эксперимента была имитация развития популяции копепод от первой стадии, поэтому в начальный момент все объекты модели содержали только науплиусов N1.

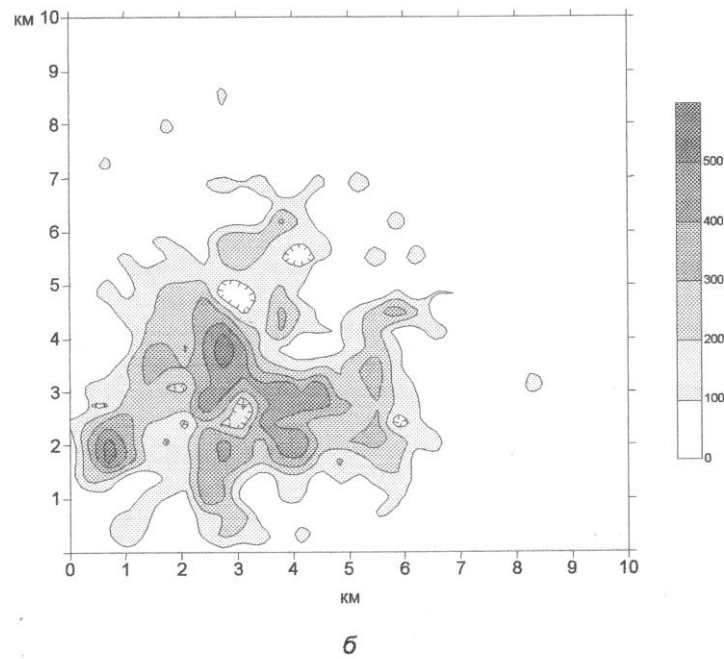
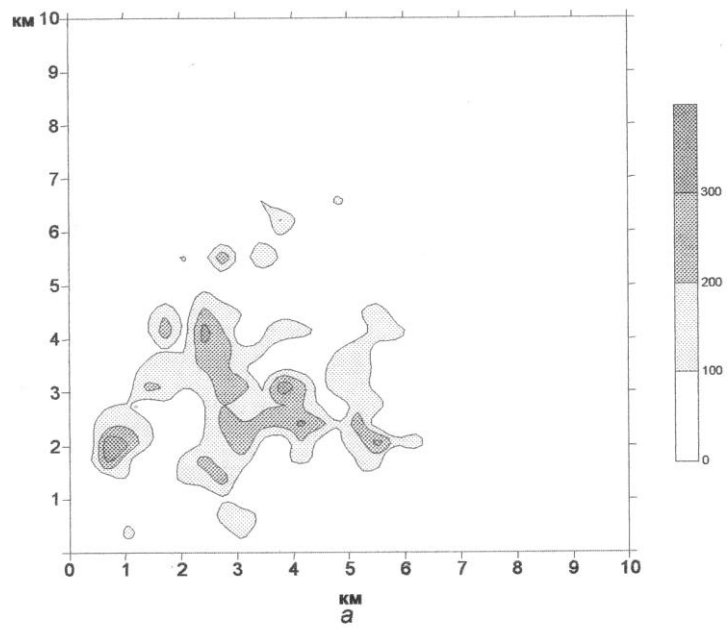
Популяция развивалась в условиях прогрева верхнего слоя моря при постоянной температуре воздуха и переменном ветре. При колебании термоклина тепло поступало и в нижний слой, его температура постепенно росла. Концентрации пищевых ресурсов для копепод в течение всего времени расчета сохранялись приблизительно на одном и том же уровне. Такие условия являлись вполне удовлетворительными для нормального роста популяции. На рис. 7 показана численность разных стадий развития копепод в процентном отношении к численности популяции в начальный момент времени. Особи переходят из одной стадии в другую с промежутком времени в 1-2 сут, за исключением перехода от стадии C5 к взрослому состоянию, на который затрачивалось в среднем 4,7 сут. Необходимо отметить, что особи в разных объектах затрачивали разное время на переход из стадии в ста-

дию, поскольку находились в разных трофических условиях. В начальный момент пищевые условия для объектов были однородны по пространству, но с течением времени их вариации существенно усиливались. Этим объясняется расширение пиков численности стадий развития первой генерации по мере роста номера стадии.

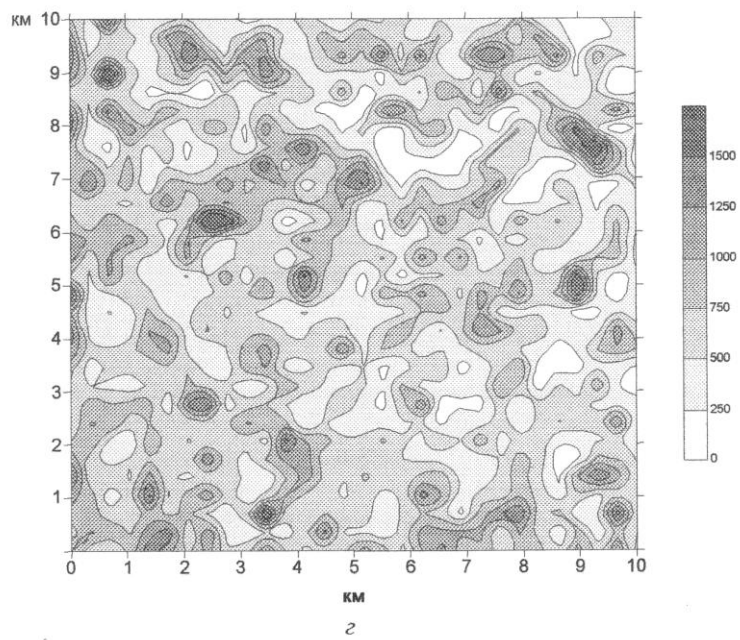
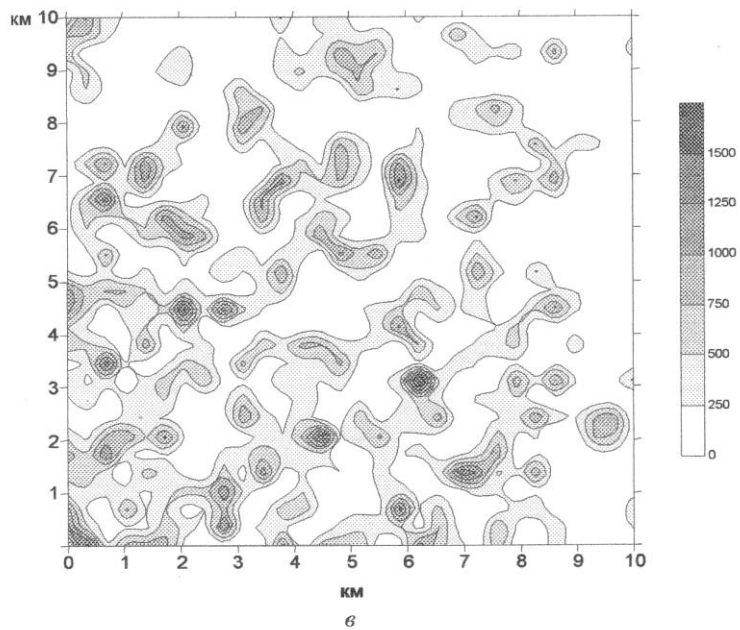
Первые взрослые особи появляются в популяции к 20-м суткам, затем их количество растет, начинается кладка яиц, и после 22-х суток модельного времени в модели возникает вторая генерация. Кривая на рис. 7, *д* показывает, что в первой генерации только чуть более 50% всех особей доживают до стадии взрослого состояния. Пики численности каждой стадии в процентном отношении снижаются по мере роста номера стадии (рис. 7, *а – з*). Взрослые особи первой генерации в момент пика своей численности составляют только 40% от численности науплиусов в начальный момент. Все эти особенности можно видеть и на графиках относительной численности популяции [26], построенных по данным лабораторных экспериментов с тем же видом *Euterpina acutifrons*. В отличие от лабораторных данных настоящая имитационная модель дает в среднем более длительное время созревания особей и меньшую скорость роста численности популяции (рис. 7, *д*), что можно объяснить особенностями модельных условий развития популяции – наличием пищевой конкуренции и более низкой температурой воды.

По мере роста популяция заполняет расчетную область. Это заполнение происходит без какого-либо вмешательства внешних динамических факторов, поскольку, по условиям задачи, оператор горизонтальной диффузии не действовал на объекты. Они могли перемещаться в направлении градиента основного пищевого ресурса – фитопланктона при недостатке пищи в текущей точке. На рис. 8 показаны поля биомассы копепод в последовательные моменты времени. Задание координат объектов в соответствии с распределением Вейбулла обеспечило довольно компактное сгущение биомассы науплиусов в начальный момент времени (рис. 8, *а*). Однако по мере роста в этом сгущении появляются лакуны, которые затем расширяются, пространственная изменчивость увеличивается при том, что масштаб пятен уменьшается. Можно сказать, что характерной особенностью пространственного расширения популяции является самопроизвольное (без участия дополнительных внешних факторов) образование мелких плотных скоплений, разделенных областями пониженной плотности. Логично ожидать, что при неблагоприятных условиях расстояния между этими плотными скоплениями будут в среднем возрастать, а при избытке ресурсов – уменьшаться вплоть до слияния отдельных образований.

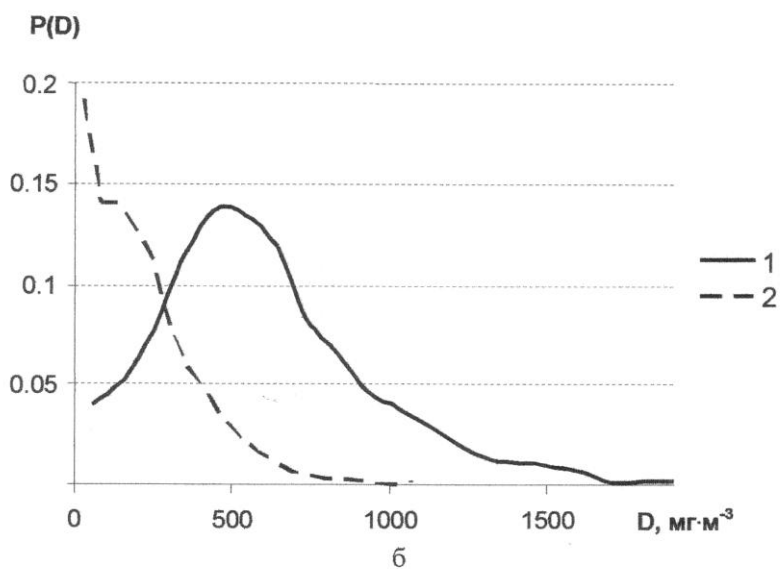
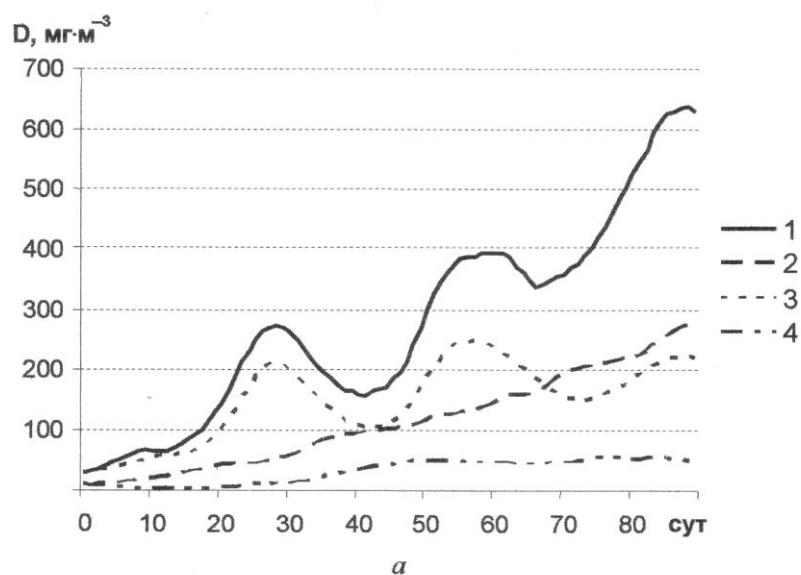
Рост и расширение модельной популяции, показанные на рис. 7, 8, получены в расчете, когда в начальный момент задавались такие соотношения пищевых ресурсов (в $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$), которые соответствовали стабильному состоянию экосистемы и являлись достаточными для питания всех ее живых элементов: $\text{DON}^0 = 11$, $\text{DON}^h = 8$, $\text{PON}^0 = 1,8$, $\text{PON}^h = 1,4$, $[\text{NH}_4^+]^0 = 0,3$, $[\text{NH}_4^+]^h = 0,9$, $[\text{NO}_3^-]^0 = 0,03$, $[\text{NO}_3^-]^h = 10,4$, $[\text{NO}_2^-]^0 = 0,01$, $[\text{NO}_2^-]^h = 0,25$, где индекс 0 обозначает верхний слой, *h* – нижний.



Р и с. 8. Последовательное распределение биомассы популяции копепод, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$: *а* – начальное распределение; *б* – 10-е сутки; *в* – 50-е сутки; *г* – 90-е сутки модельного времени



Р и с. 8. Окончание



Р и с. 9. Сравнение развития модельных популяций в мезотрофных и олиготрофных условиях: *a* – динамика средней по расчетной области биомассы копепоид – 1 и простейших – 2 в расчете со стабильными трофическими условиями для всех живых компонентов модели, копепоид – 3 и простейших – 4 в расчете с ограниченными пищевыми ресурсами; *b* – эмпирическая плотность вероятности распределения биомассы копепоид по модельной области на конец расчета, построенная по результатам вычислений при мезотрофных – 1 и олиготрофных – 2 условиях (выборка составлена из модельных данных за последние 7 сут)

С целью сравнительного анализа был проведен расчет с ограниченными и несбалансированными ресурсами (в $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$): $\text{DON}^0 = 5$, $\text{DON}^h = 1$, $\text{PON}^0 = 1$, $\text{PON}^h = 1$, $[\text{NH}_4^+]^0 = 0,1$, $[\text{NH}_4^+]^h = 0,5$, $[\text{NO}_3^-]^0 = 0,1$, $[\text{NO}_3^-]^h = 5$, $[\text{NO}_2^-]^0 = 0,1$, $[\text{NO}_2^-]^h = 0,1$. На рис. 9, а показаны графики динамики средней биомассы популяций простейших и копепод, полученные в этих двух расчетах. Если в первом случае средняя биомасса копепод в расчетной области достигает величины $640 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, а простейших $280 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, то во втором только 250 и $55 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ соответственно. Распространение модельной популяции копепод по расчетной области происходило примерно так же, как и в первом расчете, однако «пустые» области занимали заметно большую территорию. На рис. 9, б представлены графики эмпирической плотности вероятности пространственного распределения биомассы популяции копепод, построенные по расчетным данным на сетке, куда «проецировались» объекты для приведения результатов счета к традиционному виду. Выборка содержала данные за последние 7 сут модельного времени. Графики имеют характерный для зоопланктона вид, соответствующий мезотрофным и олиготрофным условиям существования [32].

Заключение

Анализ результатов численных экспериментов, выполненных с моделью, подтверждает исходную предпосылку работы о том, что подобная модель может рассматриваться как полезный инструмент исследования биологических процессов, не доступных для прямого наблюдения *in situ*. Действительно, данные полевых наблюдений, дающие информацию об особенностях развития популяций копепод в естественных условиях, практически отсутствуют. Мощность популяции оценивают по численности особей в пробах, взятых в нескольких точках, при том, что хорошо известна высокая пространственная неоднородность распределения планктонных животных даже на малых масштабах. Методы определения численности и видовой принадлежности зоопланктона с помощью буксируемых распределенных оптических датчиков пока еще мало применяются. В связи с этим представляет интерес рассмотрение имитационных данных, полученных с помощью модели, в которой заложено возможно более детальное описание основных физиологических функций организмов и имитируются внешние воздействия среды, которым подвергается популяция. Задавая разные условия существования для имитационной популяции, исследователь имеет возможность изучать ее реакцию в попытке приспособиться к условиям среды. Такая модель представляет собой своего рода «математическую реторту», в которой можно создавать условия, приближенные к существующим *in situ*. Представляет особый интерес изучение межвидовой конкуренции, которую можно исследовать в модели, если известен спектр пищевых предпочтений каждого вида.

Необходимо также отметить, что информация, получаемая из данных полевых наблюдений, содержит в себе совокупный эффект многих природных факторов (например, данные исследования возрастной структуры какого-либо вида копепод могут искажаться вследствие того, что науплиусы этого

вида служат кормовой базой для личинок какого-то вида рыб в данном месте и в данный сезон года). В то же время данные имитационных экспериментов отражают контролируемый набор факторов воздействия (а также дают возможность изучать влияние каждого из них в отдельности), что представляется весьма важным для достижения понимания динамики происходящих в природе процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Thinking About Biology* / Eds. W.D. Stein, F. J. Varela. – New York: Addison-Wesley, 1992. – 255 p.
2. Judson O.P. The rise of the individual-based model in ecology // *Trends Ecol. Evolut.* – 1994. – 9. – P. 9–14.
3. Huston M. Individual-based forest succession models and the theory of plant competition. *Individual-Based Models and Approaches in Ecology* / Eds. D. DeAngelis, L. Gross. – New York: Routledge, Chapman and Hall, Inc. – 1992. – P. 408. – 420.
4. Deneubourg J.-L., Aron S., Goss S. at al. Random behavior, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants // *Physica D.* – 1986. – 22, № 1–3. – P. 176–186.
5. Kreft J.-U., Booth G., Wimpenny J.W.T. BacSim, a simulator for individual-based modelling of bacterial colony growth // *Microbiol.* – 1998. – 144. – P. – 3275–3287.
6. Booth G. Gecko: a continuous 2-D world for ecological modeling // *Artif. Life.* – 1997. – № 3. – P. 147–163.
7. Hemelrijk C. K. An individual-oriented model of the emergence of despotic and egalitarian societies // *Proc. Roy. Soc. – London.* – 1999. – 266. – P. 361–369.
8. Epstein J.M., Axtell R. *Growing Artificial Societies: Social Science from the Bottom Up.* – Washington DC: Brooking Institution Press and MIT Press, 1996. – 200 p.
9. *Handbook of Computational Economics* / Eds. L. Tesfatsion, K.L. Judd. V.2: Agent-Based Computational Economics. – Handbooks in Economics Series. – Elsevier/North-Holland, Amsterdam, 2006. – 904 p.
10. Parrott L. Incorporating complexity in ecosystem modeling // *Complex. Intern.* – 2000. – 7. – <http://www.csu.edu.au/ci/>.
11. Ebeling W., Schweitzer F. Swarms of particle agents with harmonic interactions // *Theory Biosci.* – 2001. – 120, № 3–4. – P. 207–224.
12. Schweitzer F., Zimmermann J. *Communication and Self-Organization in Complex Systems: A Basic Approach* // *Knowledge, Complexity and Innovation Systems* / Eds. M. M. Fischer, J. Fröhlich. – Berlin: Springer, 2001. – P. 275–296.
13. Борисов Е.С. Агенториентированная технология построения систем искусственного интеллекта. – 2003. – <http://mechanoid.narod.ru/misc/agents/index.html>.
14. Carlotti F., Nival P. Model of copepod growth and development: moulting and mortality in relation to physiological processes during an individual moult cycle // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1992. – 84. – P. 19–233.
15. Breitbart D.L., Rose K.A., Cowan J.H. Linking water quality to larval survival: predation mortality of fish larvae in an oxygen-stratified water column // *Ibid.* – 1999. – 178. – P. 39–54.
16. Touratier F., Carlotti F., Gorsky G. Individual growth model for the appendicularian *Oikopleura dioica* // *Ibid.* – 2003. – 248. – P. 141–163.
17. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Объектно-ориентированная модель функционирования планктонного сообщества шельфа // *Морской гидрофизический журнал.* – 2004. – № 6. – С. 43–61.
18. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Моделирование возникновения и распространения гипоксии на мелководье // *Морской экологический журнал.* – 2006. – 5, № 3. – С. 57–69.
19. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Объектно-ориентированная химико-биологическая модель экосистемы на мелководье // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа.* – 2007. – Вып. 13. – С. 41–51.

20. Васечкина Е.Ф. Интегральная модель деятельного слоя Черного моря // Морской гидрофизический журнал. – 1985. – № 6. – С.23 – 29.
21. Якушев Е.В., Неретин Л.Н., Волков И.И. Математическое моделирование трансформации соединений азота и восстановленной серы в аэробных, анаэробных и переходных между ними условиях на примере редокс-зоны Черного моря // Геохимия. – 1994. – № 10. – С. 1489 – 1502.
22. Дебольская Е.И., Якушев Е.В. Моделирование формирования заморозов и анаэробных условий в водных экосистемах // Наука Кубани. – 2000. – № 4. – С. 19 – 35.
23. Ляхин Ю.И. О скорости обмена кислородом между океаном и атмосферой // Океанология. – 1978. – XVIII, вып. 6. – С. 1014 – 1021.
24. Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М. и др. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Черного моря // Там же. – 2002. – 42, № 1. – С. 60 – 74.
25. Якушев Е.В., Михайловский Г.Е. Моделирование химико-биологических циклов в Белом море. Расчет сезонной изменчивости фосфора, азота и кислорода // Там же. – 1993. – 33, №5. – С. 695 – 702.
26. Carlotti F., Sciandra A. Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1989. – 56. – P. 225 – 242.
27. Carlotti F., Nival P. Model of copepod growth and development: moulting and mortality in relation to physiological processes during an individual moult cycle // Ibid. – 1992. – 84. – P. 219 – 233.
28. Хайлов К.М., Попов А.Е. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. – 1983. – № 15. – С. 3 – 15.
29. 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.
30. Горбунов А.Е. Прогностическая модель пелагического сообщества Черного моря // Модели океанских процессов. – М.: Наука, 1989. – С. 271 – 281.
31. Baird M. Technical Description of the Ecological Model // CSIRO Land and Water. – Sydney. – 2001. – 35 p.
32. Васечкина Е.Ф. Сравнительный анализ наблюдаемых и имитационных пространственных распределений планктона // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2008. – Вып. 14. – С. 291 – 303.

Морской гидрофизический институт НАН Украины,
Севастополь

Материал поступил
в редакцию 22.04.08
После доработки 21.07.08

ABSTRACT Method of individual-oriented modeling of marine ecosystems combining traditional modeling methods is considered. The proposed method is at the junction of a few scientific directions relating to various knowledge areas. It is illustrated by description of chemical-biological individual-oriented model of plankton community on shallow waters of the Black Sea northwestern shelf and by some results obtained due to its operation. The model includes description of copepod life cycle which constitute one of widely spread and numerous zooplankton groups. Comparative analysis of numerical experiments carried out in various environmental conditions is done.