

Е.Ф. Васечкина, В.Д. Ярин

Моделирование динамики возрастной структуры популяций свободноплавающих копепод Черного моря

Динамика возрастной структуры популяций копепод исследуется с помощью химико-биологической модели экосистемы мелководья, разработанной в рамках технологии объектно-ориентированного моделирования морских экологических систем. Прототипом модельного вида копепод является *Euterpina acutifrons*, отряд Naupacticoidea. В работе приведено подробное описание параметризаций, использованных для описания жизненного цикла этого вида. Анализируются результаты численных экспериментов, в которых исследовались эволюция генерации копепод от первой стадии развития, установление стационарной возрастной структуры при различных температурных и трофических условиях, а также возникновение популяционных волн как последствий воздействия на популяцию дестабилизирующих факторов.

В настоящее время возрастная структура популяций планктонных организмов исследована крайне недостаточно, за исключением нескольких видов крупных копепод. Между тем знания о естественной сезонной динамике возрастной структуры играют большую роль при оценке текущего состояния популяции и прогноза ее развития. Изучение возрастной структуры по натурным данным сталкивается с большими трудностями из-за сложности идентификации видов на ранних стадиях развития особей. Особенно это касается науплиальных стадий, которые практически неотличимы у разных видов. В связи с этим представляет интерес исследование процессов, связанных с формированием возрастной структуры, в рамках модельного подхода, при котором можно контролировать внешние условия развития популяций гидробионтов и иметь полную информацию о модельной динамике.

В настоящей работе рассматривается моделирование динамики возрастной структуры популяций копепод с помощью химико-биологической модели экосистемы мелководья, разработанной в рамках технологии объектно-ориентированного моделирования морских экологических систем. Этот подход объединяет и органически сочетает в себе экологию моря, численное моделирование гидрофизических и гидрохимических процессов и полей и объектно-ориентированное моделирование живых компонентов экосистемы [1]. Модель подробно рассмотрена в работах [1 – 3], поэтому здесь будет приведено лишь ее краткое описание. Настоящая модификация модели включает в себя описание жизненного цикла свободноплавающих копепод – одной из наиболее широко распространенных и многочисленных таксономических групп зоопланктона, что позволяет отслеживать динамику возрастной структуры популяций этих гидробионтов.

Описание модели. Модель состоит из трех блоков, которые условно можно обозначить как «гидрология», «гидрохимия» и «биология». Гидрологический блок представлен двухслойной интегральной моделью, в которой верхний слой, ограниченный слоем скачка, переменным во времени, отожде-

© Е.Ф. Васечкина, В.Д. Ярин, 2010

ствляется 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). Горизонтальный масштаб неоднородностей (пятен), порождаемых описываемыми в модели биологическими процессами, существенно меньше масштаба основных энергонесущих вихрей в прибрежной зоне. Размеры расчетной области – 10×10 км; адвективный перенос в пределах этой области остается практически неизменным по пространству и соответственно не оказывает существенного влияния на процессы, происходящие внутри расчетной области, что дает основание ограничиться турбулентным процессом обмена.

Используемая гидродинамическая модель представляет собой упрощенный вариант интегральной модели верхнего слоя Черного моря [4], включающей в себя описание процессов вовлечения и антивовлечения. При вовлечении, когда толщина верхнего слоя возрастает, 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 (граница перемешанного слоя сдвигается вверх), и в этом случае нижний слой не влияет на характеристики верхнего (однако в результате газо- и теплообмена через поверхность температура и содержание кислорода в перемешанном слое могут измениться). Таким образом, двухслойная модель с переменным во времени верхним слоем вносит дополнительное слагаемое в уравнения для гидрохимических переменных:

$$\frac{\partial Y_i^0}{\partial t} = K_x \nabla^2 Y_i^0 + F_i^0 + A_i^0 + \frac{\Omega}{h} (Y_i^h - Y_i^0) \quad \text{для верхнего слоя,} \quad (1)$$

$$\frac{\partial Y_i^h}{\partial t} = K_x \nabla^2 Y_i^h + F_i^h + A_i^h + \frac{\Omega}{H-h} (Y_i^h - Y_i^0) \quad \text{для нижнего слоя,} \quad (2)$$

$$\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}, \quad \Omega = \frac{\Gamma^{h-0} - \Gamma^{h+0}}{T^0 - T^h}.$$

Здесь Y_i^0 и Y_i^h – переменные гидрохимического блока в верхнем и нижнем слоях соответственно; F_i , A_i – функции источников (стоков), определяемые химическими и биологическими процессами соответственно; Γ^{h-0} и Γ^{h+0} – потоки тепла на нижней границе перемешанного слоя и верхней границе нижнего слоя соответственно; T^0 и T^h – температура воды верхнего и нижнего слоев соответственно; H – глубина бассейна; h – глубина верхнего перемешанного слоя; K_x – коэффициент горизонтальной диффузии.

При построении гидрохимического блока использовалась модель, разработанная ранее для условий редокс-зоны Черного моря [5] и учитывающая процессы, происходящие в аэробных, анаэробных и переходных между ними условиях. Переменными блока являются концентрации: взвешенного и рас-

творенного органического азота (*PON*, *DON*), аммония (NH_4^+), нитритов (NO_2^-), нитратов (NO_3^-), сероводорода (H_2S), элементарной серы (S^0), тиосульфатов ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$), сульфатов (SO_4^{2-}) и кислорода (O_2). Модель описывает процессы аммонификации, нитрификации, нитратредукции, тиоденитрификации, окисления сероводорода, сульфатредукции, ассимиляции аммония автотрофными микроорганизмами.

Биологический блок представлен объектно-ориентированной моделью, включающей в себя описание фитопланктона, зоопланктона (в том числе простейших) и придонной флоры. Базовым объектом модели является совокупность идентичных организмов какого-либо вида, содержащихся в объеме воды цилиндрической формы. Это основная структурная единица модели, для которой определены свойства и функции поведения: способность объекта продуцировать биомассу, оценивать градиент поля пищевого ресурса и двигаться для улучшения условий питания, потреблять доступную пищу и самому служить пищей для следующего звена трофической цепи. Постулируется, что организмы данного объекта в течение модельного шага по времени находятся в пределах его объема, где могут перемещаться как по вертикали, так и по горизонтали. 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. Изменение состояний этих 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.

Недостатком предыдущих вариантов объектно-ориентированной модели (ООМ) было довольно грубое представление репродукции гидробионтов, поэтому в настоящей модификации была использована параметризация процессов роста и репродукции организмов зоопланктона, предложенная в работах [6, 7]. В настоящей работе рассматривается один вид копепод – *Euterpina acutifrons*, однако при введении соответствующих коэффициентов в параметризации физиологических функций любой другой вид может быть легко добавлен в ООМ. *Euterpina acutifrons* является одним из немногих видов свободно-плавающих копепод отряда Harpacticoida, обитающих в пелагиали.

С помощью объектов моделируется динамика популяций копепод и простейших. Последние имеют более простую схему размножения путем деления. Трофическая модель, управляющая процессами питания, выделения, смертности организмов, описана в работе [3]. Уравнения динамики биомассы растительного планктона идентичны, приведенным в работе [1]. Динамика поля фитопланктона определяется освещенностью, температурой воды, концентрацией биогенных элементов, максимальной скоростью роста и отмирания клеток, а также интенсивностью выедания фитофагами, для которых фитопланктон является основным ресурсом питания. В нижнем слое учитывается влияние, которое оказывает на рост фитопланктона затемненность воды растительными клетками верхнего слоя. Поля фитопланктона, органического вещества и всех прочих гидрохимических переменных модели рассчитываются отдельно для верхнего и нижнего слоев. Результирующая эффективная

биомасса, которая может быть использована на рост зоопланктона, рассчитывается с учетом текущего положения границы между двумя слоями. В той же пропорции, соответствующей соотношению между толщинами двух слоев, окружающая среда получает вещества, выделяемые в результате жизнедеятельности планктонных организмов.

Модель жизненного цикла копепод. Жизненный цикл копепод представляется состоящим из 12 последовательных стадий развития. 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 явном виде не задается. Предполагается, что при переходе старших копеподитных стадий во взрослое состояние деление на мужской и женский пол происходит примерно поровну.

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. В природе продолжительность возрастных стадий, скорость роста, смертность рачков и другие индивидуальные характеристики на разных этапах развития меняются в широких пределах. Преимущество ООМ по сравнению с другими способами моделирования динамики планктона в том, что в ООМ эти величины не параметризуются единообразно для всей популяции, а являются свойствами отдельных планктонных объектов и рассчитываются исходя из конкретных условий, в которых существуют эти объекты.

Рост биомассы взрослой особи описывается соотношением между количеством усвоенных ресурсов и затратами на метаболизм:

$$\frac{dW}{dt} = C - U - R - T, \quad (3)$$

где W – вес особи, C – масса потребленного в единицу времени пищевого ресурса, U – неусвоенная 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 очередная линька особи. В это время скорость роста замедляется. Таким образом, скорость потребления выражается формулой:

$$C' = C(F)C(T_w)C(W)C(W - X_i), \quad (4)$$

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

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

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

Числовые значения параметров, использованных в модели жизненного цикла копепод

Параметр	N1	N2	N3	N4	N5	N6	C1	C2	C3	C4	C5	Adults
Критический вес X_i , мг с.м.	0,063	0,078	0,1	0,13	0,16	0,20	0,25	0,28	0,34	0,4	0,48	0,93
Максимальная скорость роста C^{\max} , мг/сут	0,25	»	»	»	»	»	»	»	»	0,30	»	0,35
Температурный коэффициент p_1	0,2	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Температурный коэффициент p_2	1,1	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Показатель экспоненты в аллометрическом соотношении p_3	0,75	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Коэффициент усвоения пищи p_4	0,7	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Коэффициент стандартного обмена p_5 , 1/сут	0,04	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Коэффициент активного обмена p_6	0,3	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Максимальная скорость репродукции p_7 , мг/(сут· инд)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4
Показатель экспоненты p_8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
Пороговый уровень удельной скорости роста p_9 , 1/сут	0,01	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Коэффициент формы кривой p_{10} , 1/сут	0,008	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Максимальная смертность p_{11} , 1/сут	0,50	»	»	»	»	»	0,35	0,20	»	»	»	»
Минимальная смертность p_{12} , 1/сут	0,00	»	»	»	»	0,15	0,00	»	»	»	»	»
Пороговая концентрация живого вещества D_0 , мг/м ³	300	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Показатель экспоненты β	0,85	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»

Примечание: (») – то же значение, что и слева.

В предыдущих формулах C^{\max} – максимальная скорость роста; j – индекс, обозначающий различные виды пищевых ресурсов (фитопланктон, простейшие, взвешенное органическое вещество); D_j^l – доступный пищевой ресурс j -го типа; J_{ij} – элементы матрицы пищевых предпочтений; p_i – эмпирические коэффициенты. В таблице приведены числовые значения всех эмпирических коэффициентов, использованных в модели.

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 [8, 9]. Для учета этого явления в формулы для расчета скорости потребления и обмена был введен дополнительный множитель K_d , описывающий степенную зависимость от концентрации живого вещества в сгущении:

$$C = K_d C', \quad R = p_5 W K_d + p_6 C, \quad K_d = \begin{cases} 1, & D \leq D_0, \\ (D/D_0)^{-\beta}, & D > D_0, \end{cases} \quad (5)$$

где D – средняя плотность биомассы копепод в месте расположения объекта, D_0 – пороговое значение, β – эмпирический коэффициент.

Предполагается, что репродукция возможна 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:

$$T = p_7 \frac{W^{p_8}}{W^{p_8} + X_{12}^{p_8}}, \quad (6)$$

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.

Репродуктивный процесс в модели сопровождается появлением нового объекта класса «зоопланктон», 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 некоторых допустимых пределах. Полагается, что время жизни самок превышает это число в n_f раз ($n_f = 1,5 \dots 2,5$). После достижения самцами заданного максимального возраста 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 числен-

ность 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

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

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 3 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 аппроксимируется функцией удельной скорости роста копепод G_s , а также зависит от стадии развития, поскольку от нее зависят числовые значения коэффициентов, входящих в формулу:

$$m = \begin{cases} p_{11}, & G_s < p_9, \\ p_{12} + \frac{(p_{11} - p_{12})(p_9 - p_{10})}{G_s - p_{10}}, & G_s \geq p_9, \end{cases} \quad (7)$$

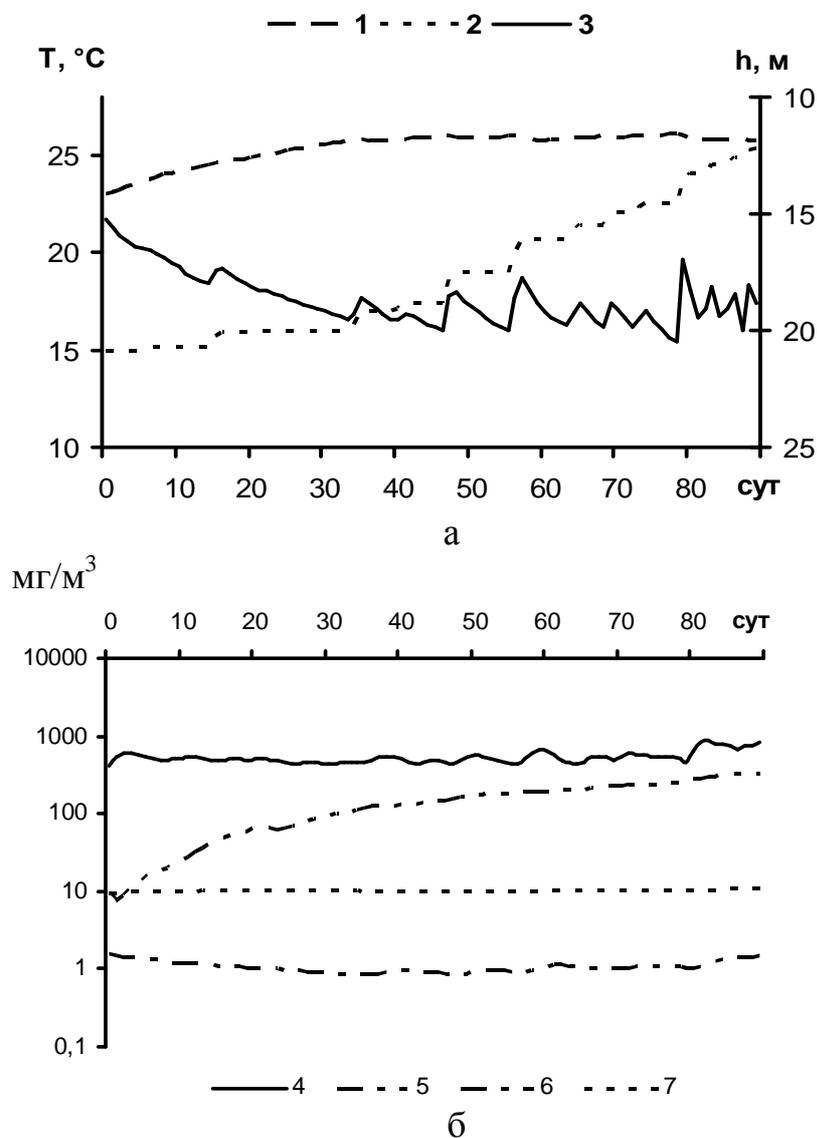
$$G_s = \frac{C - U - R}{W}.$$

Смертность организмов существенно повышается при переходе от науплиальных стадий к копеподитным, затем коэффициент смертности вновь снижается.

Анализ результатов численных экспериментов. Было выполнено три серии имитационных экспериментов по исследованию динамики возрастной структуры популяции модельного вида копепод. В первой исследовалось развитие генерации, начиная от первой стадии развития N1 при различных температурных и трофических условиях. Во второй изучался процесс установления стационарной возрастной структуры при задании в начальный момент случайного распределения объектов по стадиям роста. Анализировались различия в возрастной структуре при благоприятных и неблагоприятных условиях роста популяции. Третья серия экспериментов выполнялась для изучения возникновения популяционных волн, появляющихся в результате воздействия дестабилизирующих факторов на развитие популяций.

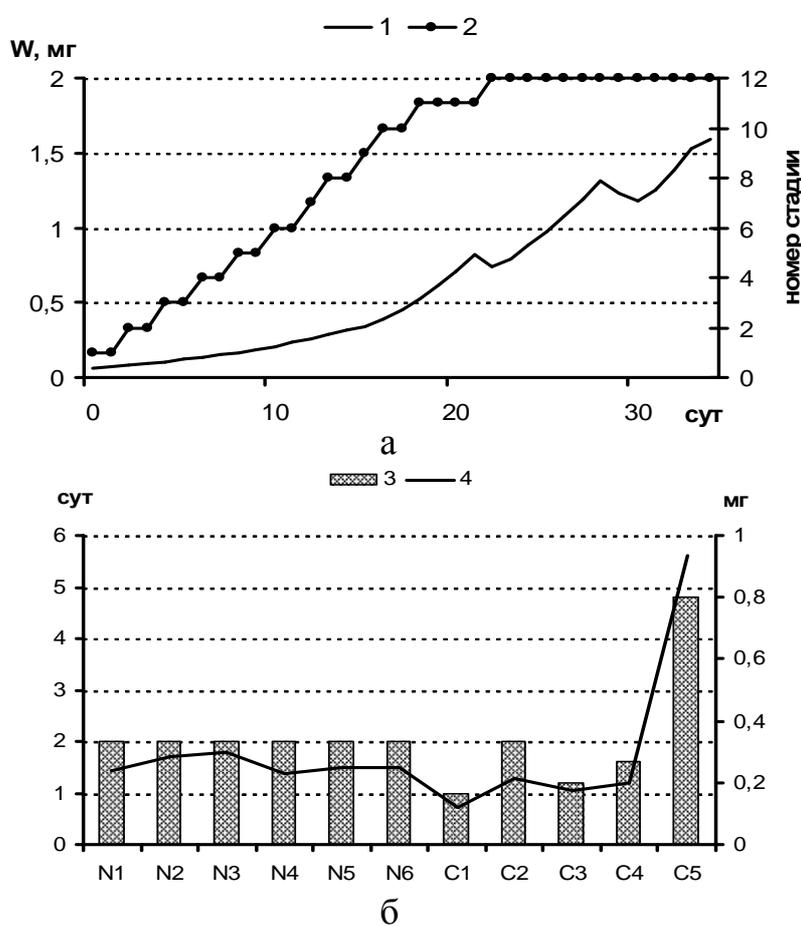
Расчетная область представляла собой бассейн глубиной 30 м с горизонтальными размерами 10 × 10 км. На боковых границах задавались условия периодичности. В начальный момент с помощью датчика случайных чисел вычислялись координаты объектов, имитирующих живые элементы экосистемы. Начальное значение плотности биомассы объекта зоопланктона – 170 мг/м³, одинаковое для объектов, имитирующих простейших и копепод. Средняя биомасса фитопланктона в начальный момент в верхнем слое –

650 мг/м³, в нижнем – 40 мг/м³. Концентрации органических и неорганических соединений азота в начале расчета задавались соответствующими стационарному состоянию системы, параметры которого были определены в других экспериментах [1]. Температура воздуха в течение всего модельного времени была постоянной, 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 и 1 сут – для биологического блока, шаг по пространству – 200 м.



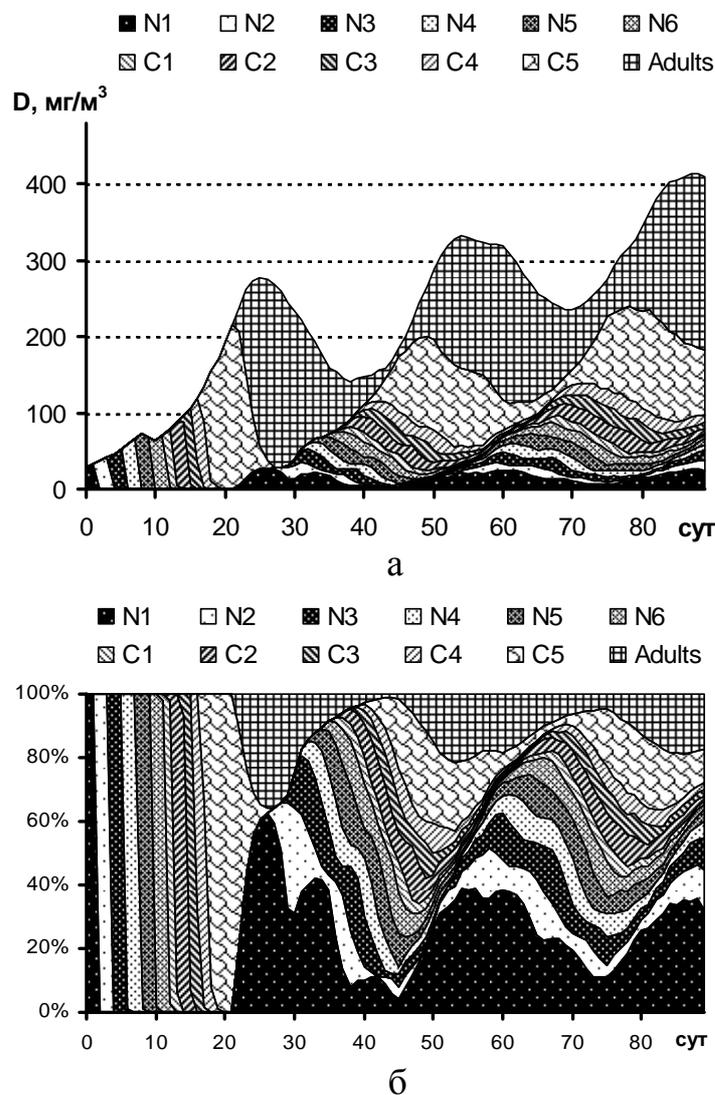
Р и с. 1. Графики изменчивости гидрологических и трофических условий расчета: а – температура воды в верхнем (1) и нижнем (2) слоях, а также глубина перемешанного слоя (3); б – средние величины биомассы фитопланктона (4), простейших (5), концентраций взвешенного (6) и растворенного (7) органического азота

Обеспеченность пищевыми ресурсами и гидрологические условия расчета показаны на рис. 1. При постоянной температуре воздуха и переменном ветре происходит прогрев верхнего слоя. Нижний слой также периодически получает тепло (при колебании термоклина), его температура постепенно растет. Концентрации пищевых ресурсов для копепод в течение всего времени расчета сохраняются приблизительно на одном и том же уровне. Это достигается заданием в начальный момент сбалансированных между собой значений концентраций органического и неорганического азота и биомассы фитопланктона в верхнем и нижнем слоях. Такие условия являются вполне удовлетворительными для нормального роста популяции, о чем свидетельствует экспоненциальный рост биомассы в первые 25 сут модельного времени. При задании в модели более низкой температуры воды скорость роста популяции копепод оказывается заметно меньше, а длительность прохождения организмами последовательных стадий развития увеличивается. Недостаток питательных веществ также приводит к замедлению роста, а потом и к снижению биомассы копепод (и простейших) в системе.



Р и с. 2. Развитие первой генерации копепод: 1 – средний вес особей; 2 – преобладающая стадия развития; 3 – средняя длительность стадий; 4 – разность критических весов последующих стадий развития особей – потенциальный весовой барьер перехода в следующую стадию $X_{i+1} - X_i$

Первая генерация копепод в течение 20 – 25 сут последовательно проходит стадии развития от N1 до взрослых особей, каждая из стадий занимает 1 – 2 сут. Изменения среднего веса особей и преобладающей стадии развития в процессе эволюции первой генерации показаны на рис. 2, а. На рис. 2, б приведены в сравнении средняя длительность последовательных стадий развития особей и график потенциального весового барьера, который нужно преодолеть организмам, чтобы перейти в следующую стадию развития $X_{i+1} - X_i$. Как видим, эти величины хорошо коррелируют между собой.



Р и с. 3. Развитие популяции модельного вида копепод при задании в начальный момент объектов стадии N1: а – динамика биомассы, средней по расчетной области; б – возрастная структура популяции (численность разных стадий развития в процентах к общей численности популяции)

Рис. 3, а демонстрирует динамику биомассы каждой стадии развития, на рис. 3, б показана динамика возрастной структуры, где численность каждой стадии представляется в процентном отношении к общей численности популяции в расчетной области. Общая биомасса популяции экспоненциально растет, за исключением времени перехода от науплиальных стадий к копеподитным, когда рост биомассы популяции несколько замедляется из-за повышения смертности особей. После достижения первой генерацией взрослого состояния и до конца модельного расчета наблюдается присутствие в популяции особей всех стадий развития одновременно. Первая генерация успевает дважды произвести кладку яиц до истечения времени жизни (в этом расчете максимальный возраст самцов 27 ± 5 дней, самок 38 ± 5 дней), это видно на графике динамики биомассы науплиусов стадий N1 – N3 в промежутке между 20-ми и 40-ми модельными сутками. В последующее время такие волны сглаживаются, поскольку обеспеченность ресурсами меняется в расчетной области неравномерно: живые объекты, находясь в разных трофических условиях, питаются по-разному, соответственно кладка яиц происходит у них в разное время. Волны на графиках биомассы, вызванные наличием в популяции в начальный момент только одной стадии развития, сглаживаются со временем, возрастная структура стабилизируется.

Стационарный возрастной состав популяции был оценен путем проведения расчетов на установление с заданием в начальный момент случайного распределения особей разных стадий развития. Рис. 4 иллюстрирует различия в стационарной возрастной структуре популяции модельного вида копепод при благоприятных и неблагоприятных условиях роста.

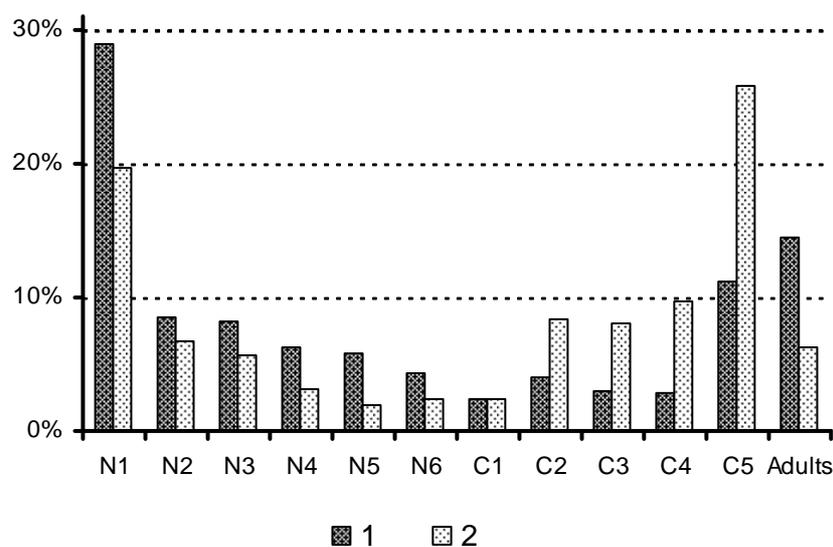
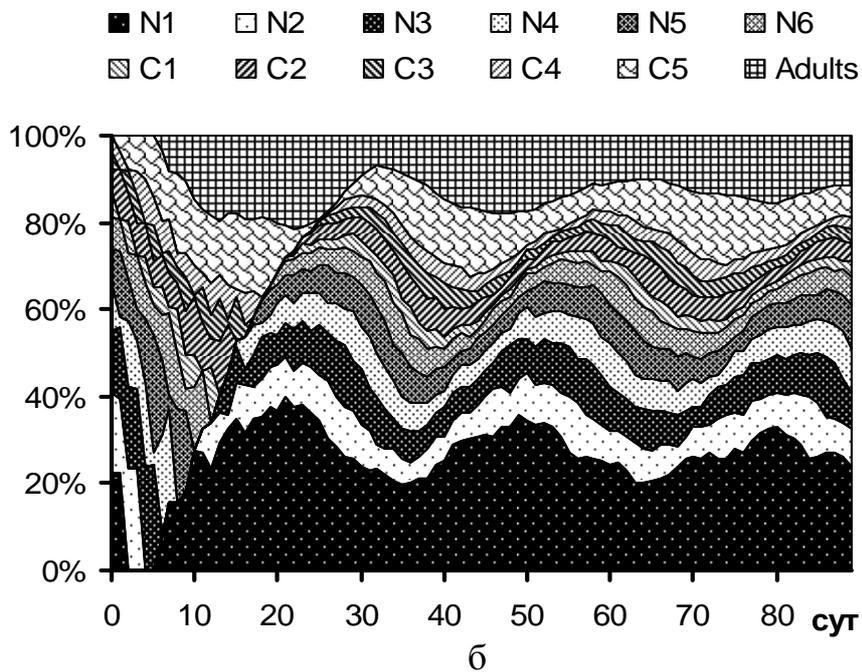
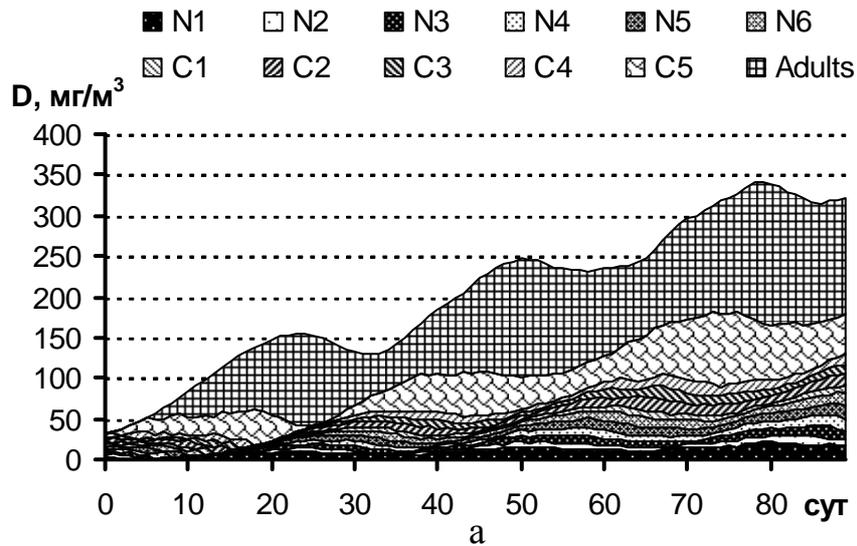


Рис. 4. Возрастной состав популяции модельного вида копепод (численность разных стадий развития в процентах к общей численности популяции): 1 – стационарное состояние при стабильно хороших трофических условиях и оптимальной температуре воды; 2 – при неблагоприятных условиях (недостаточно ресурсов, относительно низкая температура воды)

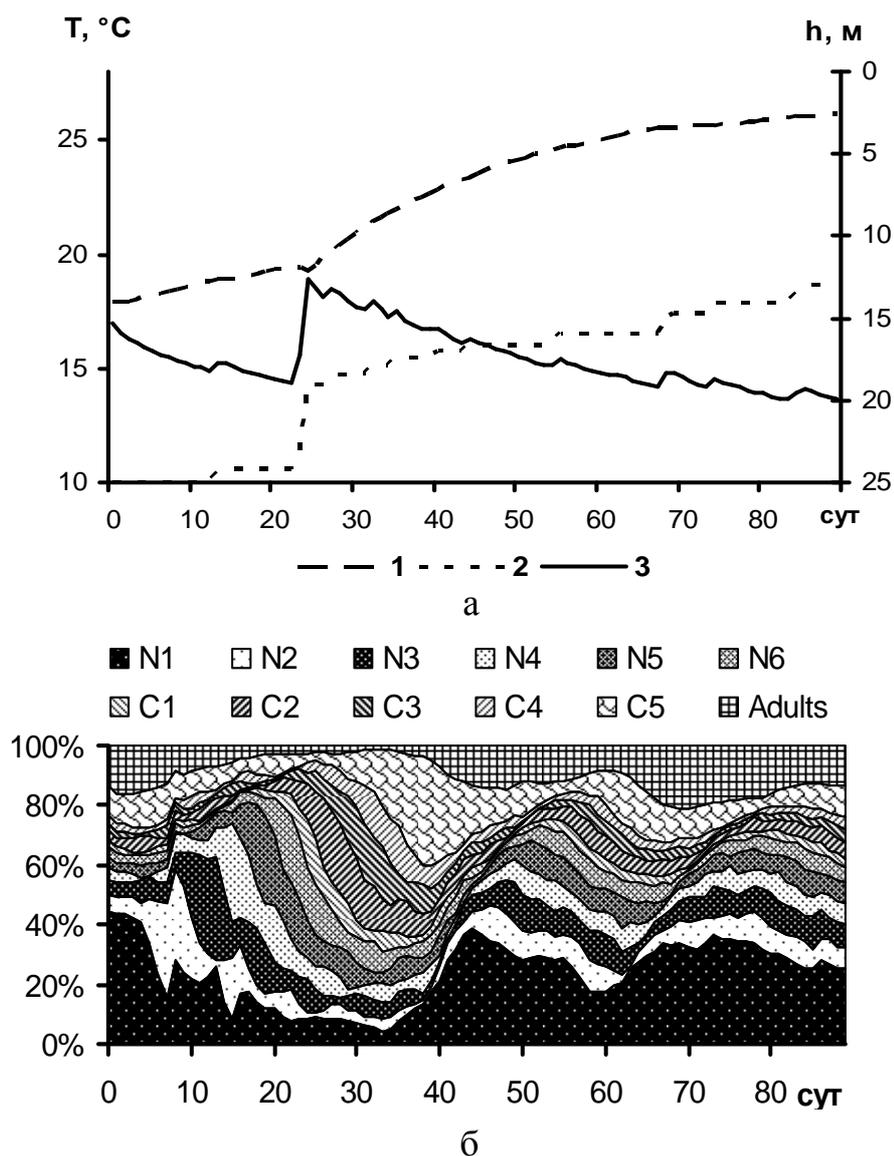
При изобилии пищевых ресурсов и благоприятной температуре устанавливается состояние, когда почти 30 % численности популяции составляют науплиусы стадии развития N1 и около 15 % – взрослые особи. Численность стадий N2 – N6 снижается по мере увеличения номера стадии от 8,5 до 4,5 %. Копеподитные стадии, за исключением C5, составляют 2 – 4 %. Максимальная из всех копеподитных стадий доля численности особей, находящихся на стадии C5, – 11 %, видимо, объясняется тем, что для перехода из C5 во взрослое состояние особи необходимо увеличить свою массу почти вдвое (таблица). Полученный стационарный возрастной состав популяции действительно стабилен для сходных условий – это подтвердили численные эксперименты, выполненные при разных управляющих и начальных условиях: варьировался максимальный возраст самцов и самок (до 50 и 75 сут соответственно), возрастная структура популяции в начальный момент, запасы пищевых ресурсов, температура воды. Если пищевых ресурсов оказывалось недостаточно для нормального роста особей и биомасса популяции снижалась, возрастной состав менялся в сторону уменьшения численности взрослых особей и науплиальных стадий и увеличения доли копеподитов, особенно существенно увеличивалась численность стадии C5 (до 26 – 28 %). К такому же результату приводило снижение температуры воды до 16 – 18 °С.

В экспериментах наблюдалось явление, которое можно назвать «популяционной волной», понимая под этим чередование во времени относительно многочисленных и малочисленных стадий развития генерации. Такое чередование могло сопровождаться и соответствующими колебаниями биомассы всей популяции. Популяционные волны наиболее четко видны на графиках модельной динамики биомассы и численности популяции, полученных при задании в начальный момент только объектов стадии N1 (рис. 3). Такие же волны возникают при изъятии в какой-то момент одной или нескольких стадий развития. Период популяционных волн совпадает с периодом созревания особей – в среднем 23 – 25 сут. На рис. 5 показана динамика плотности популяции и ее возрастной структуры при задании в начальный момент всех стадий развития, кроме C5 и Adults. Поскольку эти стадии составляют основную часть биомассы популяции (рис. 3, а), их изъятие в начальный момент времени, естественно, приводит к возникновению волн на графике общей биомассы популяции. Видно, что со временем волна сглаживается и устанавливается стационарная возрастная структура, близкая к представленной на рис. 4.

Аналогичные волны вызываются также неблагоприятными изменениями условий развития популяции – снижением температуры воды, гипоксией, голоданием. По всей видимости, это связано с тем, что организмы на разных стадиях развития по-разному реагируют на ухудшение жизненных условий. Соответственно относительно больше падает численность наиболее уязвимой стадии, что и является причиной возникновения популяционной волны. При длительном воздействии неблагоприятных условий повторные колебания общей биомассы могут иметь достаточно длинный период и не наблюдаться на фоне короткопериодных процессов, связанных с изменениями внешних воздействий. Однако на графиках динамики возрастной структуры эти волны хорошо видны, и их период определяется длительностью созревания планктонных животных (рис. 6).



Р и с. 5. Популяционные волны в изменчивости биомассы популяции модельного вида копе-под: *a* – динамика биомассы, средней по расчетной области; *б* – возрастная структура популяции (численность разных стадий развития в процентах к общей численности популяции; в начальный момент заданы объекты стадий от N1 до C4)

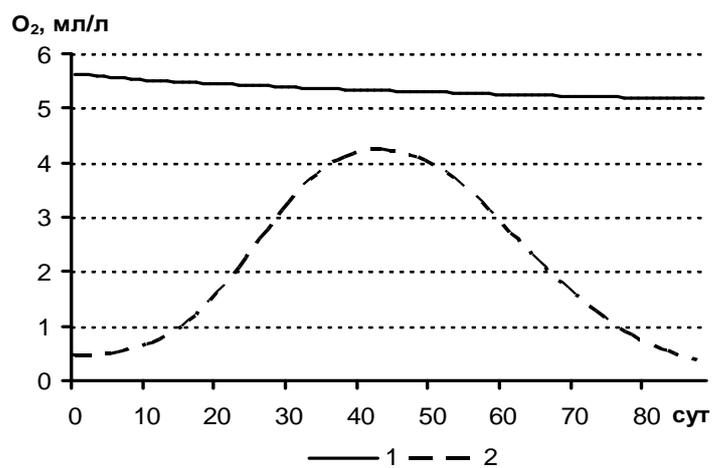


Р и с. 6. Популяционные волны вследствие воздействия неблагоприятных температурных условий в первые 20 сут развития популяции: *а* – гидрологические условия численного эксперимента (1 – температура верхнего слоя, 2 – температура нижнего слоя, 3 – толщина перемешанного слоя); *б* – динамика возрастной структуры популяции

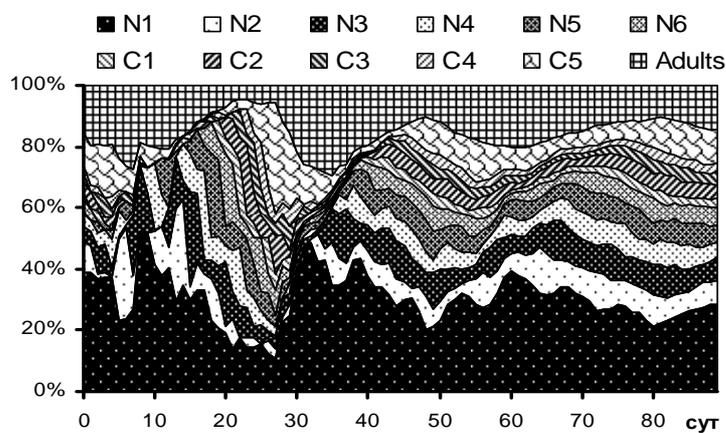
В качестве начальных условий численного эксперимента, результаты которого представлены на рис. 6, задавалась возрастная структура, соответствующая стационарному состоянию популяции, запасы пищевых ресурсов также удовлетворяли условиям стабильного развития. В качестве неблагоприятного фактора развития рассматривалось воздействие пониженной температуры верхнего и нижнего слоев (соответственно 18 и 10 °С). Популяция развивалась при пониженной температуре в течение 20 сут модельного вре-

мени, после чего фактор угнетения роста популяции был устранен. Из рисунка видно, что колебания возрастного состава популяции наблюдались и после окончания действия угнетающего фактора. Повторные минимумы численности всех стадий наблюдались последовательно, начиная с 60-х сут модельного времени, хотя внешние условия были стабильны и благоприятствовали нормальному развитию популяции (рис. 6, а, б).

К аналогичным последствиям приводит воздействие гипоксии в нижнем слое (рис. 7). В течение первых 20 сут численного эксперимента популяция испытывала воздействие недостатка кислорода, которое затем было устранено (рис. 7, а). Однако повторное снижение численности разных стадий копепода наблюдалось и после окончания воздействия неблагоприятного фактора. Обеспеченность пищевыми ресурсами и температура поддерживались оптимальными для развития популяции.



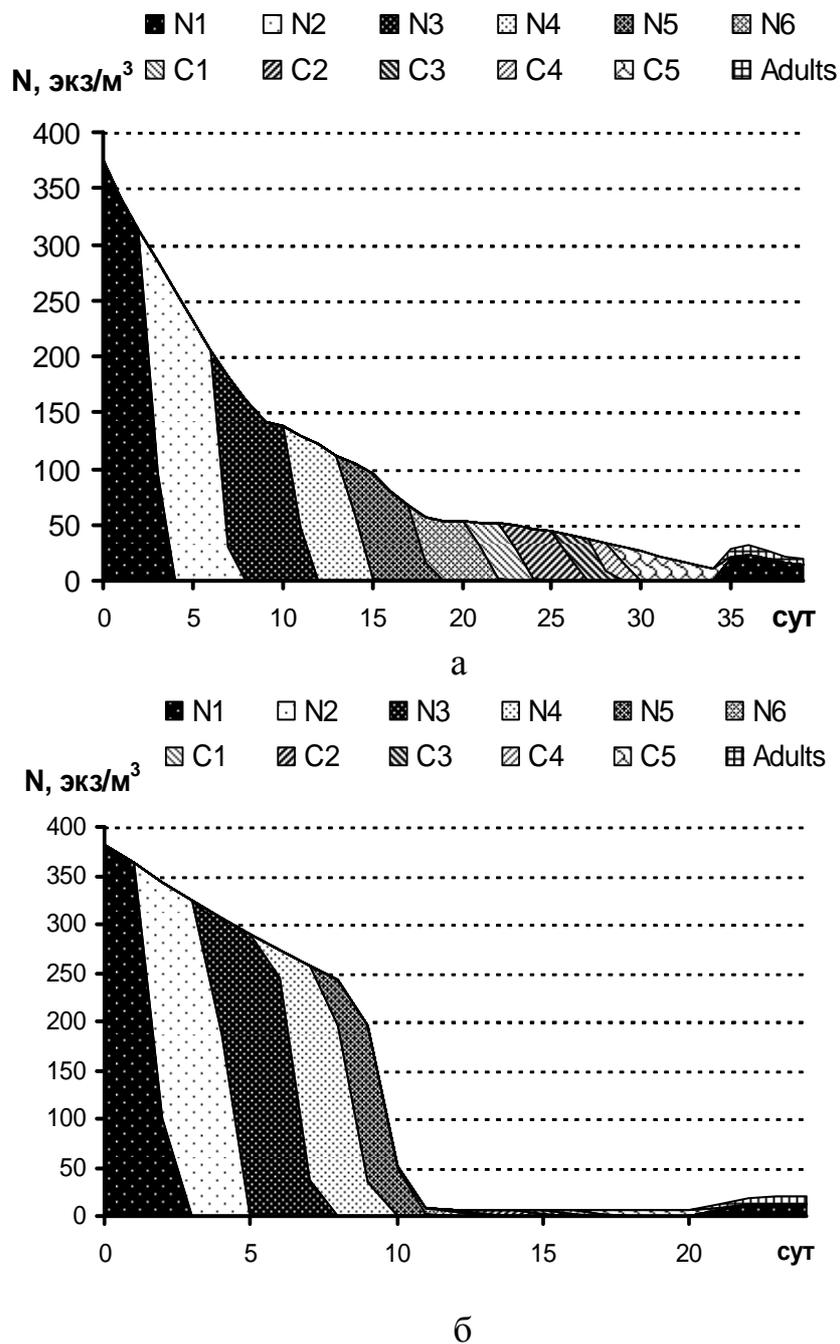
а



б

Р и с. 7. Популяционные волны вследствие воздействия гипоксии в первые 20 сут развития популяции: а – гидрологические условия численного эксперимента (1 – содержание кислорода в верхнем слое, 2 – содержание кислорода в нижнем слое); б – динамика возрастной структуры популяции

Рис. 8 иллюстрирует причины возникновения популяционных волн в экспериментах с воздействием пониженной температуры и гипоксии, представленных на рис. 6 и 7. На этом рисунке показана динамика возрастной структуры при развитии популяции начиная со стадии N1.



Р и с. 8. Развитие популяции от стадии N1 при неблагоприятных условиях: *а* – при пониженной температуре воды; *б* – в условиях гипоксии в нижнем слое

На рис. 8, а представлены результаты расчета с воздействием пониженной температуры, а на рис. 8, б – расчета с наличием гипоксии в нижнем слое. Как видим, неблагоприятные температурные условия приводят к резкому снижению численности всех стадий развития копепод. Сильнее других реагируют особи, находящиеся на ранних стадиях развития (N1 – N3). В отличие от низкой температуры недостаток кислорода особенно плохо переносится особями при переходе от науплиальных стадий к копеподитным. В этом периоде развития копепод их естественная смертность заметно увеличивается, что в сочетании с воздействием гипоксии приводит чуть ли не к полному вымиранию популяции. Таким образом, причиной возникновения популяционной волны и в том и в другом случае является нарушение соотношений между численностью разных стадий развития, т.е. нарушение устойчивой возрастной структуры популяции.

Заключение. Анализ результатов численных экспериментов, выполненных с помощью модели, подтверждает исходную предпосылку работы о том, что подобная модель может рассматриваться как полезный инструмент исследования биологических процессов, недоступных для прямого наблюдения *in situ*. Действительно, данные полевых наблюдений, дающие информацию о динамике возрастной структуры копепод в естественных условиях, практически отсутствуют. Обычно при обработке проб подсчитывается число самцов, самок и копеподитов без разграничения по стадиям развития. В связи с этим представляет интерес рассмотрение имитационных данных, полученных с помощью модели, в которой заложено детальное описание основных физиологических функций организмов и имитируются внешние воздействия среды на популяцию. Задавая разные условия существования для популяции, исследователь может изучать ее адаптационные возможности.

Результаты, полученные в экспериментах, не противоречат литературным данным об изменчивости возрастного состава популяций копепод при разных трофических условиях [10]. Так, известно, что активный рост численности популяции при избытии ресурсов и благоприятных температурных условиях сопровождается повышенным количеством науплиусов и взрослых особей. В более суровых условиях копеподитные стадии превалируют над взрослыми особями и науплиусами.

Выполненные имитационные эксперименты показали, что при отсутствии хищника в популяции могут возникать колебания численности особей и соответствующие колебания биомассы популяции, аналогичные колебаниям, связанным с хищничеством. Они возникают в результате относительно кратковременного воздействия на популяцию дестабилизирующих факторов различной природы. После прекращения возмущающего воздействия эти колебания сохраняются еще в течение некоторого времени. Такие популяционные волны отмечались по данным наблюдений за естественными популяциями гидробионтов. Например, известны колебания численности взрослых особей в популяциях рыб с периодом, соответствующим длительности созревания. Возможная причина этих волн – колебания биомассы фитопланктона определенной размерной группы, необходимой для питания личинок этих рыб, что, в свою очередь, может вызываться изменчивостью гидрофизических условий.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Объектно-ориентированное моделирование экосистемы прибрежной зоны моря // Морской гидрофизический журнал. – 2009. – № 5. – С. 53 – 78.
2. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Моделирование возникновения и распространения гипоксии на мелководье // Морской экологический журнал. – 2006. – 5, № 3. – С. 57 – 69.
3. 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. – Севастополь: МГИ НАН Украины, 2007. – Вып. 13. – С. 41 – 51.
4. Васечкина Е.Ф. Интегральная модель деятельного слоя Черного моря // Морской гидрофизический журнал. – 1985. – № 6. – С.23 – 29.
5. 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.
6. Carlotti F., Sciandra A. Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development // Mar. Ecol. Prog. – 1989. – Ser. 56. – P. 225 – 242.
7. 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. – Ser. 84. – P. 219 – 233.
8. Хайлов К.М., Попов А.Е. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. – 1983. – № 15. – С. 3 – 15.
9. 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.
10. Дворецкий В.Г., Пахомова Н.А. Сравнительная характеристика популяций *Oithona similis* (Claus) в водах Печорского моря и прибрежной зоны Восточного Мурмана // Вестник МГТУ. – 2006. – 9, № 5. – С.797 – 804.

Морской гидрофизический институт НАН Украины,
Севастополь

Материал поступил
в редакцию 12.08.08

АНОТАЦІЯ Динаміка вікової структури популяцій копеподів досліджується за допомогою хіміко-біологічної моделі екосистеми мілководдя, розробленої в рамках технології об'єктно-орієнтованого моделювання морських екологічних систем. Прототипом модельного виду копеподів є *Euterpina acutifrons*, ряд *Harpacticoida*. У роботі наведено докладний опис параметризацій, використаних для опису життєвого циклу цього виду. Аналізуються результати чисельних експериментів, в яких досліджувалися еволюція генерації копеподів від першої стадії розвитку, встановлення стаціонарної вікової структури за різних температурних і трофічних умов, а також виникнення хвиль популяцій як наслідків дії на популяцію дестабілізуючих чинників.

ABSTRACT Dynamics of the age structure of copepod population is studied due to the chemical-biological model of shallow water ecosystem developed within the framework of the method of individual-oriented modeling of marine ecological systems. The prototype of the model copepod species is *Euterpina acutifrons*, class *Harpacticoida*. Detailed description of parameterizations used for describing life cycle of this species is presented. Analyzed are the results of numerical experiments which study development of copepod generation from the its first stage, development of stationary age structure at various temperature and trophic conditions, and also occurring of population waves resulting from the influence of destabilizing factors upon the population.