

ПЕРВАЯ ВЕРСИЯ МОДЕЛИ БИОЦЕНОЗА ПЕЛАГИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ В ТРОПИКАХ

И.Н.Ильин, Г.М.Алещенко

В последние годы появились многочисленные модели природных сообществ. Моделирование большинства из них затруднено, в частности, большим количеством видов и связей в сообществах, а также отсутствием достаточно полной количественной информации.

Океаническое пелагическое обрастание - одно из немногих сообществ, моделирование которых достаточно плодотворно. Однако до последних лет таких работ не было. Правда, в 1979 г. Е.П. Турпаева и А.Д. Ямпольский опубликовали математическую модель обрастания *Lepas anatifera* (Crustacea, Lepadidae) [2]. Авторы считают, что модель позволяет по эмпирическим зависимостям распределения различных размеров этого обрастателя определять локальные зоны подъема вод.

Отсутствие моделей океанического обрастания может быть объяснено недостатком до последнего времени фактического материала. Лишь недавно нами [1] была предпринята попытка разработать концептуальные основы моделирования океанического обрастания. Настоящая работа - попытка математического моделирования обрастания с учетом лишь важнейших составляющих биоценоз организмов и их взаимоотношений. Математическая модель строилась на основе несколько упрощенной блок-схемы, опубликованной ранее [1]. Модель учитывает взаимодействие циприсов двух родов *Lepadidae* (лепас *Lepas* и конходерма *Conchoderma*), обрастателей этих родов, хищников (рыб и крабов *Planes*). Наша модель численности организмов биоценоза обрастания построена для центральной части Атлантического океана при глубине хорошо обрастающего субстрата 1-3 м.

Блок-схема (рис. 1) не учитывает полихет и моллюсков, так как в подавляющем большинстве исследованных нами биоценозов они отсутствовали. Поскольку условия натурального эксперимента были достаточно постоянными, модель не учитывает влияние солености (35,7-36,3%), температуры (22-23°), скорости тока воды (в среднем 0,4 м/с), содержания растворенного кислорода (95-106%), особенностей субстрата (пенопласт бубев), месяца наблюдений (февраль-май 1970 г).

Рис. 1. Блок-схема пелагического обрастания. — - - - - положительная связь, - - - - - отрицательная связь

Модель представляет собой систему трех дифференциальных уравнений и одного линейного алгебраического уравнения, а именно:

$$\dot{x}_1(t) = (a_{11} + a_{12}x_1(t) + a_{13}x_2(t))(I - a_{14}x_1(t) - a_{15}x_2(t)) - x_1(t)(a_{16}x_3(t) + a_{17}x_4(t)),$$

$$\dot{x}_2(t) = (a_{21} + a_{22}x_1(t) + a_{23}x_2(t))(I - a_{24}x_1(t) - a_{25}x_2(t)) - x_2(t)(a_{26}x_3(t) + a_{27}x_4(t)),$$

$$x^3(t) = a_{31}(I - a_{32}x_3(t)), \quad x_4(t) = a_{41} + a_{42}x_1(t) + a_{43}x_2(t),$$

где $x_1(t)$ - удельное количество лепасов в момент времени t , $x_2(t)$ - удельное количество конходерм; $x_3(t)$ - удельное количество крабов; $x_4(t)$ - удельное количество рыб; i_j - параметры модели; точки - производные по времени соответствующих переменных.

Модель учитывает известные данные об обрастании. Но о рыбах необходимые нам данные отсутствуют. Поэтому мы были вынуждены ввести в модель показатель "привлекательность" обрастания для них. Коэффициенты a_{42} и a_{43} соответственно определяются нами как показатели привлекательности лепасов и конходерм для рыб, т.е. увеличение количества одних или других обрастателей приводит к увеличению удельного количества рыб. Эта зависимость в модели принята линейной с коэффициентами a_{42} и a_{43} .

Параметр a_{41} в этой зависимости определяет удельное количество рыб при отсутствии обрастателей.

Подобные взаимные "привлекательности" для циприсов лепасов и конходерм, используемые в первых двух дифференциальных уравнениях модели, соответствуют литературным и нашим данным. Уравнения аналогичны хорошо известным логистическим уравнениям и получены из следующих соображений. Первые слагаемые в обоих уравнениях определяют изменение количества обрастателей в отсутствие хищников. Эти слагаемые состоят из двух сомножителей. Первые сомножители задают скорость поступления личинок обрастателей на субстрат. Скорость поступления состоит из трех слагаемых, определяющих соответственно: скорость постоянного притока личинок обрастателей (a_{11} и a_{12}), увеличение скорости притока за счет наличия обрастателей на субстрате (эти зависимости приняты линейными с коэффициентами a_{12} , a_{13} и a_{22} , a_{23}). Вторые сомножители определяют влияние лимитирующего фактора на скорость изменения удельных количеств обоих обрастателей. В данном случае таким фактором является площадь субстрата. Таким образом, удельные количества обрастателей ограничены. Коэффициенты модели $a_{14} = a_{24}$ и $a_{15} = a_{25}$ учитывают площади, занимаемые соответственно лепасами и конходермами.

Вторые слагаемые в первых двух дифференциальных уравнениях модели определяют влияние хищников на удельные количества обрастателей. Коэффициенты a_{16}

и a_{26} задают скорость поедания одним крабом соответственно лепасов и конходерм. Коэффициенты a_{17} , и a_{27} задают аналогичные скорости для рыб. В модели учтено, что рыбы поедает лишь конходерм [3], а крабы - и конходерм, и лепасов, т.е. $a_{27} = 0$. Большинство параметров модели (коэффициенты a_{ij}) определены нами эмпирически при проведении вычислительных экспериментов на модели. Их значения приведены в таблице.

Рассматриваемый субстрат крабы не покидают, рыбы же свободно мигрируют в зависимости от количества обрастателей. Такая особенность поведения крабов определила скорость изменения удельного количества крабов на субстрате в виде линейной функции с параметрами a_{31} и a_{32} (третье дифференциальное уравнение модели). Коэффициент a_{31} определяет постоянную составляющую этой скорости. Коэффициент a_{32} задает максимальное количество крабов на 1 дм^2 субстрата, т.е. учитывается лимитирующее влияние площади субстрата.

На рис. 2 показан результат вычислительного эксперимента, проведенного для значений параметров модели (см. таблицу). Начальные значения удельных количеств обрастателей ($x_1(0)$, $x_2(0)$) и крабов ($x_3(0)$) - нули. Время моделирования - 40 суток.

Уже первая версия модели показала при проведении вычислительных экспериментов достаточно хорошую адекватность нашим наблюдениям на тропических океанографических полигонах. Так, модельные колебания численности *Lepadidae* в течение месяца хорошо согласуются с данными, полученными в природе. Соответствует наблюдаемому в океане отсутствие зависимости количества обрастателей от экспозиции субстрата.

В модели рост численности лепасов продолжается 12 суток, затем их количество снижается. Нечто подобное в отдельных случаях наблюдается и в действительности. Причем количество лепасов в вычислительных экспериментах было, как правило, меньше конходерм. Их численность, видимо, больше, чем у лепасов, зависит от пресса хищников. Правда, в природе такого узкого интервала плотности (после 4 суток экспозиции - около

Таблица. Значения параметров модели

Коэффициент модели	Биологический смысл	Значение
	Поступление в биоценоз	
a_{11}	циприсы лепасов	1 экз./сутки $\cdot \text{дм}^2$
a_{21}	циприсы конходерм	2 экз./сутки $\cdot \text{дм}^2$
a_{31}	крабы планес	0,005 экз./сутки $\cdot \text{дм}^2$

Привлекательность		
a ₁₂	лепасы для циприсов лепасов	0,07 сутки
a ₁₃	конходермы для циприсов лепасов	0,07 сутки
a ₂₂	лепасы для циприсов конходерм	0,001 сутки
a ₂₃	конходермы для циприсов конходерм	0,001 сутки
a ₄₂	лепасы для рыб	0
a ₄₃	конходермы для рыб	0,001
Удельная площадь основания		
a ₁₄ , a ₂₄	лепасы	0,0025 дм ²
a ₁₅ , a ₂₅	конходермы	0,0025 дм ²
Скорость поедания крабом		
a ₁₆	лепасы	10 экз./сутки
a ₂₆	конходермы	10 экз./сутки
Скорость поедания рыбами		
a ₁₇	лепасы	0 экз./сутки
a ₂₇	конходермы	100 экз./сутки
a ₄₁	Удельное количество рыб в отсутствие обрастателей	0 экз./дм ²

23-24 экз./дм²) при разных экспозициях не наблюдали. Этот недостаток модели нуждается в доработке.

Модель показала, что крабы и особенно рыбы - сильнейшие модификаторы биоценозов пелагического обрастания в океане, очень сдерживающие рост количества обрастателей. При "выключении" рыб наблюдаемая в вычислительном эксперименте картина заметно другая. Количество конходерм резко увеличивается и становится близким по величине к количеству лепасов.

Дальнейшее уточнение математического описания этих биоценозов требует учета возрастной структуры присутствующих в них видов. Это может быть сделано путем перехода от описания модели в виде обыкновенных дифференциальных уравнений к системе уравнений в частных производных. Реализация такого подхода планируется нами во второй версии модели.

Литература

1. Ильин И.Н. Концептуальные основы моделирования океанического обрастания // Мониторинг океана. М.: ИОАН, 1986. С. 130-158.
2. Турпаева Е.П., Ямпольский А.Д. О возможности обнаружения подъема вод по океаническому обрастанию // Океанология. 1979. Т. 19, вып. 6. С. 1116-1124.
3. Evans P. Growth and maturity of the barnacles *Lepas hillii* and *Lepas anatifera* // Nature. 1958. Vol. 182, N 4644. P. 1245-1246.

