

**СТРУКТУРА БИОЛОГИЧЕСКОГО БЛОКА МОДЕЛИ ЭКОСИСТЕМЫ
ЗОН АПВЕЛЛИНГА ЦЕНТРАЛЬНО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ:
ПРОСТРАНСТВЕННО ОДНОРОДНАЯ ПОДМОДЕЛЬ *N-P-Z-D-FISHES***

К. А. Подгорный

*ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград
kapborok@mail.ru*

Подгорный К. А. Структура биологического блока модели экосистемы зон апвеллинга Центрально-Восточной Атлантики: пространственно однородная подмодель *N-P-Z-D-fishes* // Труды АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Т. 1, № 1. Калининград : АтлантНИРО. С. 39–64.

Разработана структура биологического блока модели экосистемы зоны Канарского апвеллинга Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА). Рассмотрены основные особенности и наиболее важные свойства пространственно однородной подмодели *N-P-Z-D-Fishes*. Биологический блок модели будет состоять из двух основных подмоделей: четырехкомпонентной (*N-P-Z-D*) модели планктонной системы, которая в качестве модельных переменных включает в себя растворенные в воде неорганические биогенные вещества (*N*), фито- (*P*), зоопланктон (*Z*), детрит, взвешенный в толще воды (*D*), и многовидовой размерно-структурированной модели *Fishes*, которая описывает динамику основных видов промысловых рыб (сардины, круглой и плоской сардинеллы, европейской и западноафриканской ставриды, восточной скумбрии) экосистемы зон апвеллинга района ЦВА. Важное отличие и существенное преимущество модели *N-P-Z-D-Fishes* по сравнению с другими многовидовыми моделями рыб состоит в том, что в ней для каждого вида рыб, включенного в модель, одновременно рассматриваются и динамика их численности, и динамика их биомассы в каждом выбранном размерном классе. Количество размерных классов задают исходя из общего диапазона изменений биомассы для каждого вида рыб. Такой подход на каждом временном шаге моделирования позволяет одновременно получать и распределение численности рыб, и распределение биомассы по всем выделенным размерным классам. Объединение двух подмоделей – *N-P-Z-D* и *Fishes* в единый биологический блок *N-P-Z-D-Fishes* происходит через соответствующие потоки вещества, которые определяют скорости изменения тех или иных компонентов модели. На примере исследования свойств *N-P-Z-D*-подмодели было показано, что сложная временная динамика всех ее модельных переменных может быть обусловлена структурой и свойствами самой нелинейной динамической системы.

Ключевые слова: экосистема, апвеллинг, Центрально-Восточная Атлантика, математическое моделирование, многовидовая модель рыб

Podgorniy K. A. Structure of biological model block of the upwelling zones ecosystem of the Eastern-Central Atlantic: a spatially homogeneous N-P-Z-D-fishes sub-model // Trudy AtlantNIRO. 2017. New series. Vol. 1, № 1, Kaliningrad : AtlantNIRO. P. 39–64.

The structure of the biological model block of the Canary upwelling zone ecosystem of the Eastern-Central Atlantic (ECA) is developed. The main features and the most important properties of the spatially homogeneous N-P-Z-D-Fishes sub-model are considered. The biological model block will consist of two main sub-models: a four-component model (*N-P-Z-D*) of the plankton system which includes non-organic nutrients (*N*) dissolved in water, phytoplankton (*P*), zoop-

lankton (Z), detritus (D) suspended in the water as model variables, and a multispecies size-structured *Fishes* model which describes dynamics of the main commercial fish species (sardine, round sardinella and flat sardine, cunene and horse mackerel, Atlantic chub mackerel) of the ECA upwelling zones ecosystem. An important difference and significant advantage of N-P-Z-D *Fishes* model in comparison with other multispecies fish models is that abundance and biomass dynamics in each selected size class are considered for each fish species included in the model. Based on the total range of biomass changes, the number of size classes is set for each fish species. Such an approach at each time step of modeling allows simultaneously obtaining both fish abundance and biomass distribution for all the selected size classes. The aggregation of two $N - P - Z - D$ and *Fishes* submodels into a single biological block of N-P-Z-D-*Fishes* occurs through the corresponding flows of matter that determine the change rate of these or that model components. Using the example of the study of $N - P - Z - D$ sub-model properties, it was shown that the complex temporal dynamics of all its model variables can be due to the structure and properties of the nonlinear dynamical system itself.

Keywords: ecosystem, upwelling, Eastern-Central Atlantic, mathematical modeling, multispecies modeling, multispecies fish model

Введение

За последние 20 лет количество математических моделей водных экосистем значительно возросло (см. обзоры в работах [Подгорный, 2003; Подгорный, 2012а,б; Fasham et al., 1990; Travers et al., 2007]). Эти модели в основном можно отнести к классу биогидрохимических моделей. В большинстве случаев в таких моделях исследуют различные процессы трансформации биогенных элементов, а также пространственно-временную динамику организмов низшего трофического уровня (бактерии-, фито-, зоопланктон, простейшие организмы). Построение более сложных моделей водных экосистем, в которых необходимо осуществить сопряжение процессов, происходящих на нескольких трофических уровнях, представляет значительные трудности и в настоящий момент является предметом многих исследований – как теоретических, так и практических [Travers et al., 2007]. Основные сложности, как правило, связаны с необходимостью учета существенных различий пространственно-временных масштабов гидрофизических, гидрохимических и биологических процессов, которые проявляют себя по-разному на разных трофических уровнях. Особого внимания требует корректность математической формализации биологических и экологических процессов при рассмотрении многовидовых сообществ рыб. Математическое описание процессов осложняется тем, что необходимо учитывать специфику типов трофических взаимосвязей между разными видами рыб, пространственно-временные изменения структуры рационов питания, суточные и/или сезонные миграции рыб, изменения гидрофизических условий окружающей среды и т.п. [Fennel, 2010; Inada, Kawachi, 2002; Radtke et al., 2013; Travers et al., 2007].

Основная цель данной работы состояла в разработке биологического блока модели экосистемы центральной зоны Канарского апвеллинга Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА). В структурном отношении полная модель этой экосистемы должна состоять из нескольких базовых блоков. Так, трехмерный термогидродинамический блок необходим для расчета пространственно-временной структуры течений, тепловых потоков в приводном слое атмосферы, температуры, солености и плотности воды. Он также используется в процессе расчета пространственно-временных изменений и переноса взвешенных и растворенных в воде химических и биотических компонентов экосистемы. Оптический блок позволит рассчитывать характеристики ослабления и значения коротковолновой солнечной радиации на различных вертикальных горизонтах в водной среде. Биологический блок модели будет состоять из двух подмоделей: четырехкомпонентной ($N - P - Z - D$) модели планктонной системы и модели *Fishes*, которая описывает динамику основных видов промысловых рыб экосистемы зоны Канарского апвеллинга.

На сегодняшний день в качестве трехмерной гидродинамической модели для расчета пространственно-временной структуры течений в зонах апвеллинга наиболее широкое практическое распространение получила модель ROMS (The **R**egional **O**ceanic **M**odeling **S**ystem) [Haidvogel et al., 2008; Shchepetkin, McWilliams, 2005]. Применяются также и другие широко известные модели гидродинамики: океанская модель Принстонского университета (POM), модель Бергенского университета (BOM), трехмерная модель циркуляции океана INMOM (модель Института вычислительной математики РАН) [Горчаков и др., 2013; Рябченко и др., 2013; Gorchakov et al., 2012]. В ряде случаев прибегают к более простым, боксовым моделям [Леонов и др., 2008; Fulton, 2010; Fulton et al., 2011; Link et al., 2010]. В таких моделях обычно не требуется детального описания пространственно-временной структуры полей течений. Достаточно оценить только объемы воды, которые втекают или вытекают из того или иного бокса. При этом количество боксов, их конфигурация и объемы могут быть произвольными [Fulton, 2010; Fulton et al., 2011; Link et al., 2010]. На данном этапе разработки модели экосистемы зоны Канарского апвеллинга вопросы выбора гидродинамического блока модели обсуждаться не будут. Также пока не будет рассматриваться структура и параметры оптического блока модели. Отдельного обсуждения и дополнительного исследования требует и рассмотрение подходов к моделированию процессов миграций тех видов рыб, которые включены в биологический блок модели.

Основное внимание на данном этапе работы уделено подходу к описанию основных структурных особенностей биологического блока модели экосистемы зоны Канарского апвеллинга района ЦВА, т.е. пространственно однородной модели *N-P-Z-D-Fishes*. Выбор достаточно простой по структуре четырехкомпонентной модели планктонной системы (*N-P-Z-D*-подмодели) обусловлен качеством и количеством данных гидрохимических и гидробиологических наблюдений, которые в настоящий момент времени имеются в базе данных АтлантНИРО. Однако если в дальнейшем удастся получить более полные данные из других баз данных и атласов, то можно построить и более полную модель, в которой могут рассматриваться циклы сразу нескольких биогенных элементов (например, азота и фосфора; углерода, азота, фосфора и кремния) и разные систематические группы фито-, зоопланктона и т.п.

1. Основные структурные особенности биологического блока модели экосистемы зоны апвеллинга района ЦВА (пространственно однородная подмодель *N-P-Z-D-Fishes*)

Теоретической основой при выборе структуры и построении пространственно однородной многовидовой размерно-структурированной модели *N-P-Z-D-Fishes*, которая описывает основные процессы в экосистеме зоны Канарского апвеллинга, послужили работы Феннела и уже имеющийся некоторый опыт практического использования данного подхода [Fennel, 2008; Fennel, 2009; Fennel, 2010; Radtke et al., 2013]. Модельная структура пищевой цепи рыб в районе зоны апвеллинга ЦВА (рис. 1) была выбрана по результатам работ [Доманевский, 1998; Oceanographic and biological features..., 2015].

Математическое описание ряда основных процессов, которые учтены в биологическом блоке модели, на данном этапе ее разработки представлено в общем виде. Оно будет конкретизировано по мере дальнейшей работы над структурой модели. Постепенно будут конкретизированы значения эмпирических параметров модели, а также вид функций, которые учитывают влияния условий окружающей среды на скорости тех или иных гидро-биологических процессов.

Переменные состояния модели для биомассы \mathbf{B}^j и количества особей \mathbf{N}^j представляют собой векторы биомассы и численности для заданного числа n_j классов по биомассе. Значения индекса j в модели меняются от 1 до 6: $j = 1$ относится к сардине (*Sardina pilchardus*); $j = 2$ – к круглой сардинелле (*Sardinella aurita*); $j = 3$ – к плоской сардинелле (*Sardinella maderensis*); $j = 4$ – к европейской ставриде (*Trachurus trachurus*); $j = 5$ – к западноафриканской ставриде

(*Trachurus trecae*) и $j = 6$ – к восточной скумбрии (*Scomber colias*). Динамика переменных \mathbf{B}^j и \mathbf{N}^j задается в модели следующей системой эволюционных уравнений:

$$\frac{d}{dt} \mathbf{B}^j = (\mathbf{G}^j - \mathbf{M}^j + \mathbf{O}^j + \boldsymbol{\tau}^j) \cdot \mathbf{B}^j, \quad (1)$$

$$\frac{d}{dt} \mathbf{N}^j = -\mathbf{M}^j \cdot \mathbf{N}^j + (\boldsymbol{\tau}_N^j + \mathbf{O}_N^j) \cdot \mathbf{B}^j, \quad (2)$$

где

$$\mathbf{B}^j = \begin{pmatrix} B_1^j \\ \vdots \\ B_{n_j}^j \end{pmatrix}, \quad \mathbf{N}^j = \begin{pmatrix} N_1^j \\ \vdots \\ N_{n_j}^j \end{pmatrix}. \quad (3)$$

В формуле (1) диагональные матрицы \mathbf{G}^j для значений индексов $j = 1, 2, 3$ задают эффективные скорости роста сардины *Sardina pilchardus*, круглой и плоской сардинеллы *Sardinella aurita*, *Sardinella maderensis* соответственно и имеют следующий общий вид:

$$\mathbf{G}^j = \begin{pmatrix} (g^{eff})_1^j & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & (g^{eff})_{n_j}^j \end{pmatrix}. \quad (4)$$

Значения эффективных скоростей роста *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita*, *Sardinella maderensis* вычисляются в модели с помощью следующих соотношений: для значений индексов $j = 1, 2, 3$ –

$$(g^{eff})_i^j = g_i^j - (L_i^j)_N - (L_i^j)_D, \quad i = \overline{1, n_j}; \quad (5)$$

$$g_i^j = (g_i^j)^{max} \cdot (Upt_{i,j}^P(P) + Upt_{i,j}^Z(Z)) \cdot LF_{i,j}(P, Z) \cdot f_{i,j}(T_w) \cdot \varphi_{i,j}(t_Y, T_D), \quad i = \overline{1, n_j}. \quad (6)$$

В формуле (6) величины $(g_i^j)^{max}$ задают максимальные скорости роста *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita*, *Sardinella maderensis* для каждого выделенного i -го класса по биомассе. Функции $Upt_{i,j}^P(P)$ и $Upt_{i,j}^Z(Z)$ для индексов $j = 1, 2, 3$ задают конкретные математические представления скоростей роста в зависимости от значений биомасс фито- и зоопланктона. Функции $f_{i,j}(T_w)$ корректируют значения максимальных скоростей роста в зависимости от температуры воды T_w . Функции $\varphi_{i,j}(t_Y, t_D)$ корректируют значения скоростей роста в зависимости от t_Y – времени года и, если необходимо – в зависимости от t_D – времени суток. Функции $LF_{i,j}(P, Z)$ представляют собой лимитирующие функции Ивлева [Ивлев, 1955]. Они имеют следующий общий вид для значений индексов $j = 1, 2, 3$

$$LF_{i,j}(P, Z) = 1.0 - \exp(-(\alpha_{i,j} \cdot P + \beta_{i,j} \cdot Z)), \quad i = \overline{1, n_j}, \quad (7)$$

где $\alpha_{i,j}$, $\beta_{i,j}$ – эмпирические коэффициенты.

Слагаемые $(L_i^j)_N$ в соотношении (5) учитывают траты на обменные метаболические процессы у рыб, а $(L_i^j)_D$ ($j = 1, 2, 3$) – переход в детрит части потребленной рыбами пищи в результате процессов экскреции. Для расчета $(L_i^j)_N$ и $(L_i^j)_D$ в модели используются следующие соотношения:

$$(L_i^j)_N = a_{i,j} \cdot (g_i^j + b_{i,j} \cdot (g_i^j)^{max} \cdot LF_{i,j}(P, Z) \cdot f_{i,j}(T_w) \cdot \varphi_{i,j}(t_Y, t_D)), \quad i = \overline{1, n_j}; \quad (8)$$

$$(L_i^j)_D = c_{i,j} \cdot g_i^j, \quad i = \overline{1, n_j}, \quad (9)$$

где $a_{i,j}$, $b_{i,j}$, $c_{i,j}$ ($j = 1, 2, 3$) – эмпирические коэффициенты. В формуле (8) учитывается, что даже в случае отсутствия потребления рыбами пищи (в данном случае фито- и/или зоопланктона) все равно будут иметь место траты на обменные метаболические процессы (т.е. на основной, или базальный, метаболизм).

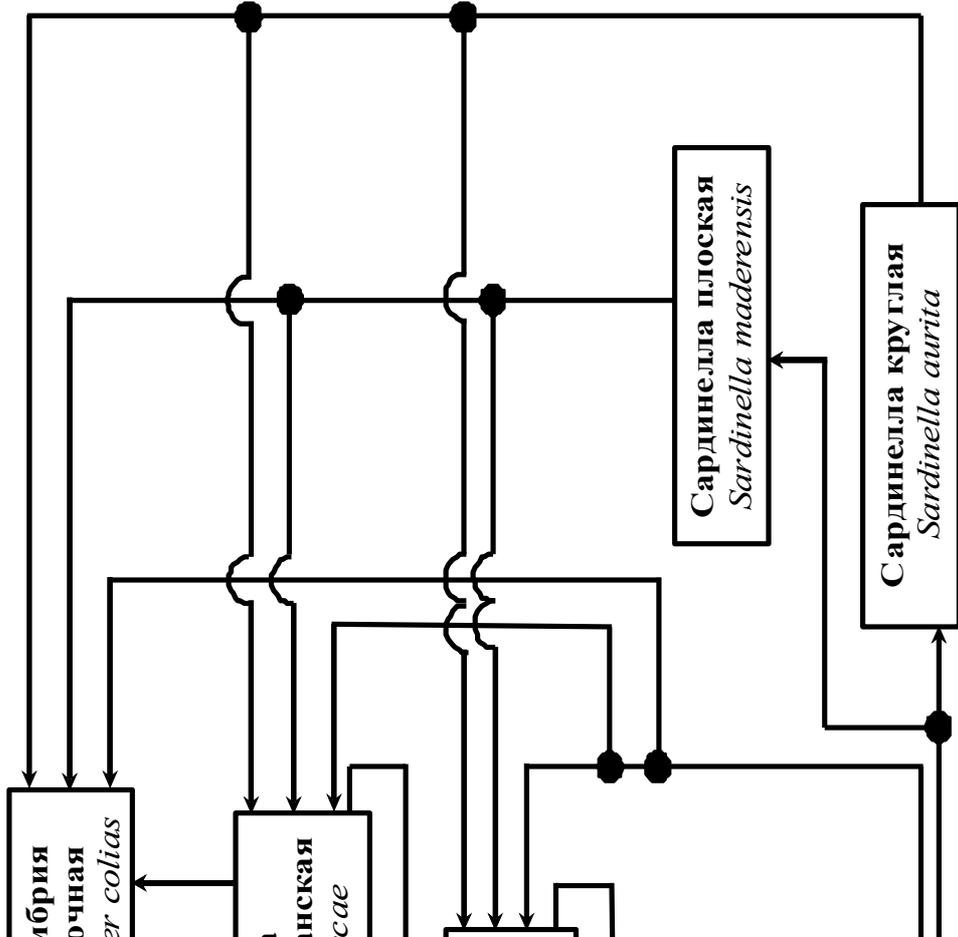
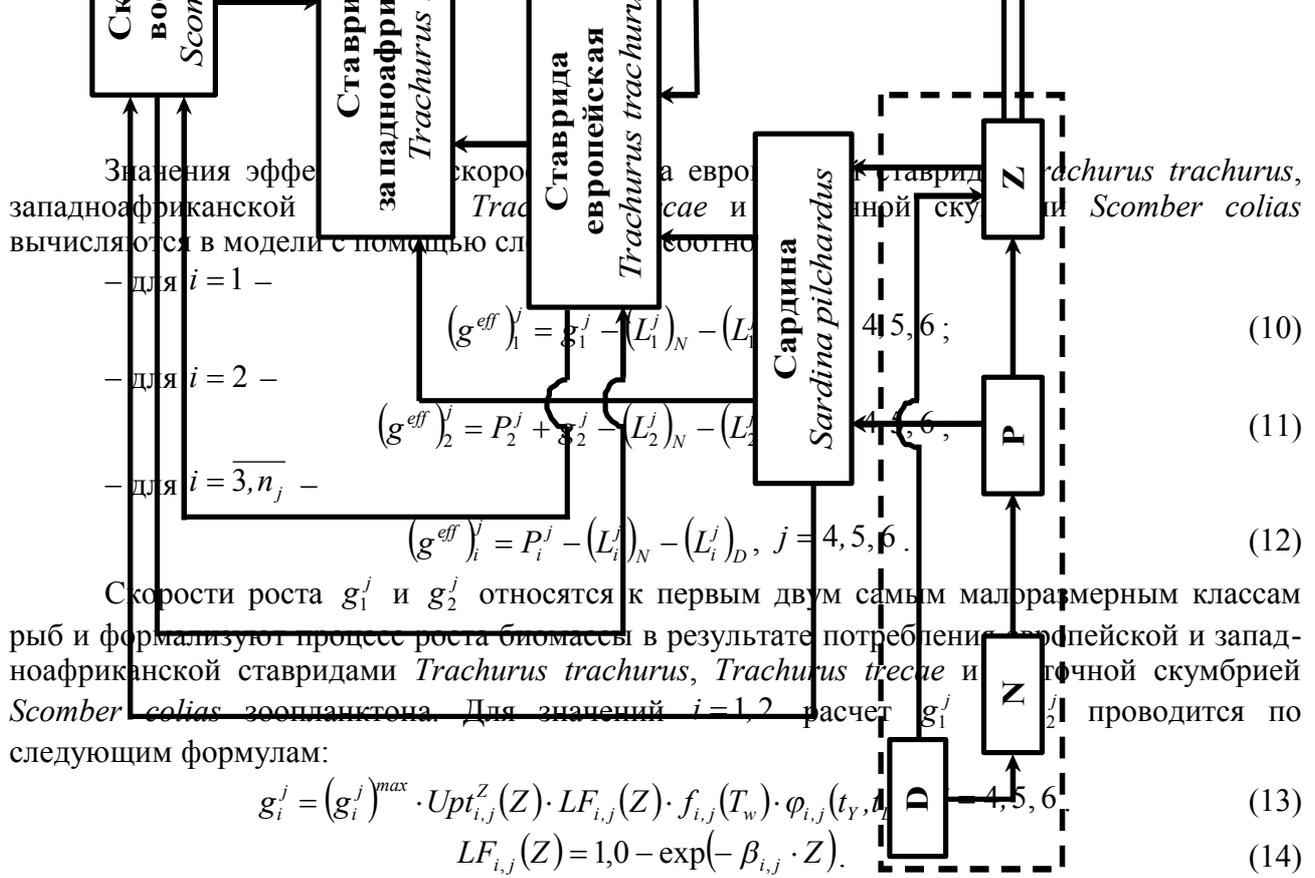


Рис. 1. Модельная структура пищевой цепи рыб в районе зоны апвеллинга ЦВА (по: [Доманевский, 1998])

Fig.1. Model structure of fish food chain in the area of ECA upwelling zone (by: [Domanevskiy, 1988])



Слагаемые P_i^j ($i = \overline{2, n_j}$) формализуют процесс роста биомассы рыб в результате конкурентных взаимоотношений между рыбами разных видов по типу «жертва–хищник».

Слагаемые $(L_i^j)_N$ и $(L_i^j)_D$ описывают траты на обменные (базовые) метаболические процессы у рыб, а также переход в детрит части потребленной рыбами пищи в результате процессов экскреции. В модели предполагается, что

$$(L_i^j)_N = (L_i^j)_D = (L_i^j)^{Zoo} \cdot g_i^j + (L_i^j)^{Fish} \cdot P_i^j + (L_i^j)^{basic} \cdot (\hat{g}_i^j)^{max} \cdot f_{i,j}(T_w) \cdot \varphi_{i,j}(t_Y, t_D), j = 4, 5, 6, \quad (15)$$

где $(L_i^j)^{Zoo}$, $(L_i^j)^{Fish}$, $(L_i^j)^{basic}$ – эмпирические коэффициенты.

В формулах (1), (2) диагональные матрицы \mathbf{M}^j задают эффективные скорости смертности. В общем виде их можно записать следующим образом:

$$\mathbf{M}^j = \begin{pmatrix} \mu_1^j & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \mu_{n_j}^j \end{pmatrix}. \quad (16)$$

Смертность рыб определяется совокупным воздействием нескольких факторов, которые могут проявлять себя как одновременно, так и эпизодически. В модели при задании скоростей смертности рыб будем различать фоновую скорость смертности $(\mu_i^j)^b$ (background mortality); смертность, вызванную недостатком пищи $(\mu_i^j)^{starv}$ (starvation mortality); смертность Π_i^j , обусловленную конкурентными взаимодействиями между рыбами по типу «хищник–жертва» (prey–predator mortality); промысловую смертность F_i^j , обусловленную выловом рыбы промысловыми судами (fishing mortality). В соответствии с этим скорость смертности рассматриваемых в модели видов рыб в общем виде задается следующим образом:

$$\mu_i^j = (\mu_i^j)^b + (\mu_i^j)^{starv} + \Pi_i^j + F_i^j, i = \overline{1, n_j}. \quad (17)$$

В том случае, если промысел в тот или иной момент времени отсутствует, то слагаемые F_i^j , которые учитывают промысловую смертность, становятся равными нулю.

В формулах (1), (2) матрицы \mathbf{O}^j и $\mathbf{O}_N^j, j = \overline{1, 6}$ в модели задают скорости воспроизводства потомства (пополнения; роста биомассы). Они имеют следующий общий вид:

$$\mathbf{O}^j = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & o_{n_j-1}^j & o_{n_j}^j \\ 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & \cdots & -o_{n_j-1}^j & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & -o_{n_j}^j \end{pmatrix}, \quad \mathbf{O}_N^j = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & \frac{o_{n_j-1}^j}{m_0^j} & \frac{o_{n_j}^j}{m_0^j} \\ 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & \cdots & 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (18)$$

Для биомассы \mathbf{B}^j и количества особей \mathbf{N}^j , $j = \overline{1, 6}$ соответствующие матрицы скорости перехода $\boldsymbol{\tau}^j$ и $\boldsymbol{\tau}_N^j$ из одного размерного (по массе) класса в другой имеют следующий общий вид:

$$\boldsymbol{\tau}^j = \begin{pmatrix} -\tau_1^j & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \tau_1^j & -\tau_2^j & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \tau_2^j & -\tau_3^j & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tau_3^j & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & -\tau_{n_j-1}^j & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & \tau_{n_j-1}^j & 0 \end{pmatrix}, \quad \boldsymbol{\tau}_N^j = \begin{pmatrix} -\frac{\tau_1^j}{m_1^j} & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \frac{\tau_1^j}{m_1^j} & -\frac{\tau_2^j}{m_2^j} & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\tau_2^j}{m_2^j} & -\frac{\tau_3^j}{m_3^j} & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\tau_3^j}{m_3^j} & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & -\frac{\tau_{n_j-1}^j}{m_{n_j-1}^j} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & \frac{\tau_{n_j-1}^j}{m_{n_j-1}^j} & 0 \end{pmatrix}. \quad (19)$$

В модели предполагается, что если тот или иной вид рыбы в данный момент времени находится в массовом классе i , то он перейдет в следующий, $i+1$, класс только в том случае, если средняя индивидуальная масса рыбы достигнет заданного для класса i верхнего предела биомассы. Это будет иметь место в случае выполнения следующих неравенств:

$$B_i^j / N_i^j \geq m_i^j, \quad i = \overline{1, (n_j - 1)}, \quad j = \overline{1, 6}. \quad (20)$$

Переход из одного класса в другой осуществляется дискретно во времени. При выполнении расчетов принимается предположение о том, что скорости перехода будут зависеть от выбранного модельного шага Δt по времени. В соответствии с этим будем полагать, что

$$\tau_i^j = \begin{cases} \Delta t^{-1}, & \text{если } B_i^j / N_i^j \geq m_i^j, \quad i = \overline{1, (n_j - 1)}, \quad j = \overline{1, 6}, \\ 0, & \text{в противном случае.} \end{cases} \quad (21)$$

Изменения численности и биомассы разных видов рыб в первых двух размерных классах существенным образом будут зависеть от наиболее характерных особенностей процесса нереста и условий его протекания. У разных видов рыб он приурочен к разным периодам времени и существенным образом зависит от разнообразных условий окружающей среды [Архипов, 2006; Доманевский, 1998]. В работе А.Г. Архипова отмечается, что нельзя выделить какой-либо один решающий фактор, который будет определять пространственно-временные флуктуации численности и биомассы личинок и мальков рыб [Архипов, 2006]. Выживание рыб в раннем онтогенезе определяется сложным комплексом биотических и абиотических параметров.

Для построения математической модели большое значение имеет правильный учет жизненных циклов разных видов рыб, условий и наиболее характерных особенностей их нереста. Важно также учесть то, что в жизненном цикле развития у рыб имеется планктонная стадия, причем гидродинамические характеристики ихтиопланктона – скорость его оседания, а также характер и скорости горизонтального переноса течениями – существенным образом отличаются от аналогичных характеристик фито-, зоопланктона и частиц детрита [Архипов,

2006]. Таким образом, в $N-P-Z-D$ -подмодели необходимо учесть, что временная динамика зоопланктона будет изменяться в том числе и за счет появления в водной среде ихтиопланктона.

2. Основные свойства пространственно однородной математической подмодели четырехкомпонентной ($N-P-Z-D$) планктонной системы

В последнее время для исследования и учета top-down и bottom-up эффектов, а также в моделях, связанных с прогнозом рыбного промысла, широкое распространение получили трех- и четырехкомпонентные модели водных экосистем, которые включают в себя либо растворенные неорганические биогенные вещества – фитопланктон – зоопланктон, либо растворенные неорганические биогенные вещества – фитопланктон – зоопланктон – планктонный детрит [Edwards, 2001; Fasham et al., 1990; Fennel, 2010; Radtke et al., 2013; Travers et al., 2007]. Однако до сих пор нет полного исследования и понимания динамических свойств даже таких, относительно простых моделей. Поэтому не совсем ясно, какие последствия это может иметь при использовании их в моделях динамики рыбных запасов и промысла. Цель данного раздела работы состояла в аналитическом и численном исследовании динамического поведения пространственно однородной математической $N-P-Z-D$ -подмодели четырехкомпонентной планктонной системы в зависимости от изменения ее структуры. Эта подмодель включает в себя растворенные в воде неорганические биогенные вещества, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит. Исследование касалось изучения наиболее важных свойств модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает разложение детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона. Были рассмотрены два варианта модели. В первом, более простом случае, предполагалось, что зоопланктон может потреблять только фитопланктон. Второй вариант модели учитывает то, что зоопланктон на самом деле может питаться не только фитопланктоном, но и детритом. В природных экосистемах у зоопланктона существуют определенные пищевые предпочтения в питании, которые могут изменяться с течением времени в зависимости от тех или иных условий. Поэтому было важно оценить влияние и этого фактора на характер динамики модельной системы. При численном анализе и визуализации результатов исследования динамических свойств разных вариантов модели $N-P-Z-D$ -подмодели использовалась программа WinSet v. 3.0 [Морозов, Драгунов, 2003].

2.1. Вариант 1: четырехкомпонентная модель планктонной системы, в которой предполагается, что зоопланктон потребляет только фитопланктон

Рассмотрим упрощенный вариант пространственно однородной модели планктонной пищевой цепи, которая описывает временную динамику концентрации растворенных в воде неорганических биогенных веществ (N), биомасс фитопланктона (P), зоопланктона (Z) и планктонного детрита (D). При этом будем предполагать, что зоопланктон может потреблять только фитопланктон. Все переменные модели неотрицательны. Концентрации биогенных веществ и биомассы всех модельных переменных выражены в граммах углерода на m^3 . Таким образом, все компоненты модели имеют одинаковую размерность. Для того, чтобы выразить модельные концентрации биогенных веществ, биомассы фито-, зоопланктона и планктонного детрита в единицах углерода, можно использовать известные из наблюдений среднемноголетние оценки отношений между биогенными веществами – как в водной среде, так и в планктоне и детрите [Directory of atmospheric, hydrographic and biological datasets..., 2014; Oceanographic and biological features..., 2015]. Если необходимо, то при пересчете значений биомасс можно использовать следующие соотношения [Edwards, Bees, 2001; Edwards, Brindley, 1996]: $1 \text{ г C} = 20 \text{ мг Chl a} = 10 \text{ мг N}$.

В математическом отношении предлагаемая нами модель представляет собой систему четырех обыкновенных дифференциальных уравнений [Подгорный, 2012а,б]:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} + \beta\lambda \frac{P}{\mu+P} Z + \gamma qZ + \varphi D^\delta + k(N_0 - N), \\ \frac{dP}{dt} = \frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} - rP - \lambda \frac{P}{\mu+P} Z - (s+k)P, \\ \frac{dZ}{dt} = \alpha\lambda \frac{P}{\mu+P} Z - qZ - \theta PZ, \\ \frac{dD}{dt} = rP + (1-\alpha-\beta)\lambda \frac{P}{\mu+P} Z - \varphi D^\delta - (\psi+k)D. \end{cases} \quad (22)$$

В модели ради простоты исследования ее основных свойств будем предполагать, что изменение содержания биогенных веществ (N) в модельной системе обусловлено их поступлением в нее с постоянной скоростью k (сут⁻¹) и постоянной концентрацией N_0 (гС/м³). В общем случае k и N_0 зависят от времени. Если, к примеру, рассматривается верхний квазигоризонтальный слой океана, то N_0 – это концентрация биогенных веществ ниже слоя перемешивания, а k – скорость турбулентного обмена. Для экосистемы зон ЦВА в периоды интенсификации апвеллинга N_0 – это концентрация биогенных веществ, которые поступают в экосистему при подъеме глубинных вод, а k – скорость подъема глубинных вод, которая, в свою очередь, зависит от интенсивности апвеллинга [Архипов, 2006; Oceanographic and biological features..., 2015]. В (22) скорость изменения концентрации биогенных веществ за счет их поступления из разных внешних источников будет равна $k(N_0 - N)$. Биогенные элементы расходуются на рост фитопланктона (P), что задано в модели соотношением $\frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP}$, в котором множитель $N/(e+N)$ задает биогенное лимитирование роста, то есть зависит от значения концентрации растворенных в воде неорганических биогенных веществ в данный момент времени. Множитель $aP/(b+cP)$ учитывает лимитирование роста фитопланктона, что обусловлено изменением световых условий в воде – как за счет поглощения света водой, так и за счет самозатенения клеток фитопланктона. В этих соотношениях a/b – максимальная скорость роста фитопланктона (размерность коэффициента a – (м сут⁻¹)); b – коэффициент поглощения света водой (м⁻¹); c – коэффициент самозатенения фитопланктона (м²/гС); e – константа полунасыщения (гС/м³). Пул биогенных веществ пополняется за счет экскреции зоопланктоном (Z) неусвоенной части пищи – слагаемое $\beta\lambda \frac{P}{\mu+P} Z$, регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней, – слагаемое γqZ и регенерации детрита (D) – слагаемое φD^δ . В этих соотношениях μ – константа полунасыщения (гС/м³); λ – максимальная скорость роста зоопланктона (сут⁻¹); β – коэффициент экскреции пищи зоопланктоном (безразм.); γ – коэффициент регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней (безразм.); q – коэффициент выедания зоопланктона организмами высших трофических уровней (сут⁻¹); φ – скорость минерализации детрита (сут⁻¹); δ – порядок ферментативной реакции ($\delta > 0$) (безразм.).

Скорость изменения концентрации фитопланктона (P) определяется потреблением клетками фитопланктона биогенных веществ – слагаемое $\frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP}$, естественную смертность фитопланктона – слагаемое rP , выеданием фитопланктона зоопланктоном – слагае-

мое $G = \lambda \frac{P}{\mu + P} Z$, а также процессами оседания фитопланктона и выносом его за пределы системы – слагаемое $(s + k)P$. В этих соотношениях r – скорость отмирания фитопланктона (сут^{-1}); s – скорость оседания фитопланктона (сут^{-1}). Остальные обозначения прежние.

Скорость изменения концентрации зоопланктона (Z) определяется процессами роста за счет его питания фитопланктонными организмами – слагаемое $\alpha \lambda \frac{P}{\mu + P} Z$, выеданием зоопланктона организмами высших трофических уровней – слагаемое qZ и регулируется также метаболическими выделениями фитопланктона – слагаемое θPZ . В данных соотношениях α – коэффициент эффективности потребления фитопланктона зоопланктоном (безразм.); θ – скорость выделения метаболитов (токсических компонентов) клетками фитопланктона ($\text{м}^3/(\text{гС} \text{сут})$).

Детритный пул (D) пополняется за счет естественной смертности фитопланктона – слагаемое rP , экскреции неусвоенной части пищи зоопланктоном – слагаемое $(1 - \alpha - \beta) \lambda \frac{P}{\mu + P} Z$, а расходуется в результате процессов бактериального разложения (минерализации) детрита – слагаемое φD^δ , оседания детрита и выноса его из системы – слагаемое $(\psi + k)D$. Здесь ψ – скорости оседания детрита (сут^{-1}).

Время в $N - P - Z - D$ -подмодели выражено в сутках. Параметры модели неотрицательны, причем $\alpha + \beta \leq 1$, $\gamma \leq 1$ и $r + s + k < a/b$ [Edwards, 2001]. Последнее условие означает, что клетки фитопланктона не вымирают полностью при очень низкой концентрации растворенных в воде неорганических биогенных веществ (в данном случае это растворенный неорганический углерод).

2.2. Выбор параметров модели для проведения численных экспериментов

Численные эксперименты со всеми вариантами модели проводили методом Рунге–Кутты–4. Значения и диапазоны изменения параметров модели были выбраны на основе литературных данных [Долгоносков, 2009; Долгоносков, Губернаторова, 2005; Edwards, 2001; Edwards, Bees, 2001; Edwards, Brindley, 1996; Edwards, Brindley, 1999]: $e = 0,03 \text{ гС/м}^3$ ($e \in [0,02;0,15]$); $a = 0,2 \text{ (м} \text{сут)}^{-1}$ ($a \in [0,1;0,6]$); $b = 0,2 \text{ м}^{-1}$ ($b \in [0,04;0,2]$); $c = 0,4 \text{ м}^2/\text{гС}$ ($c \in [0,3;1,2]$); $r = 0,15 \text{ сут}^{-1}$ ($r \in [0,05;0,15]$); $\beta = 0,33$ ($\beta \in [0,25;0,8]$); $\lambda = 0,6 \text{ сут}^{-1}$ ($\lambda \in [0,6;1,4]$); $\mu = 0,035 \text{ гС/м}^3$ ($\mu \in [0,02;0,1]$); $\gamma = 0,5$ ($\gamma \in [0,5;0,9]$); $q = 0,1 \text{ сут}^{-1}$ ($q \in [0,05;0,3]$); $k = 0,05 \text{ сут}^{-1}$ ($k \in [0,0008;0,13]$); $N_0 \in [0,4;0,6] \text{ гС/м}^3$; $s = 0,04 \text{ сут}^{-1}$ ($s \in [0,032;0,08]$); $\alpha = 0,25$ ($\alpha \in [0,2;0,75]$); $\theta \in [0,0;0,15] \text{ м}^3/(\text{гС} \text{сут})$; $\varphi = 0,1 \text{ сут}^{-1}$; $\delta \in (0,0;2,0]$; $\psi = 0,08 \text{ сут}^{-1}$ ($\psi \in [0,02;0,3]$).

Выбор значений и диапазонов изменений параметров математической $N - P - Z - D$ -подмодели четырехкомпонентной планктонной системы представляет собой непростую в методическом отношении задачу. Строго говоря, выбирать из литературы и использовать значения отдельных коэффициентов модели можно только в том случае, если эти параметры были ранее использованы в модели, в которой структура, связи между ее компонентами и количественные показатели для расчета концентраций и биомасс (т.е. размерности) точно совпадают с разрабатываемой моделью. Кроме этого, необходимо учитывать региональные гидрофизические, гидрохимические и гидробиологические особенности той конкретной экосистемы, для которой создается модель.

Вместе с тем следует обратить внимание на то, что в данной работе исследование $N - P - Z - D$ -подмодели связано только с изучением наиболее важных динамических свойств

и характерных особенностей модели в зависимости от изменений ее структуры и значений параметров модели. Прежде всего, до включения ее в общую модель, важно было исследовать и понять, какие именно типы динамического поведения в принципе могут иметь место при использовании $N-P-Z-D$ -подмодели. В этой связи достаточно было знать только некоторые ориентировочные, наиболее характерные значения параметров и возможные диапазоны их изменений, поскольку на этапе разработки общей структуры модели задача ее верификации пока что не ставится. Эти соображения и были приняты во внимание при выборе значений параметров на основе литературных данных.

Ряд параметров модели зависит от текущих значений температуры воды, условий освещенности, интенсивности турбулентного обмена в водной среде и т.д. Однако ради простоты аналитического и численного исследования влияние внешних факторов при проведении вычислительных экспериментов не рассматривали. Прежде всего важно было рассмотреть «в чистом виде» наиболее характерные свойства самой модели планктонной системы без влияния каких-либо внешних воздействий на нее.

2.3. Основные результаты численных экспериментов для первого варианта модели

На рис. 2 приведены результаты четырех вариантов численных экспериментов, которые показывают возможные типы динамического поведения модели (22) в зависимости от изменения значений параметров δ и θ . Эксперименты проводили для значений $\delta = 0,5$, $\delta = 0,8$, $\delta = 1,0$ и $\delta = 1,2$ при изменении $\theta \in [0,0;0,15]$.

Было показано, что во всех четырех вариантах при значениях $\theta \geq 0,145$ происходит вымирание зоопланктона. Этот тип динамического поведения мы обозначили цифрой 0. При уменьшении параметра θ , то есть при снижении влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон фазовый портрет для динамической системы (22) представляет собой устойчивый узел¹. Такой тип динамического поведения условно обозначен цифрой 1.

По мере роста порядка ферментативной реакции δ диапазон значений параметра θ , для которых в системе можно наблюдать устойчивый узел, также увеличивается. При дальнейшем уменьшении параметра θ вместо устойчивого узла появляется устойчивый фокус, который условно обозначен цифрой 2. Диапазон значений параметра θ , для которых в системе наблюдается устойчивый фокус, также постепенно увеличивается по мере возрастания порядка ферментативной реакции δ . При дальнейшем уменьшении параметра θ снова происходит смена динамического поведения и в системе появляется предельный цикл. На рис. 2 он условно обозначен цифрой 3. Заметим, что для значения $\delta = 0,5$ предельный цикл можно наблюдать еще раз (при значениях $\theta \in [0,0; 0,082]$), в то время как при остальных рассматриваемых нами значениях δ предельный цикл в системе (22) больше не возникает. Для значения $\delta = 1,2$ никаких других типов динамического поведения системы (22) не наблюдается. В то же время для значений $\delta \neq 1,2$ при дальнейшем уменьшении параметра θ в системе в первую очередь начинаются серии последовательных бифуркаций удвоения периода, а затем появляются хаотические колебания. Хаотические колебания условно обозначены цифрой 5. На рис. 2 видно, что они могут иметь место неоднократно. Между хаотическими колебаниями возникают различные по своей структуре периодические колебания. Переход от периодических колебаний к хаотическим колебаниям каждый раз происходит в результате одного и того же механизма – через серии бифуркаций удвоения периода. Для упрощения анализа любые периодические колебания, отличные от предельного цикла, в которых могут появляться или, наоборот, исчезать серии бифуркаций удвоения периода, условно обозначены цифрой 4.

¹Терминология, а также основные типы поведения динамических систем, которые используют при анализе свойств различных систем дифференциальных уравнений, подробно рассмотрены, например, в работах [Ризниченко, Рубин, 1993; Рубин и др., 1987].

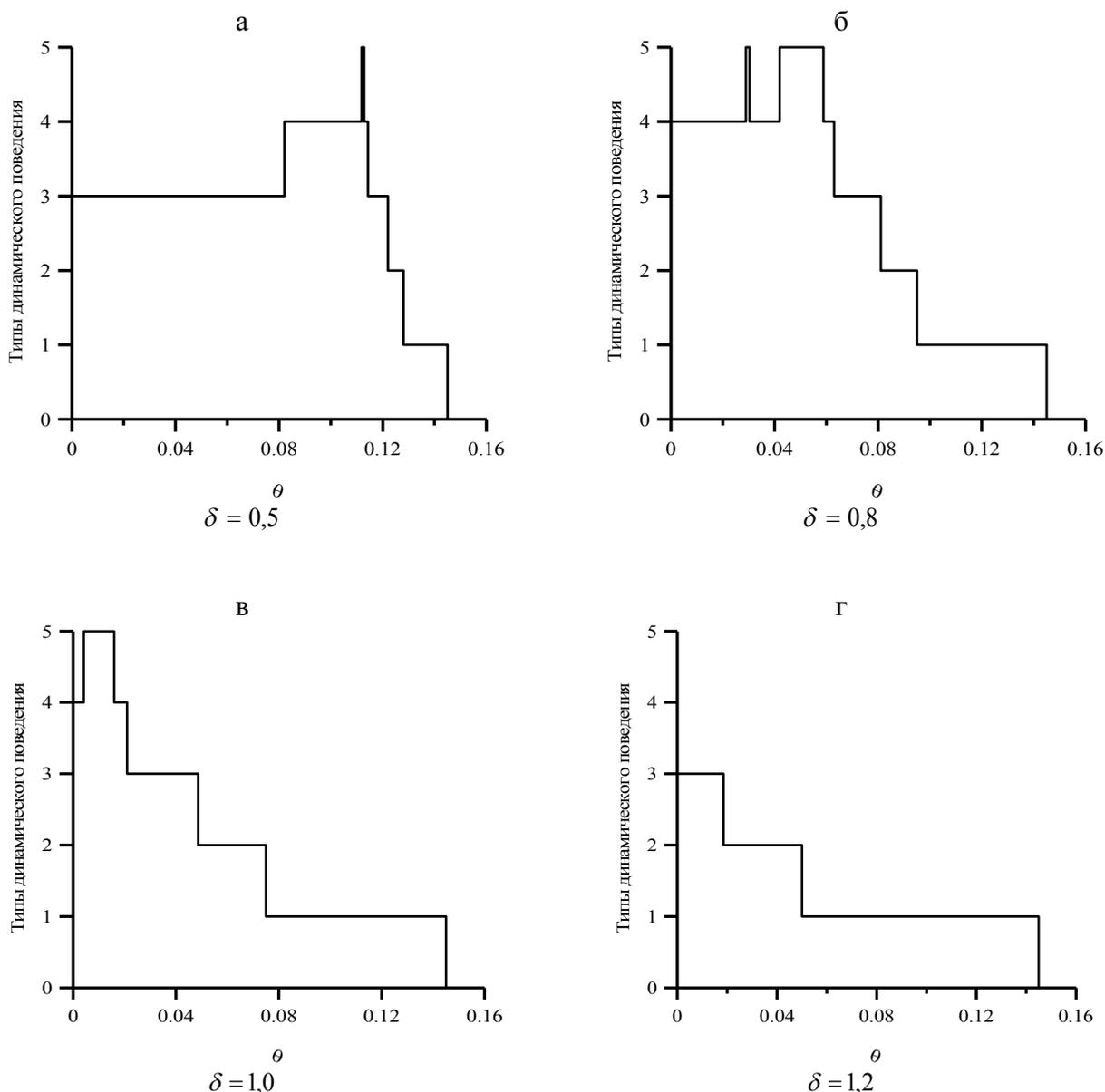


Рис. 2. Типы динамического поведения модели (22) в зависимости от изменения значений параметров δ и θ

Fig.2. Types of model dynamic behavior (22) depending on the change in values of δ and θ parameters. Explanations are given in the text.

Рассмотренная в данном разделе $N-P-Z-D$ -подмодель не учитывает того, что зоопланктон на самом деле может питаться не только фитопланктоном, но и детритом. При этом у зоопланктона существуют определенные пищевые предпочтения в питании. Они могут меняться с течением времени в зависимости от тех или иных условий. Рассмотрение этого круга вопросов является предметом дальнейших исследований во втором варианте $N-P-Z-D$ -подмодели.

2.4. Вариант 2: четырехкомпонентная модель планктонной системы, в которой предполагается, что зоопланктон потребляет фитопланктон и детрит

Обозначим через G_1 поток вещества, направленный от фитопланктона к зоопланктону, а через G_2 – поток вещества, направленный от детрита к зоопланктону. В работе Рябченко с соавторами предложена следующая форма представления потоков G_1 и G_2 , которая представляет собой обобщенный аналог функции Холлинга III-го типа:

$$G_1 = \frac{\lambda p_1 P^2}{p_1(\mu^2 + P^2) + p_2 D^2} Z, \quad (23)$$

$$G_2 = \frac{\lambda p_2 D^2}{p_1(\mu^2 + P^2) + p_2 D^2} Z, \quad (24)$$

где p_1 и p_2 – коэффициенты предпочтения зоопланктоном фитопланктона и детрита соответственно [Ryabchenko et al., 1997]. Поскольку в варианте 1 $N-P-Z-D$ -подмодели при описании выедания фитопланктона зоопланктоном была использована функция Холлинга II-го типа, то с учетом этого перепишем соотношения (23), (24) так, чтобы они представляли собой обобщенный вариант функции Холлинга II-го типа:

$$G_1 = \frac{\lambda p_1 P}{p_1(\mu + P) + p_2 D} Z, \quad (25)$$

$$G_2 = \frac{\lambda p_2 D}{p_1(\mu + P) + p_2 D} Z. \quad (26)$$

Пусть $\omega = p_2/p_1$. Тогда из (25), (26) получим:

$$G_1 = \frac{\lambda P}{\mu + P + \omega D} Z, \quad (27)$$

$$G_2 = \frac{\lambda \omega D}{\mu + P + \omega D} Z. \quad (28)$$

Именно в такой форме данные потоки будут записаны при составлении системы уравнений.

Включение в модель дополнительного источника питания для зоопланктона добавляет в модель всего один новый параметр ω – коэффициент предпочтения детрита зоопланктоном. Если $\omega = 0$, то это означает, что $p_2 = 0$, $p_1 \neq 0$, то есть зоопланктон не потребляет детрит, а источником пищи для него является только фитопланктон. В этом случае мы получаем вариант 1 модели, рассмотренный ранее в разделе 2.1. В природных экосистемах значение параметра ω , по всей видимости, близко к 0,5. В модельных исследованиях используют значения $\omega \in [0; 2]$ [Porova et al., 1997].

В математическом отношении новый вариант модели представляет собой систему следующих четырех обыкновенных дифференциальных уравнений [Подгорный, 2012а,б]:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} + \beta\lambda \frac{(P+\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z + \gamma qZ + \varphi D^\delta + k(N_0 - N), \\ \frac{dP}{dt} = \frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} - rP - \lambda \frac{P}{\mu+P+\omega D} Z - (s+k)P, \\ \frac{dZ}{dt} = \alpha\lambda \frac{(P+\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z - qZ - \theta PZ, \\ \frac{dD}{dt} = rP + \lambda \frac{((1-\alpha-\beta)P - (\alpha+\beta)\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z - \varphi D^\delta - (\psi+k)D. \end{cases} \quad (29)$$

Выражение $(1-\alpha-\beta)P$ в четвертом уравнении системы (29) представляет собой детрит, который образуется в результате выедания фитопланктона зоопланктоном. Слагаемое $-(\alpha+\beta)\omega D$ представляет собой чистые потери детрита за счет его выедания зоопланктонными организмами. Детрит расходуется на питание зоопланктона в количестве G_2 . Однако часть $(1-\alpha-\beta)G_2$ его возвращается обратно в детритный пул в виде фекальных пеллет. Таким образом, суммируя указанные потоки, окончательно получаем:

$$G_2 + (1-\alpha-\beta)G_2 = -(\alpha+\beta)G_2 = -(\alpha+\beta) \frac{\lambda \omega D Z}{\mu+P+\omega D}. \quad (30)$$

2.5. Основные результаты численных экспериментов для второго варианта модели

На рис. 3–5 приведены результаты численных экспериментов, которые показывают возможные типы динамического поведения модели (29) в зависимости от изменения значений параметров ω , δ и θ . Параметр $N_0 = 0,4$ гС/м³. Значения остальных параметров оставлены прежними. Эксперименты проводили для значений $\delta = 0,5$, $\delta = 0,8$, $\delta = 1,0$ и $\delta = 1,2$ при изменении $\theta \in [0,0;0,3]$ для каждого выбранного значения коэффициента ω – предпочтения детрита зоопланктоном. Были выбраны следующие значения этого параметра: $\omega = 0,5$, $\omega = 1,0$ и $\omega = 1,5$. Типы динамического поведения системы на рис. 3–5 обозначены так же, как и для первого варианта $N - P - Z - D$ -подмодели.

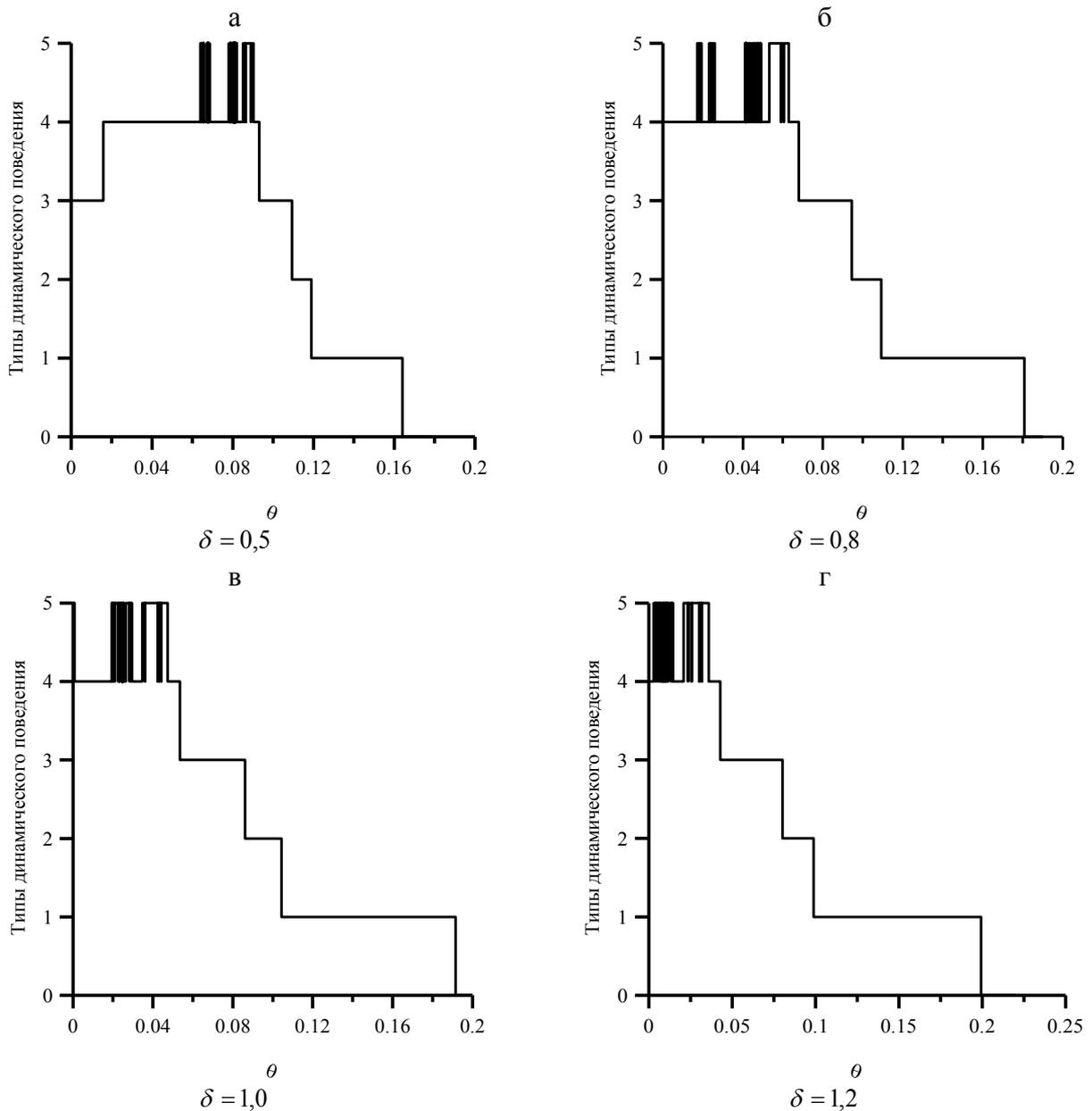


Рис. 3. Типы динамического поведения модели (29) в зависимости от изменения значений параметров δ и θ при значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном $\omega = 0,5$

Fig.3. Types of model dynamic behavior (29) depending on the change in values of δ and θ parameters at the value of preference coefficient of zooplankton for detritus $\omega = 0,5$

При значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном $\omega = 0,5$ (рис. 3) фитопланктон как источник пищи в два раза предпочтительнее для зоопланктона по сравнению с детритом. В этом случае в динамической системе (29) при выбранных значениях параметров могут наблюдаться все выделенные нами типы динамического поведения. На рис. 3 видно, что при любых величинах δ периодические и хаотические колебания могут многократно сменять друг друга. Они наблюдаются в достаточно широком диапазоне изменений параметра θ вплоть до полного прекращения влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон, как это имеет место для значений $\delta = 0,8$, $\delta = 1,0$ и $\delta = 1,2$ (рисунок 3 б, в, г). И только для значения порядка ферментативной реакции $\delta = 0,5$ хаотические колебания начиная со значения параметра $\theta = 0,064$ в первую очередь сменяются периодическими колебаниями, а затем происходит постепенное упрощение структуры колебаний. Для всех значений $\theta \in [0,0;0,0158]$ в системе снова наблюдается предельный цикл. Переход от периодических колебаний к хаотическим колебаниям каждый раз происходил в результате одного и того же механизма – через серии бифуркаций удвоения периода.

Появление областей параметра θ , в пределах которых могут иметь место многократно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, – новая особенность динамики варианта 2 $N - P - Z - D$ -подмодели, которая отсутствовала в том случае, когда предполагалось, что зоопланктон в качестве источника питания может использовать только фитопланктон.

При значении коэффициента $\omega = 1,0$ (рис. 4) фитопланктон и детрит как источники питания имеют одинаковое предпочтение для зоопланктона. В этом случае, как и раньше, в динамической системе (29) можно было наблюдать все выделенные нами типы динамического поведения. На рис. 4 видно, что при любых величинах δ периодические и хаотические колебания, как и в предыдущем случае для значения $\omega = 0,5$, могут многократно сменять друг друга. Так же, как и в предыдущем случае, они наблюдаются в достаточно широком диапазоне изменения параметра θ . В этом состоит их качественное сходство. Имеются также качественные и количественные различия. Во-первых, при значении коэффициента $\omega = 1,0$ зоны, в которых имеют место хаотические колебания, становятся более узкими и разреженными, а области параметра θ , в которых можно наблюдать разнообразные по своей структуре периодические колебания, наоборот, – возрастают. Во-вторых, для всех рассматриваемых нами значений порядка ферментативной реакции δ хаотические колебания, начиная с некоторого (в каждом случае своего) значения параметра θ , в первую очередь сменяются периодическими колебаниями. Затем происходит упрощение структуры колебаний, после чего вплоть до полного прекращения влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон в динамической системе снова наблюдается предельный цикл. Области изменения параметра θ , в пределах которых происходит упрощение структуры колебаний после окончания хаотических колебаний, достаточно велики при значениях $\delta = 0,5$ и $\delta = 0,8$ (рис. 4 а, б). А вот для значений $\delta = 1,0$ и $\delta = 1,2$ (рис. 4 в, г) после заключительного этапа хаотических колебаний возникновение периодических колебаний, упрощение их структуры и выход на предельный цикл имеют место в очень узком диапазоне изменения параметра θ . Амплитуда как хаотических, так и периодических колебаний постепенно возрастает по мере уменьшения значений параметра θ .

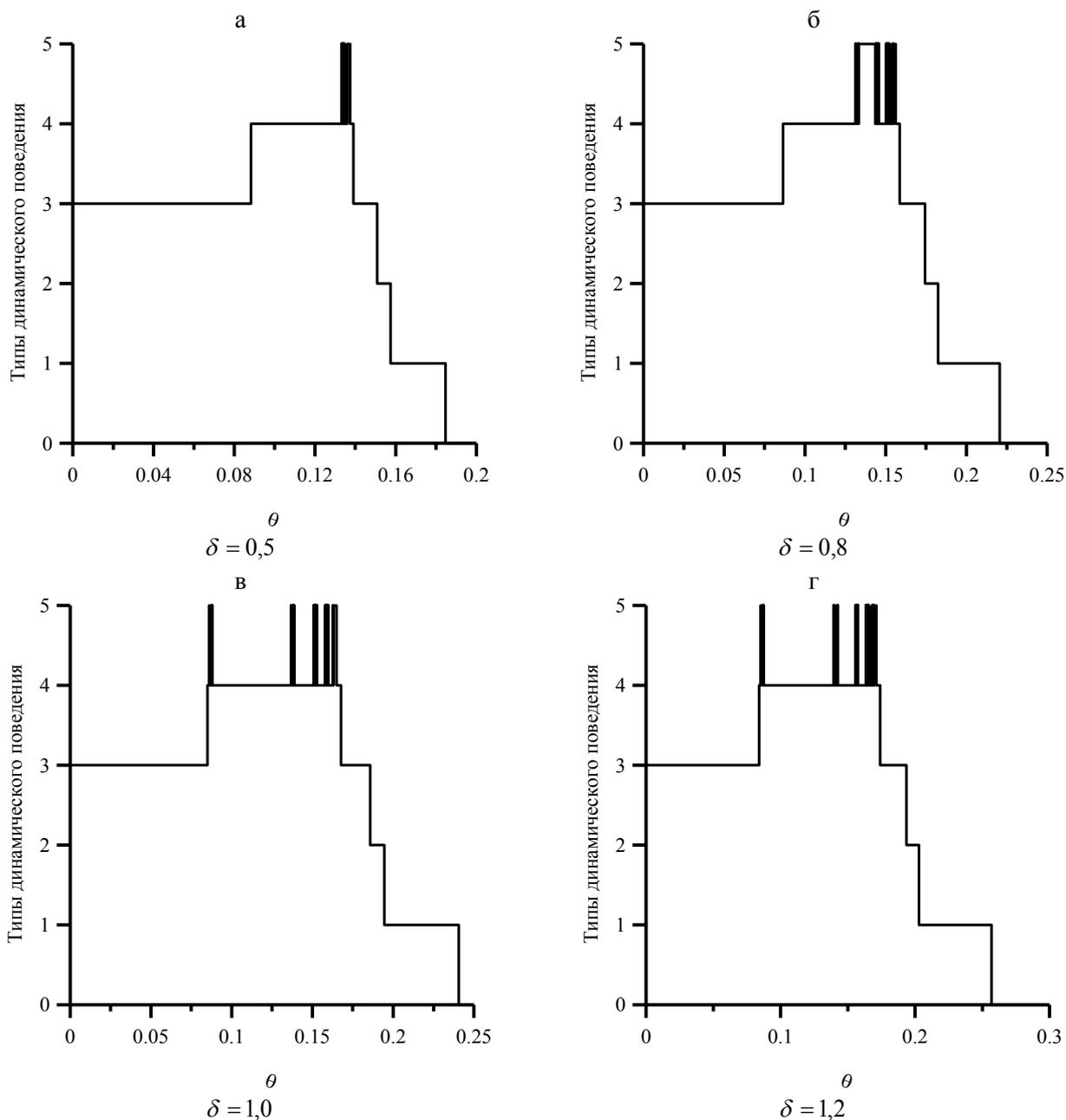


Рис. 4. Типы динамического поведения модели (29) в зависимости от изменения значений параметров δ и θ при значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном $\omega = 1,0$

Fig. 4. Types of model dynamic behavior (29) depending on the change in values of δ and θ parameters at the value of preference coefficient of zooplankton for detritus $\omega = 1,0$

На рис. 5 показаны типы динамического поведения системы (29) в зависимости от изменения значений параметров δ и θ для случая, когда детрит как источник пищи в полтора раза предпочтительнее для зоопланктона по сравнению с фитопланктоном (значение параметра $\omega = 1,5$). Видно, что основные качественные закономерности последовательной смены типов динамических режимов остаются такими же, что и в предыдущем случае. Вместе с тем нужно отметить, что для значения $\omega = 1,5$ более четко выражено возрастание критического значения параметра θ , (с которого начинается вымирание зоопланктона) по мере увеличения порядка ферментативной реакции δ . Для всех рассматриваемых значений параметра δ уменьшается диапазон изменения параметра θ , в пределах которого имеют место последовательно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания.

Зоны, в которых могут возникать хаотические колебания, становятся еще более узкими. Область изменения параметра θ , в пределах которой происходит упрощение структуры колебаний после окончания хаотических колебаний, достаточно велика при значении $\delta = 1,0$ (рис. 5 в). А вот для остальных случаев после заключительного этапа хаотических колебаний возникновение периодических колебаний, упрощение их структуры и выход на предельный цикл имеют место в очень узком диапазоне изменения параметра θ (рис. 5 а, б, г). Размер областей изменения параметра θ , в пределах которых в системе второй раз появляется предельный цикл, возрастает по сравнению с предыдущим случаем, когда значение $\omega = 1,0$.

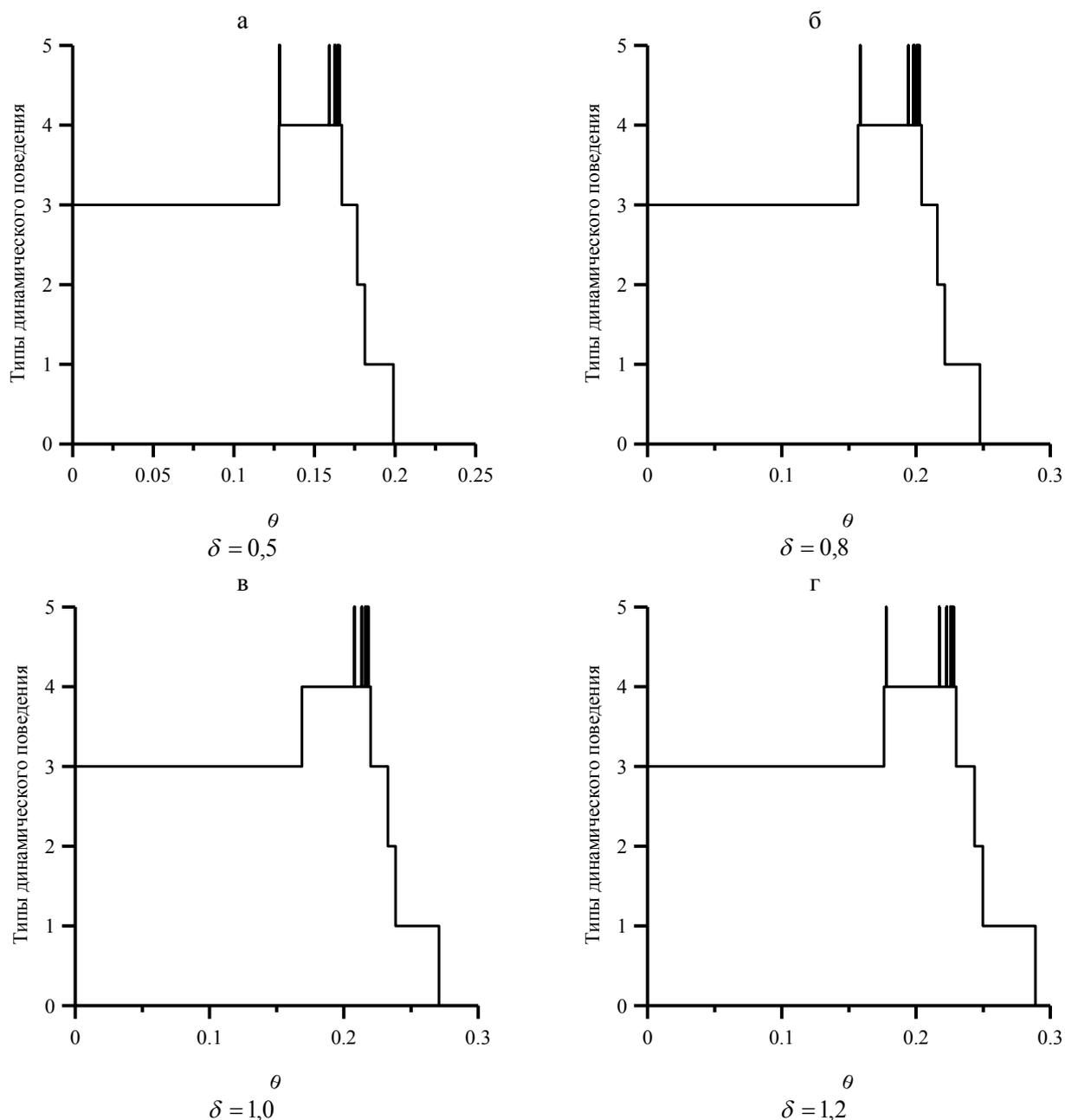


Рис. 5. Типы динамического поведения модели (29) в зависимости от изменения значений параметров δ и θ при значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном $\omega = 1,5$

Fig.5. Types of model dynamic behavior (29) depending on the change in values of δ and θ parameters at the value of preference coefficient of zooplankton for detritus $\omega = 1,5$

2.6. Анализ результатов численных расчетов для вариантов 1 и 2 $N-P-Z-D$ -подмодели

При рассмотрении пространственно однородной $N-P-Z-D$ -подмодели модели $N-P-Z-D-Fishes$ нами были исследованы два варианта четырехкомпонентной модели планктонной пищевой цепи, в которых рассматривались основные особенности совместной динамики биогенных веществ, фито- и зоопланктона, а также трансформации детрита в пространственно-однородной водной экосистеме. В первом варианте предполагалось, что зоопланктон может питаться только фитопланктоном и не потребляет детрит. Второй вариант модели является более реалистичным, поскольку учитывает, что зоопланктон может потреблять как фитопланктон, так и детрит. Пищевые предпочтения зоопланктона определяются с помощью параметра, который представляет собой отношение коэффициентов предпочтения зоопланктоном детрита и фитопланктона. Оба варианта подмодели учитывают наиболее важные процессы, которые определяют временную динамику биогенных веществ, фитопланктона, зоопланктона и детрита в водной экосистеме. Они содержат целый ряд прямых и обратных связей, которые обеспечивают возможность гибкого регулирования поведения планктонной системы. В структурном отношении подмодели представляют собой системы четырех обыкновенных дифференциальных уравнений, содержащих 18 (для варианта 1 $N-P-Z-D$ -подмодели) или 19 (для варианта 2 $N-P-Z-D$ -подмодели) параметров. При выборе значений параметров были использованы литературные данные [Долгонос, 2009; Долгонос, Губернаторова, 2005; Edwards, 2001; Edwards, Bees, 2001; Edwards, Brindley, 1996; Edwards, Brindley, 1999; Popova et al., 1997; Ryabchenko et al., 1997]. В этих работах содержатся сведения не только о диапазонах изменений параметров, но и результаты аналитических и численных исследований целого ряда базовых, более простых по своей структуре, моделей, а также результаты полевых и экспериментальных исследований. Выбор конкретных значений параметров сделан так, чтобы оба варианта подмоделей демонстрировали максимально возможное количество типов своего динамического поведения. Исследование было связано с изучением наиболее важных свойств подмоделей в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает нелинейный процесс разложения детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона. Последний процесс многие исследователи рассматривают в качестве возможного немаловажного механизма биологического контроля, способного влиять на структуру и динамику планктонной системы [Chattopadhyay et al., 2002]. Тем не менее в качественном и количественном отношении этот механизм регулирования в настоящее время исследован недостаточно полно. В ряде экспериментальных работ в ходе длительных (многолетних) экспериментов при постоянных внешних условиях была показана возможность существования в планктонных системах хаотических колебаний [Beninca et al., 2008; Graham et al., 2007]. Однако механизм их формирования был неясен и также требовал изучения.

При возрастании порядка ферментативной реакции, которая описывает разложение детрита в планктонной системе, происходит увеличение характерного времени распада детрита и уменьшение возможных типов ее динамического поведения [Долгонос, 2009; Долгонос, Губернаторова, 2005]. Влияние метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон также представляет собой важный элемент регулирования поведения планктонной системы. За счет этого влияния возможно ослабление пресса зоопланктона на фитопланктон, перераспределение потока вещества в системе и направление его по цепочке $N \rightarrow P \rightarrow D \rightarrow N$. В результате фитопланктон получает определенные преимущества для своего развития. Этот тип регулирования особенно важен при увеличении порядка ферментативной реакции δ , когда требуется больше времени для процесса разложения детрита и пополнения за счет этого пула биогенных веществ.

В результате выполнения численных экспериментов с вариантами 1 и 2 $N-P-Z-D$ -подмодели было показано, что все возможные типы динамического поведения моделей происходят в определенных пределах изменения параметра θ – от нулевого его значения до

некоторой критической величины θ^* . Если $\theta \geq \theta^*$, то во всех случаях происходит вымирание зоопланктона. Значение самой критической величины θ^* возрастает по мере увеличения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном ω и порядка ферментативной реакции δ . Таким образом, если возрастает пищевое предпочтение детрита зоопланктоном, то при снижении скорости минерализации детрита при определенных значениях параметров β и γ может снижаться и скорость пополнения пула биогенных веществ. А это, в свою очередь, приводит к снижению концентрации фитопланктона. В этом случае он может получить преимущества для своего развития путем увеличения скорости выделения метаболитов и подавления развития зоопланктонных организмов.

В результате проведения вычислительных экспериментов показано, что при изменении параметра θ существует определенная последовательность перестройки фазовых портретов системы (29). Если $\theta \geq \theta^*$, то во всех случаях происходит вымирание зоопланктона. Если начинать уменьшать значение параметра θ , то при $\theta < \theta^*$ для определенных диапазонов изменения скорости метаболических выделений фитопланктона в системе будет наблюдаться последовательная смена типов динамических режимов: сначала будет наблюдаться устойчивый узел, затем он сменяется на устойчивый фокус, после чего появляется предельный цикл. При дальнейшем уменьшении параметра θ в системе в первую очередь начинаются серии последовательных бифуркаций удвоения периода, а затем впервые появляются хаотические колебания. Таким образом, до определенного момента развитие динамических процессов и смена типов динамических режимов второго варианта $N-P-Z-D$ -подмодели происходит аналогично тому, что имело место и в варианте 1 подмодели. Появление областей параметра θ , в которых наблюдаются многократно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, – новая особенность динамики варианта 2 $N-P-Z-D$ -подмодели, которая практически отсутствовала в том случае, когда предполагалось, что зоопланктон в качестве источника питания может использовать только фитопланктон. Смена динамических режимов может происходить в пределах очень узких диапазонов изменений параметра θ . Заметим также, что для второго варианта $N-P-Z-D$ -подмодели структура как периодических, так и хаотических колебаний отличается чрезвычайно большим разнообразием. Амплитуда этих колебаний постепенно возрастает по мере уменьшения влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон.

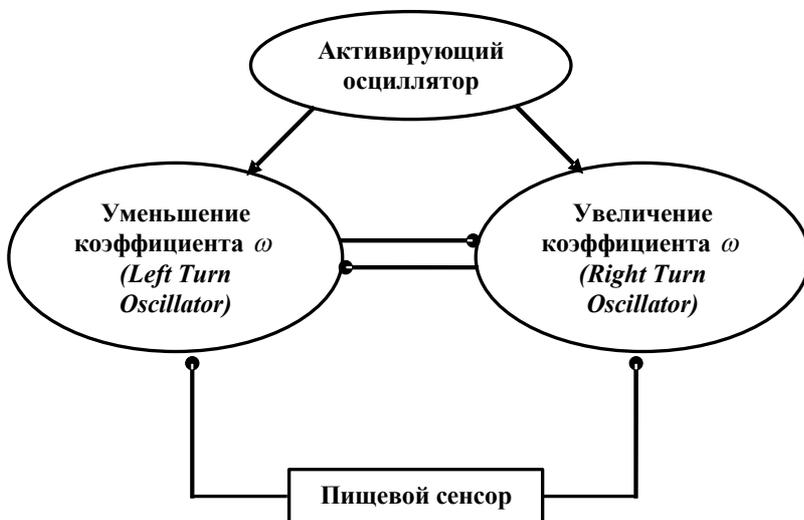
Существует еще один важный вопрос, который требует своего обсуждения и дальнейшего всестороннего исследования. Этот вопрос относится к выбору коэффициента ω предпочтения детрита зоопланктоном. Как, по каким правилам следует осуществлять выбор значения данного коэффициента? В разделе 2.5 при исследовании свойств модели в каждом эксперименте величина коэффициента ω была неизменной. Однако в природных условиях зоопланктонные организмы способны самостоятельно менять свои пищевые предпочтения в зависимости от тех или иных условий и осуществлять активный выбор между источниками пищи. Такой выбор должен вытекать из некоторых базовых свойств нелинейной динамической системы, которая обеспечивает поисковое поведение животных и в конечном счете приводит к наиболее эффективному функционированию всей планктонной системы. Таким образом, зоопланктон следует рассматривать в качестве своего рода «динамического агента», который самостоятельно порождает биологически правдоподобные правила своего поискового поведения и изменяет пищевые предпочтения в зависимости от текущего состояния системы [Nepomnyashchikh, Podgornyy, 2003; Подгорный, 2012б]. Эта дополнительная модель должна быть внедрена в основную $N-P-Z-D$ -подмодель планктонной пищевой цепи.

2.7. Структура динамической модели для обеспечения непрерывного во времени изменения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном

В индивидуально-ориентированных моделях поведение животных обычно представляется в виде набора детерминированных или стохастических правил, предписывающих определенное поведение в определенной ситуации. Такой подход оправдывает себя в том случае, если хорошо известны свойства среды, в которой ведется поиск пищи. Однако в большинстве интересных задач поиска эти свойства заранее не известны. В такой ситуации неясно даже, какие правила поискового поведения следует формулировать и как это можно сделать.

Решением этой проблемы может быть создание модели «динамического агента», способного самостоятельно порождать новые правила поведения, если он оказывается в непредусмотренной модельером ситуации. Известно, что живые организмы реагируют на непредвиденные внешние воздействия самыми разнообразными способами, причем далеко не всегда одинаково. Если некоторое правило не приводит к успеху, то организм изменяет свое поведение. Эта способность изобретать новые правила – следствие того, что правила порождаются внутренней нелинейной динамикой механизма, управляющего поведением [Nepomnyashchikh, Podgornyy, 2003]. Внешние воздействия не определяют эту динамику полностью, а лишь модифицируют ее, причем это происходит не всегда предсказуемым образом.

Рассмотрим кратко возможную структуру такого «динамического агента». Предполагается, что агент состоит из трех осцилляторов и имеет единственный пищевой сенсор (рис. 6) [Nepomnyashchikh, Podgornyy, 2003]. Все осцилляторы в любой момент времени находятся в активном состоянии. Активирующий осциллятор оказывает влияние на два других осциллятора (мы их условно назовем *Left Turn Oscillator* и *Right Turn Oscillator*), которые определяют тенденции изменений коэффициента ω в тот или иной момент времени. В результате функционирования этих осцилляторов на выходе получаем активирующую (F), левую (L) и правую (R) тенденции соответственно. Левая тенденция связана с уменьшением значения коэффициента ω в данный момент времени, а правая, наоборот, – с его увеличением.



Стрелками показаны возбуждающие связи, линии с черными кругами на конце обозначают тормозящие связи

Рис. 6. Структура «динамического агента»
Fig. 6. Structure of «dynamic agent». Arrows show excitatory connections. Lines with the circles on their end denote inhibitory connections

Все тенденции на каждом шаге по времени τ меняются в соответствии со следующими одномерными логистическими отображениями:

$$\begin{cases} F_{t+\tau} = v_t^F F_t(1 - F_t), \\ L_{t+\tau} = v_t^L L_t(1 - L_t), \\ R_{t+\tau} = v_t^R R_t(1 - R_t), \end{cases} \quad (31)$$

где $0 < F_t, L_t, R_t < 1; 0 < F_{t+\tau}, L_{t+\tau}, R_{t+\tau} < 1; 0 < v_t^F, v_t^L, v_t^R < 4$. В качестве τ можно выбрать, например, шаг интегрирования по времени для планктонного блока модели. Следует иметь в

виду, что вследствие различий временных масштабов процессов на разных трофических уровнях, $\tau \neq \Delta t$, то есть модельные шаги по времени τ и Δt для планктонной $N-P-Z-D$ подмодели и подмодели *Fishes* будут в общем случае разными. Предполагается, что на значения параметров $\lambda_t^F, \lambda_t^L, \lambda_t^R$ оказывает влияние внутренний и внешний шум.

Внутренний шум может быть вызван, например, ошибками при оценке концентрации пищи зоопланктоном, а внешний связан с влиянием турбулентного обмена. В первом приближении можно принять, что шумы в каждом из осцилляторов не зависят друг от друга и имеют нормальное распределение. Кроме того, предполагается, что активирующий осциллятор оказывает возбуждающее влияние на *Left Turn Oscillator* и *Right Turn Oscillator*. В свою очередь, в модели динамического агента принимается, что сами поворотные осцилляторы подавляют активность друг друга и, кроме того, получают соответствующий сигнал от пищевого сенсора. Таким образом, на основании сделанных предположений можно записать, как будут происходить изменения значений параметров v_t^F, v_t^L, v_t^R в определенный момент времени:

$$\begin{cases} v_t^F = m^* + \sigma^* \xi_t^F, \\ v_t^L = m^* + \sigma^* \xi_t^L + F_t - R_t - I_t, \\ v_t^R = m^* + \sigma^* \xi_t^R + F_t - L_t - I_t, \end{cases} \quad (32)$$

где m^* – среднее значение параметра; $\xi_t^F, \xi_t^L, \xi_t^R$ – случайная величина, распределенная по нормальному закону и изменяющаяся в пределах от $-1,0$ до $+1,0$; σ^* – максимальное значение внутреннего шума. При расчете параметров λ_t^L и λ_t^R учитывается, что выходной сигнал от пищевого сенсора I_t одинаков для обоих параметров и задается не в абсолютных, а в относительных единицах интенсивности внешней стимуляции. Таким образом учитывается, какова была пищевая стимуляция на предыдущем шаге по времени и стимуляция в данный момент времени (по аналогии с законом Вебера-Фехнера). В соответствии с этим величина I_t вычисляется с помощью следующего соотношения:

$$I_t = \frac{S_t - S_{t-\tau}}{S_{t-\tau}}. \quad (33)$$

В качестве величин $S_{t-\tau}$ и S_t могут выступать концентрации детрита или фитопланктона, значения которых известны в процессе численного интегрирования системы уравнений (29).

Увеличение максимальной амплитуды шума σ^* в уравнениях (32) выше определенного порога приводит к фазовому переходу [Nepomnyashchikh, Podgornyy, 2003]. Вследствие этого, во-первых, максимум распределения тенденций F, L, R смещается в сторону малых их значений. Во-вторых, имеет место корреляция между последовательными значениями тенденций: высокие и низкие значения тенденций повторяются сериями, продолжительность которых непредсказуема. Именно коррелированность тенденций дает возможность сохранять животному определенную последовательность действий в течение некоторого времени, даже если ориентирующий пищевой сигнал ослабнет или даже прекратится на какое-то время совсем.

После того как с помощью соотношений (32)–(33) вычислены значения тенденций $L_{t+\tau}$ и $R_{t+\tau}$, можно оценить абсолютную разность этих величин. Именно эта разность и будет задавать изменение $\Delta\omega_{t+\tau}$ коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном. Таким образом, если $L_{t+\tau} > R_{t+\tau}$, то значение коэффициента ω на следующем шаге по времени будет уменьшаться на величину $\Delta\omega_{t+\tau} = |L_{t+\tau} - R_{t+\tau}|$: $\omega_{t+\tau} = \omega_t - \Delta\omega_{t+\tau}$. Если же $L_{t+\tau} < R_{t+\tau}$, то значение коэффициента ω на следующем шаге по времени будет увеличиваться на величину

$\Delta\omega_{t+\tau} = |L_{t+\tau} - R_{t+\tau}|$: $\omega_{t+\tau} = \omega_t + \Delta\omega_{t+\tau}$. При вычислениях необходимо также учесть, что значения параметра ω ограничены: $\omega \in [0; 2]$ [Ророва et al., 1997] (см. раздел 2.4). Таким образом, если $\omega_t - \Delta\omega_{t+\tau} < 0$, то полагаем, что $\omega_{t+\tau} = 0$. Если же $\omega_t + \Delta\omega_{t+\tau} > 2$, то полагаем, что $\omega_{t+\tau} = 2$.

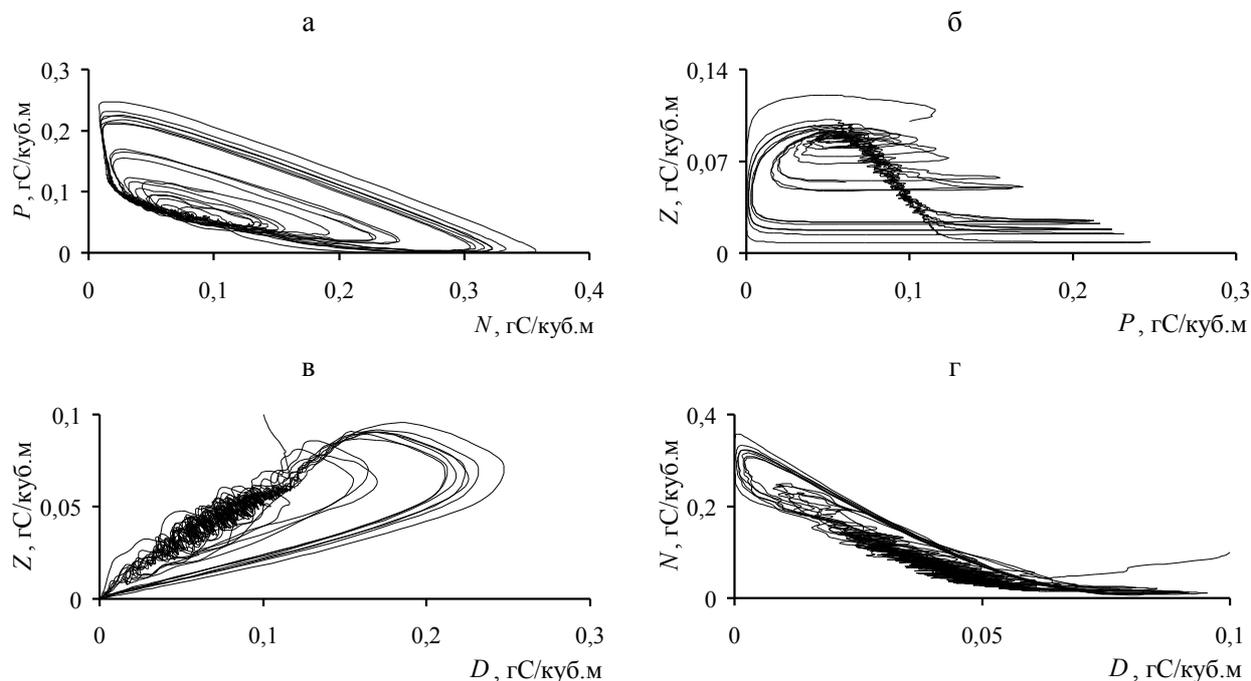


Рис. 7. Примеры фазовых портретов компонентов модели (29) при непрерывном изменении во времени коэффициента ω предпочтения детрита зоопланктоном
 Fig. 7. Examples of phase portraits of model components while continuous temporal variations of ω preference coefficient of zooplankton for detritus

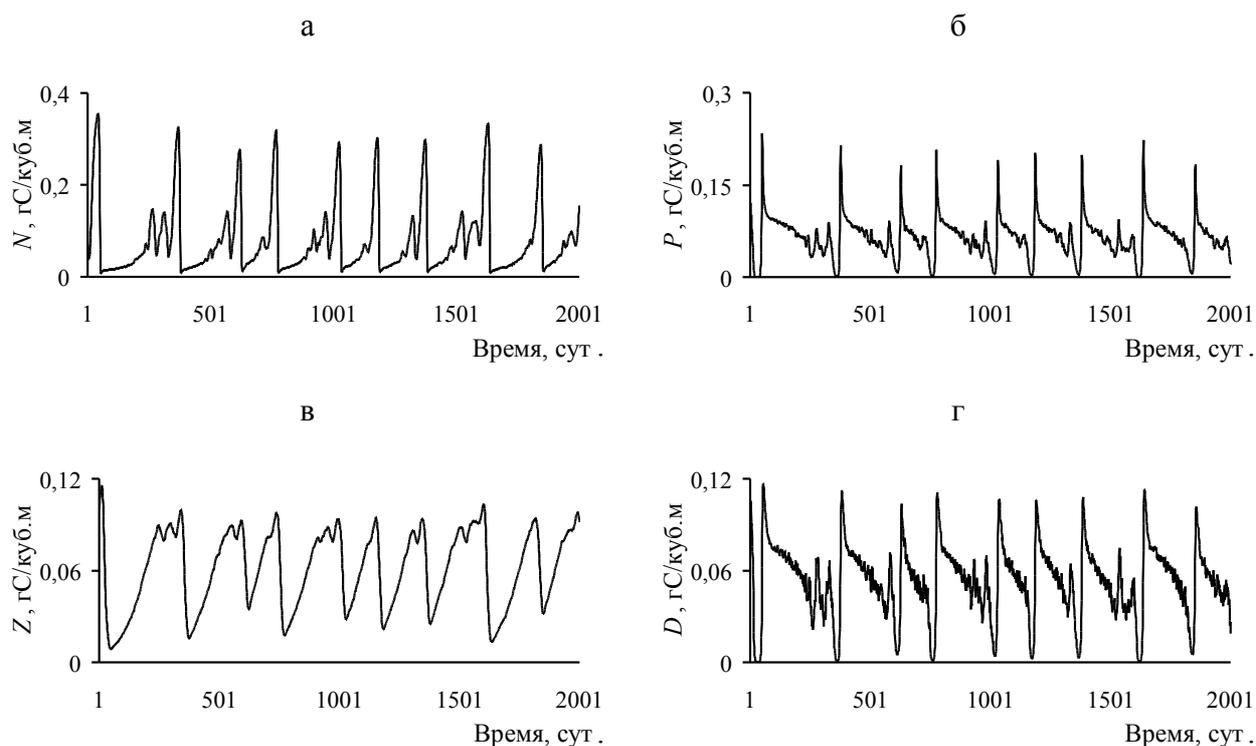


Рис. 8. Примеры временной динамики биотических компонентов модели (29) при непрерывном изменении во времени коэффициента ω предпочтения детрита зоопланктоном
Fig. 8. Examples of temporal dynamics of biotic model components (29) while continuous temporal variations of ω preference coefficient of zooplankton for detritus

На рис. 7 представлены некоторые примеры двумерных фазовых портретов для всех компонентов модели (29), а на рис 8 – примеры временной динамики этих компонентов в том случае, если предполагается вариант $N-P-Z-D$ -подмодели с непрерывным изменением во времени коэффициента ω предпочтения детрита зоопланктоном. Основным выводом, который можно сделать по результатам расчетов для этого варианта модели, состоит в том, что временная динамика всех компонентов модели (29) становится полностью хаотической. Заметим также, что такая сложная динамика планктонной системы обусловлена исключительно свойствами только нелинейной математической модели и никак не связана с влиянием внешних условий. В связи с этим возникает ряд трудных методических вопросов. Основным вопросом связан с разработкой и использованием процедур калибровки и верификации (проверки) – как отдельных блоков модели, так и всей модели в целом.

2.8. Объединение $N-P-Z-D$ -подмодели и подмодели *Fishes*

Объединение двух подмоделей – $N-P-Z-D$ и *Fishes* в единый биологический блок $N-P-Z-D-Fishes$ происходит через соответствующие потоки вещества, которые определяют скорости изменения тех или иных компонентов модели. Так, в формулах (5)–(7), (10)–(14) при расчете эффективных скоростей роста для разных видов рыб соответствующих размерных классов учитывается зависимость этих скоростей от текущего состояния фито- и зоопланктона (контроль bottom-up). Одновременно имеет место обратная регуляция и осуществляется контроль top-down. Через слагаемые $(L_i^j)_N$ и $(L_i^j)_D$ в формулах (5), (10)–(12) данной модели учтены траты на обменные (базовые) метаболические процессы у рыб, а также переход в детрит части потребленной рыбами пищи в результате процессов экскреции. Соответствующие потоки вещества направлены в блок $N-P-Z-D$ и в нем пополняют пулы биогенных веществ и детрита.

Внутри $N-P-Z-D$ -подмодели также имеется целая система прямых и обратных связей. Это дает возможность осуществлять гибкое регулирование динамическим поведением модельной планктонной системы.

Заключение

В данной работе разработана структура биологического блока для модели экосистемы зон апвеллинга ЦВА. Были рассмотрены основные особенности и наиболее важные свойства пространственно однородной подмодели $N-P-Z-D-Fishes$. Эта подмодель после соответствующей настройки значений параметров может быть использована также и в пространственно неоднородных вариантах моделей. Следует только иметь в виду, что переход к пространственно неоднородным моделям дополнительно потребует рассмотрения и учета многих других важных биологических эффектов, которые в данной работе не были рассмотрены: миграции рыб, их перемещения вслед за смещением термического фронта, пассивного вертикального и горизонтального переноса фито- и ихтиопланктона, планктонного детрита, вертикальных миграций зоопланктона. Для учета активных миграций зоопланктона и рыб необходимо будет вводить дополнительные блоки – модели с таксисом.

В представленном биологическом блоке модели формализован выбор зоопланктоном разных источников питания – фитопланктона и детрита. Такой подход к моделированию внутренней нелинейной динамики механизма, управляющего поведением, является достаточно универсальным. Поэтому есть все основания полагать, что подобный же механизм в принципе можно формализовать и для популяций рыб (отдельных видов) применительно к разным источникам питания (фитопланктон, зоопланктон, детрит, размерные классы отдельных видов рыб – на уровне трофических взаимодействий типа «хищник–жертва»). Этот выбор будет определять и направления миграции рыб в исследуемом районе Мирового

океана. Безусловно, задача расчета активных миграций рыб не является простой. Однако исследования, которые представлены в данной работе при разработке модели «динамического агента», открывают потенциальные возможности для создания (в том числе) и модели активной миграции рыб.

Основные сложности при построении модели *N-P-Z-D-Fishes* связаны с необходимостью учета существенных различий пространственно-временных масштабов гидрофизических, гидрохимических и биологических процессов, которые проявляют себя по-разному на разных трофических уровнях. Переменные, которые рассматриваются в *N-P-Z-D*-подмодели, являются «быстрыми» переменными по сравнению с переменными подмодели *Fishes*. Процессы круговорота биогенных веществ, рост и развитие планктонных организмов занимают период времени от нескольких часов до нескольких суток, в то время как динамика изменения численности и биомассы разных видов рыб на разных стадиях их жизненного цикла происходит гораздо более медленно – на масштабах от нескольких недель–месяцев до нескольких лет. Если пока иметь в виду пространственно однородный вариант модели, то при численном интегрировании соответствующих систем уравнений следует учитывать различия значений временных масштабов. Вследствие этого модельные шаги по времени τ и Δt соответственно для планктонной *N-P-Z-D*-подмодели и подмодели *Fishes* будут значительно отличаться.

Важное принципиальное отличие и существенное преимущество предлагаемой в данной работе модели *N-P-Z-D-Fishes* по сравнению с другими многовидовыми моделями рыб состоит в том, что в ней для каждого вида рыб, включенного в модель, одновременно рассматриваются и динамика их численности, и динамика их биомассы в каждом выбранном размерном классе. Количество размерных классов задают исходя из общего диапазона значений биомассы для каждого вида рыб, которые использованы в качестве модельных переменных. Такой подход по результатам моделирования на каждом временном шаге позволяет одновременно получать и распределение численности рыб, и распределение биомассы по всем выделенным размерным классам. По этим данным можно оценивать и общую численность, и биомассу всех видов рыб, динамику которых исследуют с помощью модели.

Система уравнений модели *N-P-Z-D-Fishes* является нелинейной и содержит множество прямых и обратных связей. На примере исследования свойств *N-P-Z-D*-подмодели было показано, что сложная временная динамика всех модельных переменных даже при отсутствии внешних воздействий может быть обусловлена свойствами самой динамической системы в зависимости от изменений значений параметров модели. Влияние внешних факторов – изменения температуры и солености воды, условий освещенности, воздействие мелкомасштабной турбулентности, ветровое перемешивание, горизонтальный перенос взвешенных и растворенных веществ течениями и т.п. – может еще больше усложнить характер и предсказуемость временной динамики всех компонентов модели. В связи с этим сразу возникает ряд трудных задач, решения которых, тем не менее, могут быть получены в результате проведения модельных экспериментов: как будут изменяться типы динамического поведения переменных модели при изменении модельных параметров и влиянии внешних условий; как при этом будут перераспределяться потоки вещества между компонентами модельной системы и как будут меняться характерные времена оборота между отдельными компонентами биологического блока модели экосистемы зон апвеллинга ЦВА; каким образом, по каким алгоритмам можно осуществить процедуры настройки (поиска значений эмпирических параметров) модели *N-P-Z-D-Fishes* и ее верификацию.

Важный шаг при разработке подмодели *Fishes* связан с явным учетом промысловой смертности, обусловленной выловом рыбы промысловыми судами. Промысловая смертность учитывается для каждого размерного класса у всех видов рыб, которые рассматриваются в модели в качестве модельных переменных. Таким образом, на основе моделирования можно количественно оценивать влияние и этого фактора на состояние рыбных запасов. Это позволит своевременно планировать и использовать различные сценарии их рационального использования и, если необходимо, – сохранения и восстановления.

Структура биологического блока модели экосистемы зон апвеллинга ЦВА разрабатывалась с учетом имеющихся на сегодняшний день знаний об океанологических, гидрохимических и гидробиологических особенностях ее функционирования. С другой стороны, выбор структуры модели был обусловлен качеством и количеством тех многолетних данных гидрохимических и гидробиологических наблюдений, а также данных учетных ихтиологических съемок, которые в настоящий момент времени имеются в базе данных и отчетах АтлантНИРО. Все это позволяет приступить к следующему этапу разработки модели – постепенной ее практической реализации для конкретных районов ЦВА. Первостепенные задачи состоят в настройке модели – подборе параметров модели и ее верификации по имеющимся данным наблюдений.

Список литературы

Архипов А.Г. Динамика численности и особенности распространения ихтиопланктонных сообществ северной части ЦВА и морей средиземноморского бассейна. Калининград: АтлантНИРО, 2006. 232 с.

Межгодовая и сезонная изменчивость характеристик экосистемы в Канарском апвеллинге (по результатам трехмерного моделирования). В.А. Горчаков [и др.] // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2013. Т. 6, №4. С. 4–15.

Долгоносов Б.М. Нелинейная динамика экологических и гидрологических процессов / Отв. редактор М.Г. Хубларян. Предисловие Г.Г. Малинецкого. – М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 440 с.

Долгоносов Б.М., Губернаторова Т.Н. Нелинейная модель трансформации примесей в водной среде // *Вод. ресурсы*. 2005. Т. 32, №3. С. 322–336.

Доманевский Л.Н. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантики. Калининград: АтлантНИРО, 1998. 195 с.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 255 с.

Леонов А.В., Сухорук В.И., Баркова М.В. Математическое моделирование трансформации и рециклинга биогенных веществ в субтропической прибрежной морской экосистеме // *Океанология*. 2008. Т. 48, №4. С. 537–552.

Морозов А.Д., Драгунов Т.Н. Визуализация и анализ инвариантных множеств динамических систем. Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 304 с.

Подгорный К.А. Раздел «Модели водных экосистем» в гипертекстовой информационной системе «Динамические модели в биологии», расположенной на интернет-сайте кафедры биофизики МГУ. – <http://www.dmb.biophys.msu.ru/> М.: МГУ, 2003.

Подгорный К.А. Исследование свойств пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы // *Математическая биология и биоинформатика*. 2012а. Т. 7, №1. С. 299–321.

Подгорный К.А. Математическое моделирование трансформации соединений биогенных элементов в экосистемах нестратифицированных водоемов. Дисс. канд. физ.-мат. наук. Пос. Борок.: ИБВВ РАН, 2012б. 488 с.

Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М.: МГУ, 1993. 302 с.

Рубин А.Б., Пытьева Н.Ф., Ризниченко Г.Ю. Кинетика биологических процессов. М.: МГУ, 1987. 304 с.

Модельные оценки влияния межгодовых изменений циркуляции океана на распространение личинок промысловых рыб в районе Канарского апвеллинга/ В.А. Рябченко [и др.] // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2013. Т. 6, №4. С. 16–22.

Chaos in a long-term experiment with a plankton community. E. Beninca [et al.] // *Nature*. 2008. Vol. 451. P. 822–825.

Chattopadhyay J., Sarkar R.R., Mandal S. Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms – field study and mathematical modelling // *J. Theor. Biol.* 2002. Vol. 215. P. 333–344.

Directory of atmospheric, hydrographic and biological datasets for the Canary current large marine ecosystem / I. Déniz-González, P.J. Pascual-Alayón, J. Chioua, M.T. García-Santamaría and J.L. Valdés (eds) – Paris: IOC-UNESCO, 2014. IOC Technical series, № 110. 214 pp.

Edwards A.M. Adding detritus to a nutrient–phytoplankton–zooplankton model: a dynamical-systems approach // *J. Plankton Res.* 2001. Vol. 23. P. 389–413.

Edwards A.M., Bees M.A. Generic dynamics of a simple plankton population model with a non-integer exponent of closure // *Chaos, Solitons and Fractals.* 2001. Vol. 12. P. 289–300.

Edwards A.M., Brindley J. Oscillatory behaviour in a three-component plankton population model // *Dyn. Stab. Syst.* 1996. Vol. 11. P. 347–370.

Edwards A.M., Brindley J. Zooplankton mortality and the dynamical behaviour of plankton population models // *Bull. Math. Biol.* 1999. Vol. 61. P. 303–339.

Fasham M.J.R., Ducklow H.W., McKelvie S.H. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the ocean mixed layer // *J. Mar. Res.* 1990. Vol. 48. P. 591–639.

Fennel W. Towards bridging biogeochemical and fish-production models // *J. Mar. Syst.* 2008. Vol. 71. P. 171–194.

Fennel W. Parameterizations of truncated food web models from the perspective of an end-to-end model approach // *J. Mar. Syst.* 2009. Vol. 77. P. 171–185.

Fennel W. A nutrient to fish model for the example of the Baltic Sea // *J. Mar. Syst.* 2010. Vol. 81. P. 184–195.

Fulton E.A. Approaches to end-to-end ecosystem models // *J. Mar. Syst.* 2010. Vol. 81. P. 171–183.

Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience. E.A. Fulton [et al.] // *Fish and Fisheries.* 2011. Vol. 12. P. 171–188.

Modeling the seasonal variability of marine ecosystem in the region of the Central-Eastern Atlantic. V.A. Gorchakov [et al.] // *Oceanology.* 2012. Vol. 52. P. 322–334.

Experimental demonstration of chaotic instability in biological nitrification. D.W. Graham [et al.] // *The ISME Journal.* 2007. P. 1–9.

Ocean forecasting in terrain-following coordinates: Formulation and skill assessment of the Regional Ocean Modeling System. D.B. Haidvogel [et al.] // *J. Comput. Phys.* 2008. Vol. 227. P. 3595–3624.

Inada Y., Kawachi K. Order and flexibility in the motion of fish schools // *J. Theor. Biol.* 2002. Vol. 214. P. 371–387.

Link J.S., Fulton E.A., Gamble R.J. The northeast US application of ATLANTIS: A full system model exploring marine ecosystem dynamics in a living marine resource management context // *Progress in Oceanography.* 2010. V. 87. P. 214–234.

Nepomnyashchikh V.A., Podgornyy K.A. Emergence of adaptive searching rules from the dynamics of a simple nonlinear system // *Adaptive Behavior.* 2003. Vol.11. P. 245–265.

Oceanographic and biological features in the Canary current large marine ecosystem / J.L. Valdés and I. Déniz-González (eds). – Paris: IOC-UNESCO, 2015. IOC Technical series, № 115. – 383 pp.

Chaotic behaviour of an ocean ecosystem model under seasonal external forcing. E.E. Popova [et al.] // *J. Plankton Res.* 1997. Vol.19. P. 1495–1515.

Radtke H., Neumann T., Fennel W. A Eulerian nutrient to fish model of the Baltic Sea – A feasibility-study // *J. Mar. Syst.* 2013. Vol. 125. P. 61–76.

What causes short-term oscillations in ecosystem models of the ocean mixed layer? V.A. Ryabchenko [et al.] // *J. Mar. Syst.* 1997. Vol.13. P. 33–50.

Shchepetkin A.F., McWilliams J.C. The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model // *Ocean Modelling.* 2005. Vol. 9. P. 347–404.

Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. M. Travers [et al.] // Progress in Oceanography. 2007. Vol. 75. P. 751–770.