



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение

высшего образования

«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра Промысловой Океанологии и Охраны Природных Вод

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

(магистерская диссертация)

На тему: Численное моделирование динамики возрастной структуры

популяции морского зоопланктона

Исполнитель: Тимченко Анна Игоревна

(фамилия, имя, отчество)

Руководитель канд. физ.-мат. наук, доцент

(ученая степень, ученое звание)

Еремина Татьяна Рэмовна

(фамилия, имя, отчество)

«К защите допускаю»

Заведующий кафедрой

(подпись)

(ученая степень, ученое звание)

(фамилия, имя, отчество)

«___» _____ 20__ г

Санкт-Петербург

2019

СОДЕРЖАНИЕ

СОКРАЩЕНИЯ	4
ВВЕДЕНИЕ	5
1 Описание района исследования	7
1.1 Физико-географическое положение.....	7
1.2 Климат.....	9
1.3 Гидрология.....	11
1.3.1 Циркуляция водных масс.....	14
1.4 Гидрохимия.....	22
2 Описание биоценоза Черного моря.....	26
2.1 Фитопланктон.....	26
2.2 Бактериопланктон.....	28
2.3 Зоопланктон	30
2.4 Ихтиофауна.....	35
2.5 Фито- и зообентос	37
3 Материалы и методы исследования	41
3.1 Структура объектно-ориентированного моделирования (ООМ).....	41
3.2 Описание модельных видов объектов.....	44
3.2.1 Простейшие и зоопланктон.....	46
3.2.2 Бактерии.....	48
3.2.3 Фитопланктон.....	49
3.2.4 Биокосные элементы.....	50
3.3 Трофическая связь	51
3.4 Расположение и взаимодействие объектов в модели.....	53
3.5 Структура модели.....	57
3.5.1 Блок «Гидродинамика».....	57
3.5.2 Блок «Гидрохимия».....	59
3.5.3 Блок «Биология».....	60
4 Численное представление модели морской экосистемы	63

4.1	Применение ООМ жизненного цикла морского зоопланктона.....	63
4.2	Численная реализация.....	68
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	81
	СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	84

СОКРАЩЕНИЯ

ООМ – объектно-ориентированное моделирование

РОВ – растворенное органическое вещество

ВОВ – взвешенное органическое вещество

МГИ РАН – Морской гидрофизический институт Российской академии наук

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время одной из основных задач в океанологии является изучение и контроль состояния морских экосистем. Одним из примеров таких систем является экосистема Черного моря, которая представляет собой практически замкнутый меромиктический водоемом, где водная толща постоянно разделена на верхний – аэробный слой и нижний – сероводородный анаэробный слой [16]. Большое значение в последнее время приобретают исследования биоты неритических вод, что обусловлено несколькими факторами: интенсивным прибрежным рыболовством и все большим антропогенным воздействием на экосистемы, также в оценке потоков энергии, проходящих через сообщества от низших до высших звеньев трофической цепи, выявление связей их колебаний на разных уровнях с климатическими колебаниями в атмосфере и океане и, наконец, создание качественных и численных моделей как всей экосистемы, так и отдельных ее компонентов [1, 13].

В настоящем варианте модели рассматриваются следующие группы морских гидробионтов – планктонных организмов: фитопланктон, бактериопланктон, простейшие и зоопланктон. Настоящая модификация модели включает в себя описание жизненного цикла свободноплавающих копепод – *Oitona similis* из отряда Cyclopoida [30]. Принято считать, что копеподы являются одними из наиболее широко распространенных и многочисленных таксономических групп зоопланктона [29].

Свободноплавающие морские веслоногие ракообразные (копеподы) являются трофическим звеном между фитопланктоном и nekтоном. Изучение копепод представляет интерес в целях биоиндикации вод, также в изучении функционирования зоопланктонных сообществ, так как они определяют размеры кормовой базы для рыб пелагических экосистем, соответственно и запасы промысловых объектов [22].

Таким образом в данной магистерской диссертации особое внимание будет уделено численному моделированию возрастной структуры морских

гидробионтов – планктонному сообществу Черного моря. Будет подробно исследована эволюция генерации копепод от первой стадии (науплии) развития до последней (взрослые), установлена стационарная возрастная структура при различных температурных и трофических условиях и других заданных параметров окружающей среды, а также рассмотрен процесс возникновения популяционных волн [4, 17].

В настоящее время многие организмы изучены крайне недостаточно, за исключением нескольких видов крупных копепод. Таким образом представляется интерес в исследовании возрастной структуры популяции морских гидробионтов. Актуальным является в рамках модельного подхода изучить эти процессы, связанные с формированием и изменениями в возрастной структуре популяции. Также следует отметить, что при таком подходе можно иметь подробную информацию о модельной динамике и контролировать внешние условия развития популяций морских гидробионтов. Для моделирования была использована двухслойная химико-биологическая модель, которая была разработана и успешно применена в МГИ РАН (г. Севастополь) докт. геогр. наук Васечкиной Е.Ф. в рамках объектно-ориентированного моделирования [4, 5, 29].

Цель и задачи исследования. Целью данной работы является исследовать динамику возрастной структуры популяции морского зоопланктона с помощью объектно-ориентированного моделирования морских экосистемы пелагиали в рамках мелкомасштабной изменчивости (от сотен метров до десятков километров).

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. описать структуру объектно-ориентированного моделирования;
2. изучить трофическую связь между видами морских гидробионтов;
3. выполнить численные эксперименты и исследовать возрастную структуру популяции морского зоопланктона;
4. проанализировать полученные результаты.

1 Описание района исследования

1.1 Физико-географическое положение

Характеристикам гидрометеорологического режима Черного моря, атмосферной циркуляции, тепловому и водному балансу посвящено большое количество научных работ, в том числе обобщающих монографий, климатических атласов и справочных пособий. Сопоставляя эти работы, можно увидеть, что, совпадая в общих чертах, они различаются в описании характеристик сезонного хода и пространственного распределения тех или иных элементов. Чёрное море — внутреннее море бассейна Атлантического океана. Проливом Босфор соединяется с Мраморным морем, затем, через пролив Дарданеллы — с Эгейским и Средиземным морями, Керченским проливом соединяется с Азовским морем. В северной части акватории расположен Крымский полуостров. По поверхности Чёрного моря проходит водная граница между Европой и Азией [11].



Рисунок 1.1.1 Цветение фитопланктона в Черном море, фото со спутника NASA Aqua (14.02.17)

Площадь Чёрного моря составляет 422 000 км², максимальная глубина 2210 м, средняя 1240 м (рис. 1.1.2), протяжённость моря с севера на юг — 580

км. Общая длина береговой линии 3400 км. Объём воды в море составляет 555 тыс. км³.

Важной особенностью Чёрного моря является практически полное (за исключением ряда анаэробных бактерий) отсутствие жизни на глубинах более 150—200 м по причине насыщенности глубинных слоёв воды сероводородом [12]. Берега Чёрного моря изрезаны мало и, в основном, в северной его части. К крупным заливам относятся: Тендровский, Ягорлыцкий, Джарылгачский (принадлежат территории Украины), Каламитский, Каркинитский и Феодосийский (территория Крымского полуострова), Варненский, Бургасский (территория Болгарии), Синопский и Самсунский расположены на юге (территория Турции). Море омывает берега Украины, России, Болгарии, Румынии, Турции, Грузии, Абхазии.

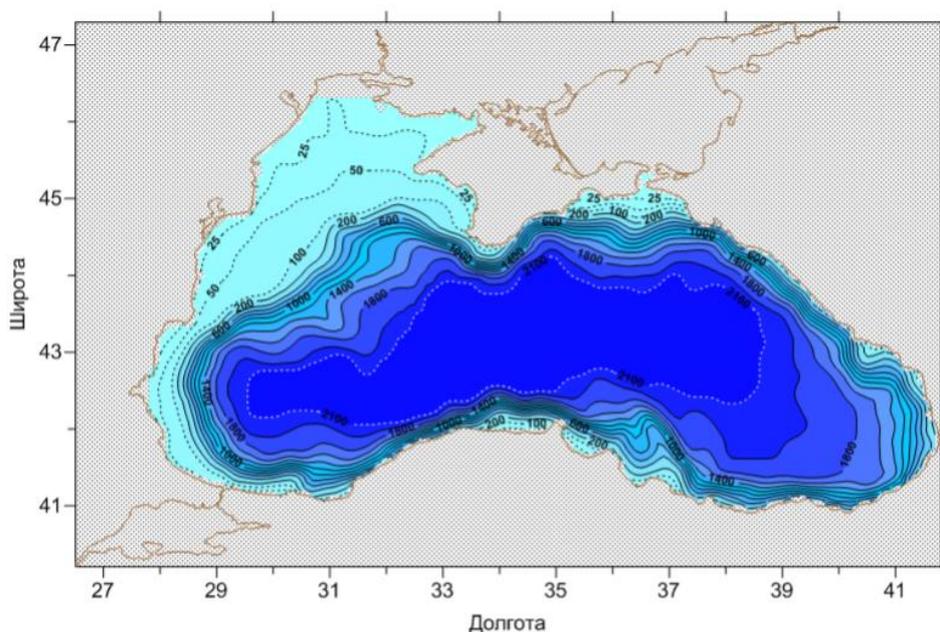


Рисунок 1.1.2 Батиметрия (м) Черного моря [13]

В Чёрное море впадают крупные реки, к которым относятся: Дунай, Днепр, Днестр. Также впадают и более мелкие: Мзымта, Псоу, Бзыбь, Риони, Кодор, Ингури, Чорох, Кызылырмак, Ешилъырмак, Сакарья, Южный Бут, Камчия, Велека. Годовой речной сток в Чёрное море составляет около 310 км³,

причём 80% этих вод выносятся на северо-западную шельфовую часть, в основном Дунаем и Днепром

В Черном море расположено малое количество островов, самым крупным является остров Джарылгач, площадью 62 км². Остальные острова намного меньше, крупнейшие — Березань (площадь 0,362 км²) и Змеиный (0,205 км²) [11].

1.2 Климат

При изучении климата Черного моря многие исследователи предлагали свои классификации типов климата. Среди них такие ученые, как Л.С. Берга, А.И. Воейкова, В.П. Алисова, М.И. Будыко, L. Holdridge и др. Однако, в настоящее время ученые придерживаются при оценке климатических процессов, происходящих в Черном море, классификации В. Кеппена, основывающего свои выводы о типах климата Черного моря на сезонном ходе температуры, а также учитывающего особенности ландшафта, флоры и типы атмосферных осадков.

Современные представления о распределении климата на побережье Черного моря по классификации Кеппена представлены на рисунке 1.2.1.

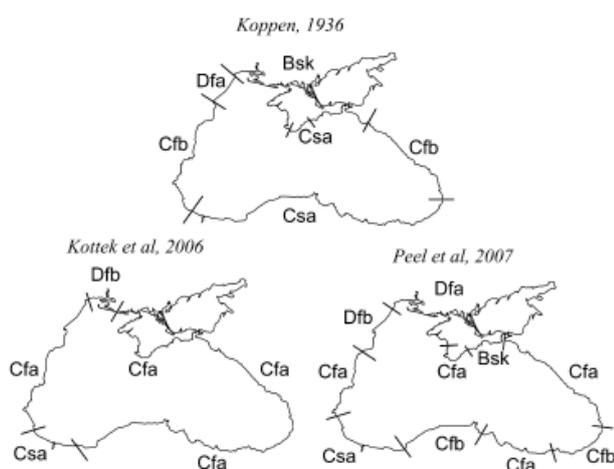


Рисунок 1.2.1 Распределение типов климата на побережье Черного моря на основе классификации Кеппена [11]

где Cfa – умеренный с равномерным увлажнением и жарким летом (субтропический), Cfb – умеренный с равномерным увлажнением и теплым летом (морской), Csa – умеренный с сухим и жарким летом (средиземноморский), Bsk – засушливый холодный (степной), Dfa – континентальный с равномерным увлажнением и жарким летом, Dfb – континентальный с равномерным увлажнением и теплым летом.

Учитывая географическое (среднеконтинентальное) положение Черного моря, можно сказать, что климат его в основном континентальный. Однако Южному Берегу Крыма и Черноморскому побережью Кавказа присущ, скорее, средиземноморский тип благодаря защищенности этих территорий от холодных арктических ветров [13].

Нельзя также не отметить большого влияния на климат Черного моря Атлантического океана. Именно над Атлантическим океаном и зарождается большая часть циклонов, которые впоследствии несут морям шторма и бури. Данные воздушные массы приносят с собой сильный, холодный ветер, преимущественно в зимний период, так называемый норд-ост. Скорости ветра при этом могут достигать до 60 м/с. А вот теплыми воздушными массами средиземноморья Черноморский регион обеспечивают юго-западные ветра. В летний период над Черным морем присутствует отрог Азорского антициклона. Таким образом, основными характеристиками большей части моря можно считать жаркое, сухое лето и теплую, влажную зиму [13].

Говоря о температурном режиме Черного моря, нужно отметить, что значения температур в различных регионах значительно отличаются друг от друга. Рассматривая северо-западную часть Черного моря, обнаружим здесь среднюю температуру в январе приблизительно $-1...-3^{\circ}\text{C}$, однако может опускаться и ниже, до -10°C . В июле же средняя температура в этом районе составляет $+23...+25^{\circ}\text{C}$. Для сравнения – на Южном Берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа температура зимой обычно не опускается ниже $+5^{\circ}\text{C}$, а вот летом может достигать $+30^{\circ}\text{C}$ и выше. Можно также отметить самое теплое место на побережье Черного моря, где среднегодовая

температура составляет приблизительно 17°C. Это район города Гагра на побережье Кавказа (республика Абхазия) [13].

Средняя температура воды в Черном море обычно не опускается ниже +7...+8°C. Зимой при длительных, низких температурах в северной части моря может образовываться так называемый «береговой припай», то есть замерзание поверхностного слоя, но это случается крайне редко.

Таким образом, на формирование климата в районе Черноморского бассейна существенное влияние оказывают такие факторы, как:

- характер атмосферных процессов над Черным морем;
- ландшафт;
- широтное положение различных участков побережья.

В итоге, наблюдаются большие различия между типами климата в районах Южного Берега Крыма, северо-западного побережья, Черноморского побережья Кавказа, восточного и западного побережья Черного моря [13].

1.3 Гидрология

Для замкнутых систем, примером которых является Черное море, огромную роль приобретает водный баланс. Эти моря имеют ограниченный водообмен с Мировым океаном, у них очень узкие проливы. Эти факторы в совокупности определяют гидрологическую структуру моря, а особенно вертикальное распределение солёности. Именно от степени распределения плотности и солёности и зависит общая картина циркуляции вод, развитие процессов зимней конвекции, а также степень интенсивности вертикального обмена слоев водной толщи солёностью и теплом. Чтобы составить уравнение водного баланса для замкнутого моря (при условии сохранения общего объема бассейна), обозначим V_n – приток воды через проливы, а V_c – сток воды через проливы. Тогда уравнение водного баланса приобретает следующий вид:

$$V_c - V_n = (R + P) - E \quad (1.3.1)$$

где R – речной сток; P – атмосферные осадки; E – испарение с поверхности моря

На основе многочисленных измерений в Черном море пресноводный баланс оценивается в среднем в $240 \text{ км}^3/\text{год}$, однако его сезонные колебания могут составлять от 116 до $520 \text{ км}^3/\text{год}$. Данные по оценкам баланса были получены различными методами, а также в различные временные периоды. Обращаясь к монографии [8], где также оценивался водный баланс Черного моря, мы обнаруживаем, что он состоит из нескольких компонентов: материковый сток ($+310 \text{ км}^3$ в год); поступление воды из Азовского моря ($+30 \text{ км}^3$ в год); атмосферные осадки ($+230 \text{ км}^3$ в год); вынос воды через пролив Босфор (-210 км^3 в год); испарение воды с поверхности моря (-360 км^3 в год).

Таким образом, уровень Черного моря превышает уровень Мраморного моря, из-за чего наблюдается хорошо сформированное верхнее течение. Это течение направлено из Черного моря в Мраморное через пролив Босфор. Но существует также и нижнее течение, наблюдаемое в более глубоких слоях воды. Оно направлено через Босфор в обратном направлении. Именно взаимодействие верхнего и нижнего течений определяют и поддерживают вертикальную стратификацию вод Черного моря [8, 13].

Учитывая тот факт, что Черное море имеет сравнительно небольшие размеры, а также оно имеет очень маленький водообмен с Атлантическим океаном, вполне объяснимо, что величина приливов здесь небольшая. Тем не менее, хорошо известны и изучены сгонно-нагонные явления. В основном, они проявляют себя зимой, когда наблюдаются сильные зимние ветра. Например, в северо-западной части моря наблюдались шторма, высота волн которых достигала 2 м, а иногда – 6-8 м. В бухтах периодически можно наблюдать сейши, с амплитудой до 40-50 см и периодом колебаний от нескольких минут до нескольких часов.

Уникальность Черного моря проявляется также и в том, что оно является самым крупным в мире водоемом с несмешиваемыми слоями воды (меромектическим). Исследователи выделяют две большие массы воды:

поверхностная и глубинная. Характеристики этих масс имеют сильные различия. Так, если поверхностный слой – опресненный, имеет температуру, близкую к воздуху, насыщен кислородом, то другой – глубинный, - не содержит кислорода, имеет гораздо большую соленость и плотность, приблизительно постоянную температуру. Уникальность этой вертикальной структуры состоит в том, что эти слои разделены другим слоем воды, находящемся на глубинах от 30 до 100 м. Этот слой носит название ХПС (холодный промежуточный слой) и имеет свои собственные характеристики. Так, в этом слое температура всегда ниже, чем в глубоководных слоях. Это объясняется тем, что вода в ХПС не успевает прогреваться летом, после охлаждения зимой. Именно в ХПС наблюдаются и другие вертикальные изменения свойств воды (плотность, соленость, температура). Также ученые выделяют в Черном море ещё несколько слоев:

- слой воды, где резко меняется температура (термоклин);
- слой с быстрым изменением солености (галоклин);
- слой с изменением плотности (пикноклин);
- слой, в котором наблюдается резкий переход от аэробной к сероводородной зоне, а также изменения гидрохимических параметров (хемоклин).

Именно такое расслоение вод Черного моря по солености, температуре и плотности, создает определенный барьер для вертикального перемешивания вод и препятствует проникновению кислорода в сероводородные глубинные слои [8, 13].

Ещё одной отличительной особенностью Черного моря является наличие в нем сероводородной зоны. Исходя из многолетних исследований, она располагается на глубинах от 150 до 2200 м. Причем концентрация сероводорода растет с глубиной – от 0,19 мг/л и достигает максимальных значений 9,6 мг/л в глубинных слоях. Количество сероводорода в Черном море оценивается приблизительно 3,1 млрд. тонн. Исследуя нижние слои моря, ученые не обнаруживают там никаких живых организмов, кроме анаэробных

серных и сульфатредуцирующих бактерий. Это те самые бактерии, продуктом жизнедеятельности которых и является сероводород. Химические анализы показывают, что в сероводородной зоне соленость возрастает до 22-22,5 промилле, средняя температура до ~8,5 °С, а температура на максимальной глубине – до 9,0-9,1 °С [12].

В связи с вышесказанным, можно отметить, что циркуляция Черноморских вод происходит, в основном, в поверхностных слоях. Здесь, в аэробном слое средняя соленость составляет примерно 18 промилле, существует множество элементов, необходимых для поддержания жизнедеятельности разнообразных организмов. Именно в этом слое в Черном море наблюдается круговая циркуляция циклонического характера по всему водоему. Однако, существуют и локальные циркуляции вод антициклонической направленности, формирующиеся большей частью в прибрежных частях моря. Это так называемые квазистационарные синоптические вихри. Если температура поверхностных слоев воды в открытом море колеблется в среднем от 6°С до 25°С, в зависимости от сезона, то в прибрежных районах, на мелководье, температура летом может достигать значений 30°С и опускаться ниже 0°С зимой [8].

1.3.1 Циркуляция водных масс Черного моря

Представления об общей схеме течений в Черном море как циклоническом движении с двумя крупными круговоротами сложились еще в конце 19-го – начале 20-го вв. в работах Ф.Ф. Врангеля, И.Б. Шпиндлера, Н.И. Андрусова, С.А. Зернова. В качестве основных причин циркуляции моря предлагалось преобладающее циклоническое движение ветра над морем или сток рек. На основе экспедиционных исследований 1920–30-х гг. Н.М. Книпович составил общепризнанную схему циркуляции вод и объяснил куполообразное распределение изоповерхностей приспособлением поля плотности к циклоническому вращению [11]. С тех пор эта схема для верхнего слоя моря не подвергалась пересмотру, а только уточнялась.

На рисунках 1.3.1.1-1.3.1.4 приведены схемы течений Черного моря разных лет:

- динамический метод с привлечением инструментальных измерений;
- инструментальные измерения течений и динамический метод по данным 1970-х гг.;
- квазигеографическая модель по данным до 1982 г.;
- океанографические съемки 1980 – 90-х гг., альтиметрические измерения. Аналогичные схемы циркуляции вод приведены в монографиях [11, 13].

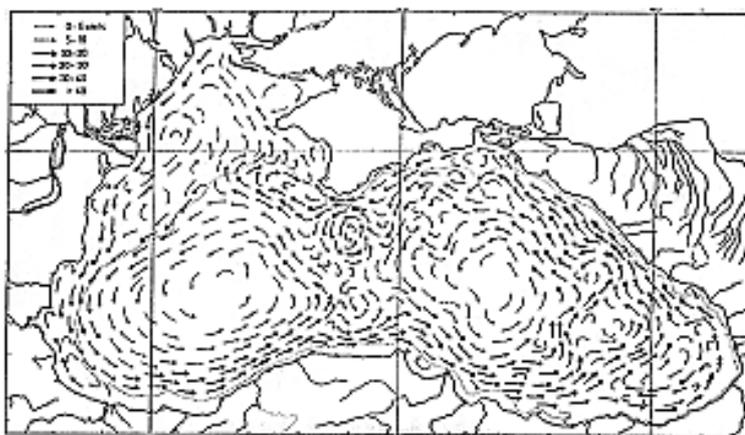


Рисунок 1.3.1.1 Схема поверхностных течений Черного моря [11]

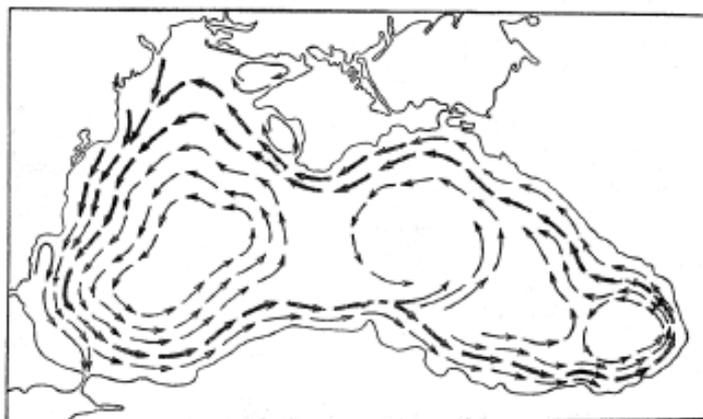


Рисунок 1.3.1.2 Схема циркуляции вод Черного моря [11]

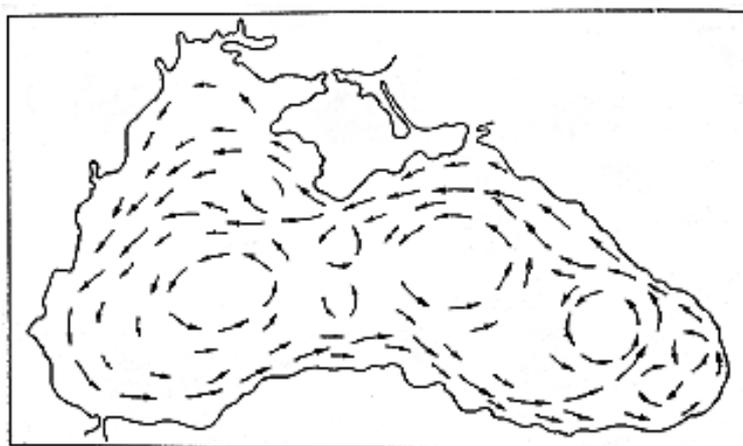


Рисунок 1.3.1.3 Схема поверхностных течений Черного моря [11]

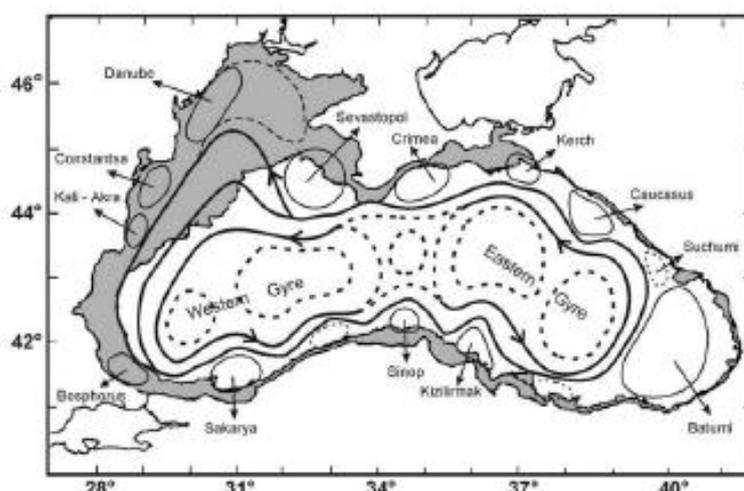


Рисунок 1.3.1.4 Схема циркуляции поверхностного слоя Черного моря [11]

На всех известных схемах выделяются следующие основные черты структуры циркуляции вод: Основное Черноморское течение (ОЧТ), локализованное в зоне континентального склона; два крупномасштабных циклонических круговорота в восточной и западной частях моря; квазистационарные антициклонические вихри в прибрежной зоне, такие как Батумский, Севастопольский, Кавказский, Сакарья, Синопский и др [11].

Крупномасштабная циркуляция

Особое внимание уделяется Основному Черноморскому течению (ОЧТ). Собственно, свое название в нынешнем виде оно получило лишь в 1980-х годах, в работе А.С. Блатова. До этого оно или называлось просто, как

основное течение или как основной поток. В работах западных исследователей оно именуется, как Rim Current (кольцевое течение).

ОЧТ – наиболее изученное звено циркуляции Черного моря. Основная его струя обычно располагается над континентальным склоном. Однако, в юго-восточной части моря оно может отклоняться от основных глубин и пересекать глубоководную часть моря. Многочисленные океанологические съемки за период с 1956 по 2002 года помогают нам понять картину положения основной струи ОЧТ, которая изображена на рисунке 1.3.2.1.

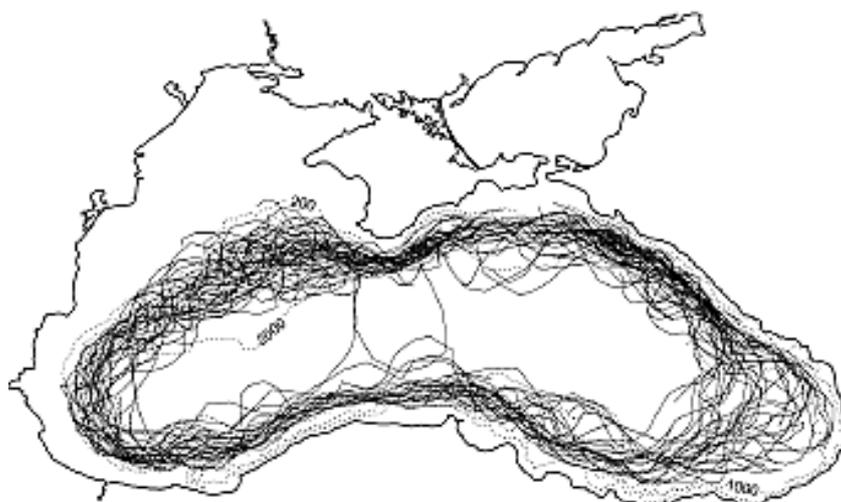


Рисунок 1.3.1.6 Положение оси ОЧТ, определенное по полям геострофической скорости течений на основе данных океанографических съемок в период 1956 – 2002 гг. [11]

Само ОЧТ разделяет Черное море на 2 динамические зоны. Первая – это прибрежная зона с сильной антициклонической деятельностью, а вторая – более обширная, находящаяся преимущественно в открытой части моря и характеризующаяся слабой циклонической завихренностью. Если мы рассмотрим более подробно первую зону, относящуюся к прибрежным водам, то увидим, что там антициклоническая завихренность проявляется в бимодальном распределении повторяемостей направления течений. При этом одна мода соответствует генеральному переносу вод в ОЧТ, а другая – обратному направлению. Возникновение обратного потока объясняется

прохождением антициклонических вихрей. Был также обнаружен обратный поток или противотечение справа от ОЧТ, однако его происхождение объясняется другими причинами. В первую очередь, это – неустойчивость ОЧТ из-за поперечного сдвига скорости, но большое влияние на бимодальность прибрежных течений оказывают также и режимы местных ветров [11, 13].

При изучении полей температуры и солёности в Черном море в слое основного пинноклина можно отчетливо проследить ОЧТ. Так, например, один из простых способов нахождения ОЧТ был предложен в работах [11]. Авторами предлагается выделять в ОЧТ по солёности изохалина 20 PSU на горизонте 100 м. Однако, ситуация меняется в поверхностном слое. Здесь нельзя четко выделить границы ОЧТ, так как наблюдается ярко выраженных фронтальных свойств потока. Хотя в определенные сезоны можно четко выделить ОЧТ по термохалинным характеристикам. Так, в период весеннего паводка - по горизонтальным градиентам солёности, в зимний период - по резкому изменению температурного режима по сравнению с холодными водами шельфа [13].

Возвращаясь к природе возникновения такого явления, как разветвление ОЧТ на ветви, исследователи отмечают несомненное влияние рельефа дна, а также усиление интенсивности циклонических круговоротов. Причем вторичные ветви ОЧТ проходят по периферии этих круговоротов. Кроме того, отмечены и области слияния ветвей (конвергенции). Одна из наиболее изученных таких зон находится вблизи мыса Калиакра [11, 13].

Синоптические вихри

В феврале-сентябре 1970 г., проводилась экспедиция «Полигон 70», основной задачей которой являлось изучение течений с помощью гидрометрических измерителей скоростей течений типа БПВ-2. Результаты экспериментов наглядно показали, что, как и в атмосфере, погода в океане, в основном, определяется вихревыми образованиями; другими словами - циклонами и антициклонами. Именно эти вихри, и связанная с ними

изменчивость гидрологических полей океана, и получили название синоптических вихрей. Таким образом синоптические вихри – это вихревые движения воды в океане, образующиеся главным образом в результате динамической неустойчивости крупномасштабных течений.

За время исследования синоптических вихрей было рассмотрено множество гипотез и объяснений возникновения синоптических вихрей. С 1992 по 2011г.г. на 990 картах аномалий уровня моря было выделено более 9000 вихревых структур. Однако, до сих пор, ученые не сошлись к единому мнению в том, что вызывает их образование.

Выделяют несколько причин образования синоптических вихрей:

Баротропно-бароклинная неустойчивость ОЧТ. В данной гипотезе считалось, что наиболее благоприятные районы для образования вихрей рассматривалась зона свала глубин в болгарском побережье и северо-западной части моря. Но возникновение вихрей на участке от Сухуми до Туапсе считалось маловероятным.

Топографические причины. В числе прочих, были приведены примеры антициклонического вихря Сакарья, который, по мнению ученых, обязан происхождением подводному хребту, и антициклона Кизил-Ирмак, который возникает из-за сложной топографией дна в районе хребта Архангельского.

Распространение и взаимодействие длинных волн различного типа, где рассматривался процесс распространения волн Россби из восточной части моря в западном направлении. Так, в качестве примера, объяснение возникновению антициклона Сакарья способствовало изменению направления и скорости распространения волн Россби при входе в западный бассейн после прохождения сужения в центральной части моря.

Процесс накопления тормозящих на расширяющемся шельфе топографических волн, распространяющихся вдоль континентального склона всего бассейна против часовой стрелки. В частности, некоторые исследователи предлагают данную версию в качестве основной при объяснении возникновения Батумского антициклона.

Ветровое воздействие, как основная причина возникновения. В некоторых работах, образование Севастопольского и Батумского антициклонов связывают именно с областями отрицательной завихренности ветра над этими местами [11, 25].

Размеры вихрей Черного моря разнятся от 40 до 100 км, время жизни – от месяца до полугода, скорость от 0,01 – 0,2 м/с. Максимальный размер вихрей, обнаруженных в Черном море, варьируется от 80 до 90 км. Однако, существует прямая зависимость между размером вихря и сезоном, в котором он находится. Так, антициклоны достигают максимума своего роста и орбитальной скорости в сентябре, но ослабевают в феврале. Циклоны же, в свою очередь, достигают наибольших размеров в декабре-январе, а уменьшаются к марту [11].

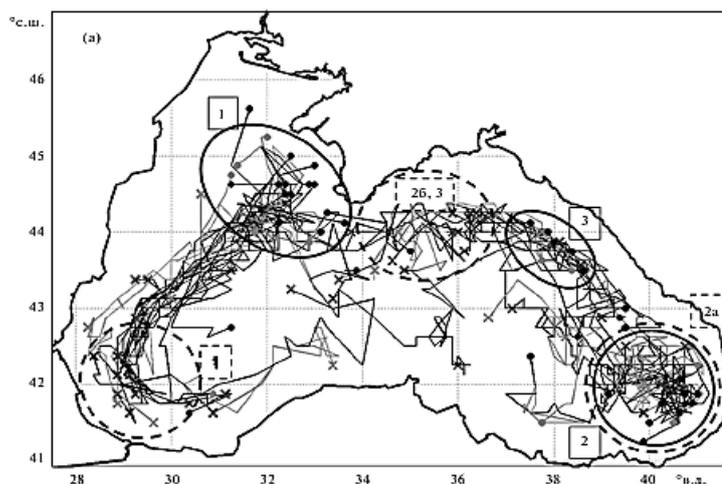


Рисунок 1.3.1.7 Траектории движения синоптических вихрей, где кругом обозначены места образования вихрей, крестиками – места их исчезновения [11]

Циркуляция промежуточных и глубинных слоев

Существует множество теорий о характере циркуляции вод в глубоких слоях моря. Основная точка зрения большинства исследователей состоит в том, что циклоническое вращение существует по все толще воды, до самого дна. Тем не менее, многие придерживаются другой точки зрения. Так, например, О. Ньюман выдвинул свою теорию, согласно которой выпуклая

форма изохалинных и изопикнических поверхностей в слое 0–1000 м сменяется вогнутой формой в слое глубже 1000 м, т.е. в центре моря в глубинных слоях находятся менее соленые воды. Многочисленные расчеты на основе экспериментальных данных позволили сделать вывод о том, что существует и антициклоническая циркуляция в глубинных слоях моря. Многие исследователи пришли к тому заключению в расчетах для основного пиноклина, а также для придонных течений [24].

Научными исследователями МГИ РАН (г.Севастополь) были проведены тщательные исследования антициклонической циркуляции на глубине более 300 метров. Оказалось, что на глубине 1500 м существуют так называемые противотечения со средней скоростью 15 см/с. Это явление было зафиксировано на АБС весной 1988 года в зоне ОЧТ в течение 12 суток (это отмечается в работе В.С Латуна). Впрочем, данные океанографических измерений не подтверждают наличие антициклонической циркуляции на глубине более 300 м.

Новейшее океанографическое оборудование типа буй профилемеров ARGO запущены в Черное море в 2002 году (рис. 1.3.1.8). Они позволили оценить характеристику течений в промежуточных и глубинных слоях, так как способны дрейфовать на достаточно больших глубинах. Так, на рисунке 1.3.1.8 показана траектория буюв на различных глубинах. Анализируя данный график, можно сделать вывод о том, что обратная циркуляция не наблюдается, основное движение вод циклоническое, главный циклонический круговорот и квазистационарные антициклонические вихри были отмечены вплоть до больших глубин (>300м). Впрочем, необходимо отметить, что приведенные данные траекторий буюв не может считаться полностью корректным к указанным глубинам, так как буи периодически всплывают на поверхность, где находятся достаточно долгий промежуток времени (от 8 до 12 часов), а также переносятся гораздо быстрее поверхностными течениями [11,13].

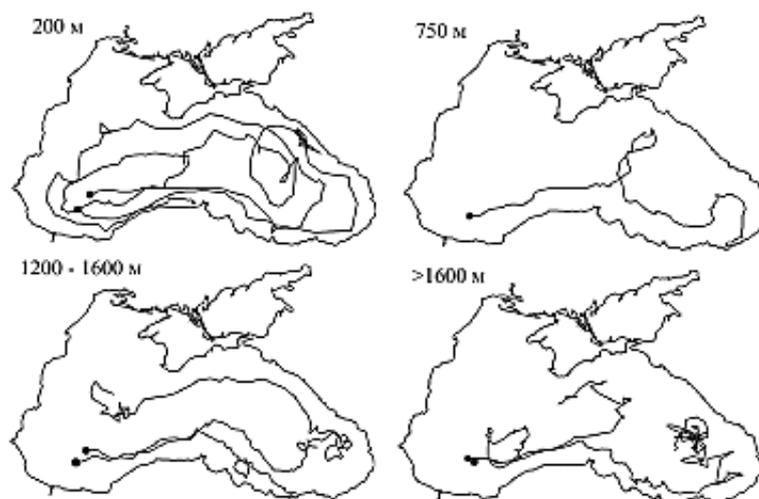


Рисунок 1.3.1.8 Траектории дрейфа 7 буев-профилемеров ARGO в Черном море на различных глубинах в период 2002 – 2009 гг. (кружками обозначены места запуска буев) [11]

1.4 Гидрохимия

Гидрохимическая структура Черного моря представляет собой меромиктический водоем, для которого характерно сероводородное заражение нижнего слоя воды. Многие исследователи занимались изучением взаимодействия аэробной и анаэробной зон, положение верхней границы сероводорода (Скопинцев, 1975, Виноградов, Налбандов, 1990, Безбородое, Еремеев, 1993, Murray et al., 1995, Розанов, 1995, Sorokin, 2002) [7, 16].

Ионный состав солей, растворенных в Черном море практически имеет такое же соотношение, как и в Мировом океане, за исключением повышенного содержания карбонатного иона и в большой величине щелочности воды, особенно в глубинном и придонном слое. Концентрация гидрокарбонатов увеличивается с глубиной, в поверхностном слое увеличивается за счет поступления речных вод с повышенной концентрацией этого иона, а в глубинном слое за счет накопления углекислоты, вследствие распада органического вещества в анаэробной зоне. Абсолютные величины

концентрации главных ионов возрастают с глубиной в соответствии с повышением солености, из-за постоянной стратификации вод [8, 16].

Микроэлементы в воде Черного моря определяются вертикальной структурой из-за постоянной стратификации и наличия анаэробной зоны в водоеме. Таким образом, те из них, которые образуют нерастворимые оксиды в виде взвеси, – железо, марганец, скапливаются над пикноклином у нижней границы кислородной зоны. В анаэробной зоне железо находится в высокой концентрации в растворенной закисной форме. Максимальные концентрации ионов меди и цинка отмечаются в аэробной зоне, где они накапливаются, а затем осаждаются на дно в виде сульфидов, а железа и марганца в глубинных слоях, где они накапливаются в виде коллоидных форм, карбонатов и растворенных закисных ионов.

Окислительно-восстановительный потенциал и определяющий его фактор – распределение кислорода и сероводорода в Черном море. В соответствии с вертикальным распределением и гидродинамическими характеристиками было выделено еще Н.М. Книповичем (1932) 3 основных зоны: кислородная (0-120 м), промежуточная (редокс-зона 120-170 м) и глубинная сероводородная [16].

Кислородная зона (0-120 м) отмечается до границы сезонного конвективного перемешивания в прибрежной зоне и районе антициклонического круговорота (150-180 м), толщина варьируется в зависимости от положения поверхностных течений и метеорологической обстановки. Величина окислительно-восстановительного потенциала составляет +350, +450 мв. В летний период на глубинах 20-30 м в слое термоклина отмечается кислородный максимум, это обусловлено аккумуляцией фитопланктона и активным фотосинтезом. В зимний период кислород по вертикали распределяется равномерно до 60-80 м (глубина активного сезонного перемешивания). Далее на глубине 100 м кислород снижается. Такое распределение кислорода по вертикали обусловлено двумя факторами: вертикальным распределением солености, из-за того, что

соленость определяет интенсивность вертикального перемешивания и поставки кислорода ниже эвфотической зоны. Вторым фактором является дыхание планктона, бактериальные и химические процессы окисления восстановленных соединений сероводорода, который поступает из глубинных слоев [8].

Промежуточный слой, или редокс-зона характеризуется интенсивными процессами химического и биологического окисления восстановленных соединений, которые образуются в сероводородной зоне за счет бактериального анаэробного распада органических остатков. Таким образом, в этой зоне наблюдается значительный градиент окислительно-восстановительного потенциала, величина которого варьируется +150 до -50 мВ. Толщина зависит от скорости турбулентного обмена и интенсивности окислительных процессов. Кислород и сероводород сосуществуют в пределах этой зоны (0,05-0,3 мг/л), также отмечается в значительном количестве продукты окисления сероводорода – тиосульфаты и сульфиты.

Глубинная анаэробная сероводородная зона отмечается с верхней границы, где окислительно-восстановительный потенциал снижается до -40-50 мВ., и концентрация сероводорода уже составляет 0,3 мг/л. Уровень окислительно-восстановительного потенциала регулируется системой:



Концентрация сероводорода возрастает до 1500 м и стабилизируется на уровне около 9,5 мг/л, но в некоторых районах может достигать 11-12 мг/л.

Сероводород присутствует преимущественно 80-90% в виде гидросульфидного иона SH^- , остальная часть в виде S^{2-} . Также вместе с сероводородом присутствует сульфит и тиосульфат (0,5-2 мг/л) и газы – азот, углекислота и метан. Сероводородная зона отделена от кислородной зоны хемоклином, замедляющим вертикальный водообмен [16].

Биогенные элементы. Распределение минеральных форм азота в аэробной зоне Черного моря характерно как для мезотрофных водоемов. Концентрация сильно варьируется в эвфотической зоне и зависит от

интенсивности развития фитопланктона и вертикального перемешивания. В глубинном сероводородном слое наблюдается аккумуляция аммонийного азота 1,2-1,4 мг/л, что примерно в 2 раза выше, чем в глубинных водах океана. Накопление иона аммония происходит за счет аммонификации белковых и других азотистых соединений органических остатков при их анаэробном разложении микрофлорой. Из-за отсутствия кислорода в этой зоне окисление аммония до нитратов тормозится и ион аммония накапливается в воде. Аммоний и сероводород, и соленость распространяются от дна к поверхности за счет вертикального перемешивания. Содержание нитратов в аэробной зоне составляет 0-6 мкг·ат/л, у нижней границы кислородной зоны и в промежуточном слое 2-3 мкг·ат/л., что указывает на окисление бактериями аммония до нитратов в процессе нитрификации. В сероводородной зоне нитраты отсутствуют. Попадая в верхние слои этой зоны в процессе турбулентного перемешивания, они сразу подвергаются восстановлению до молекулярного азота и аммония тионовыми бактериями, которые используют кислород нитратов для окисления сероводорода в процессе тиоденитрификации. Данный процесс приводит к снижению солевого азота, что вызывает дефицит этого основного биогенного элемента в верхних слоях – это является причиной снижения уровня биологической продуктивности всего Черного моря. Такая же ситуация складывается и с распределением солевого фосфата, низкое содержание в верхнем слое является лимитирующим фактором роста фитопланктона. Нитриты отмечаются на нижней границе кислородной зоны 50-100 м. Концентрация кремния в верхних слоях достаточна для обеспечения нормального роста фитопланктона 0,8-1,5 мг/л, в глубинных слоях увеличивается до 7-9 мг/л. В последнее время за счет поступления фосфатов с речным стоком отмечается повышение его концентрации [16].

Органическое вещество. Содержание растворенного органического вещества в поверхностном слое составляет 3,2-4 мг/л, в глубинных слоях 2,2-2,6 мг/л. Концентрация в сероводородной зоне органического азота 15,

фосфора 0,5-1,0 мкг·ат/л, что 1,5-2 раза выше, чем в океане. Значительное поступление отмечается с выносом речного стока аллохтонной органики, которая затем аккумулируется на дне. Содержание взвешенного органического вещества составляет 0,2-0,4 мг/л. На глубине 110-115 м отмечается тонкий слой плотной аккумуляции взвешенного органического детрита, считается слой нейтральной плавучести и может достигать концентрации 7 мг/л [8, 16].

2 Описание биоценозов Черного моря

2.1 Фитопланктон

Состав фитопланктона в Черном море, по данным из различных источников [8, 16], насчитывает около 700-750 видов. Их выделяют из систематических групп, которые представлены в таблице 2.1. Видовой состав представлен по большей части диатомовыми водорослями, их примерно 350 видов, пирофитовыми (динофлагеллятами) – 200 видов, зелеными водорослями – 90 видов, хризомонадами – 50 видов, сине-зелеными водорослями – 34 вида и эвгленовыми – 17 видов (табл.2.1.1).

Таблица 2.1.1 Соотношение числа видов и видовых таксонов основных систематических групп фитопланктона Черного моря [16].

Систематические группы водорослей	Морские и солоноватые виды		Пресноводно-солоноватоводные виды	Всего видов
	Планктонные	Бенто-планктонные		
Bacillariophyta	139	106	93	338
Pyrrophyta	193	-	12	205
Chlorophyta	23	-	66	89
Chrysophyta	47	-	3	50
Cyanophyta	3	5	24	32
Euglenophyta	3	-	13	16
Xantophyta	6	-	-	6

Около 80% диатомовых водорослей представляются центрическими формами, среди них выделяют наиболее распространённые виды – рода *Chaetoceros*. Они составляют основную часть суммарной биомассы фитопланктона (*Chaetoceros curvisetus*, *Ch. affinis*, *Ch. socialis*), также встречаются *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia*. Пирофиты, или динофлагелляты представлены видами, которые относятся к родам *Euxiella*, *Peridinium*, *Dinophysis*, *Ceratium*, *Noctiluca*. Рассмотрим виды, которые обитают у нижней границы эвфотической зоны или на значительной глубине. Такие формы зачастую лишены хлорофилла, таким образом они питаются растворенным органическим веществом, бактериями и мелкими частицами детрита (Droop, 1959). К ним относят виды *Oxyrris marina* и *Noctiluca miliaris*, однако этот вид в некоторых источниках относят к зоопланктону [16].

Мелкие формы фитопланктона представлены такими систематическими группами: кокколитофоридами (*Pontosphaera huxleyi*, *Syracosphaera*, *Acanthoica*), силикофлагеллятами (*Distephanus speculum*), хламидомонадами (*Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Carteria*), вольвоксовыми, хризомонадами, гетерококковыми водорослями.

Численность и биомасса фитопланктона (рис. 2.1.1) в различных акваториях Черного моря в разные сезоны года сильно варьируется. Это зависит от гидрологического режима, обеспечивающие интенсивную вертикальную динамику вод, или подъем глубинных, обогащенных биогенами, вод на поверхность. Отметим, что наиболее продуктивными, считаются районы в северо-западной части, в районе п-ова Крым: Севастопольская бухта и мыс Тарханкут, в районе Керченского пролива и у берегов Анапы и Новороссийска (рис. 2.1.1), а также район у побережья Анатолии между мысами Делилишвили и Неболу. Средняя биомасса, по многолетним данным, составляет 300-600 мг/м³. Максимальная численность отдельных видов фитопланктона достигает 5-20 млн./л при биомассе 100

г/м³. В глубоководных частях Черного моря биомасса варьируется 50-200 мг/м³ [16].

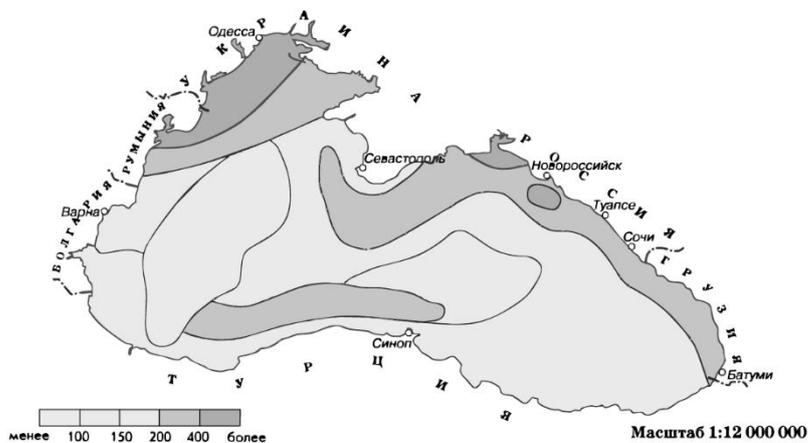


Рисунок 2.1.1 Распределение средней биомассы фитопланктона (мг/м³) []

Сезонная сукцессия фитопланктона в течении года обусловлена изменениями условий питания и температурного режима. Массовое развитие приходится на весенний и, некоторые виды, осенний период. Минимум отмечается в зимний и летний сезон.

В зимний период при низких температурах и малой вертикальной устойчивости водной массы вегетируют арктический и субарктический вид диатомей. Биомасса фитопланктона колеблется в пределах 50-100 мг/м³. В феврале начинается биологическая весна, достигает максимума в марте-апреле, доминирующими видами являются диатомеи. Биомасса достигает 100-300 мг/м³. В конце апреля- начале мая отмечается минимум. В течении летнего периода появляются новые виды, в конце августа- начале сентября наступает максимум летне-осеннего периода, биомасса составляет 40-70 мг/м³ [16].

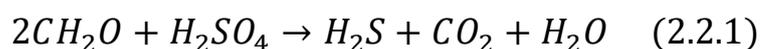
2.2 Бактериопланктон

Бактерии и простейшие составляют группу микрогетеротрофов. Общая численность и биомасса бактерий является важным показателем трофности и продуктивности водоема. Бактерии, фитопланктон и простейшие

представляют основную кормовую базу для зоопланктона. Доля бактериопланктона в экосистемах морской пелагиали составляет 60-90% общего потока энергии, который осуществляется гетеротрофной частью планктонного сообщества (Сорокин, 1978).

По экспериментальным данным в работах [16] была определена численность и биомасса бактерий: в поверхностном слое открытых районов моря численность составляет 50-200 тыс. клеток в 1 мл. В неритической зоне, или прибрежных районах вследствие влияния речного стока, сброса биогенных веществ, водоем подвергается эвтрофикации и общее число бактерий увеличивается до 300-500 тыс. клеток в 1 мл. (по некоторым данным иногда может достигать и 2-х млн клеток в 1 мл). Максимум численности бактерий приходится на вторую половину лета – это период между двумя максимумами цветения фитопланктона. Вследствие того, что между двумя периодами происходит накопление отмершего органического вещества, затем происходят гетеротрофные процессы. Иногда вспышки наблюдаются в зимний период из-за того, что увеличивается активность циклонических вихрей и к поверхностному слою поднимаются обогащенные микрофлорой воды из промежуточного слоя, или редокс-зоны.

Средняя биомасса бактериопланктона в аэробной зоне глубоководной части моря составляет 20-100 мг/м³. В приповерхностном и слое термоклина эта величина колеблется 200-400 мг/м³. В прибрежной зоне может достигать 500 мг/м³. Также считается, что бактерии достигают своего максимума в редокс-зоне 150-500 мг/м³, с понижением глубины и приближаясь к сероводородной зоне эта величина снижается до 5-15 мг/м³. Однако по экспериментальным данным в некоторых районах сероводородных вод увеличивается численность и биомасса бактериопланктон, так как было доказано [12], что сероводород продуцируют анаэробные сульфатредуцирующие бактерии обитающих как в водной толще, так и в донных осадках.



2.3 Зоопланктон

К микрозоопланктону относят мелкий планктон, который не превышает размеров 0,2-0,3 мм. Простейшие в большинстве представлены такими видами как инфузория (рис. 2.3.1.1) и зоофлагелляты (бесцветные жгутиконосцы), а также к этой группе могут относить зоопланктон на ранней стадии развития (науплиусы). В неритической зоне в составе микрозоопланктона отмечаются коловратки *Keratella*, *Trichocerca*, *Synchaeta*, *Colurella*, а также малоразмерные личинки бентоса [16].

По экспериментальным данным и отбором проб в Севастопольской бухте [16] и прибрежной зоне у берегов п-ова Крыма, исследовалась подробно биомасса и сезонная динамика простейших. Численность инфузорий варьировалась 1-5 тыс/л, а биомасса 20-80 мг/м³. Доминирующей группой в весенний период были Тинтинниды, преобладающий вид инфузорий в морских водоемах – *Strombidium*. В летний период в прибрежной зоне биомасса может достигать 60-180 мг/м³, в неритической зоне 10-30 мг/м³. Сезонный максимум развития наблюдается в феврале и в конце мая.

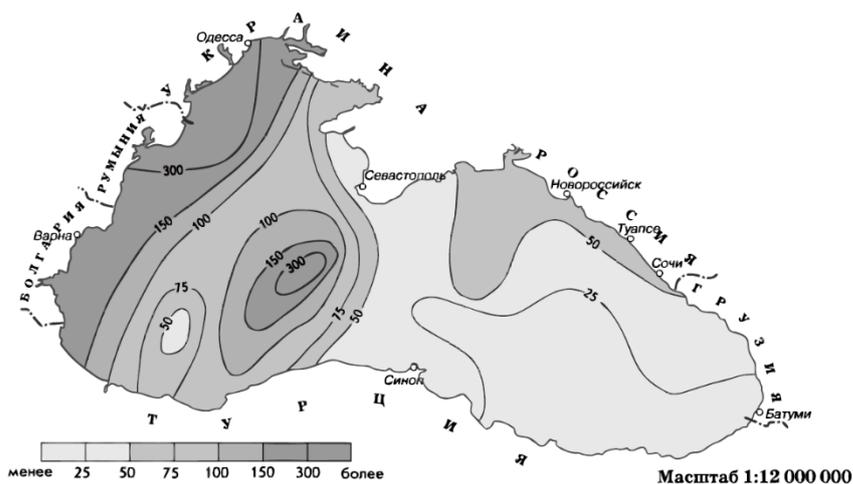


Рисунок 2.3.1.1 Распределение биомассы инфузорий мг/м³ []

На рисунке 2.3.1.2 изображено вертикальное распределение микрозоопланктона. Биомасса и численность увеличивается у верхней границы термоклина, максимум достигают в слое термоклина, вследствие

высокой концентрации пищи – бактериопланктон, составляет примерно 30-70 мг/м³ и 50-300 экз/л соответственно. Далее понижается до слоя бактериального максимума у верхней границы сероводородной зоны 120-140 м., здесь часто находится крупная инфузория *Pleurometa marginum*, длиной около 200 мк. Численность составляет 500-700 тыс/л [16].

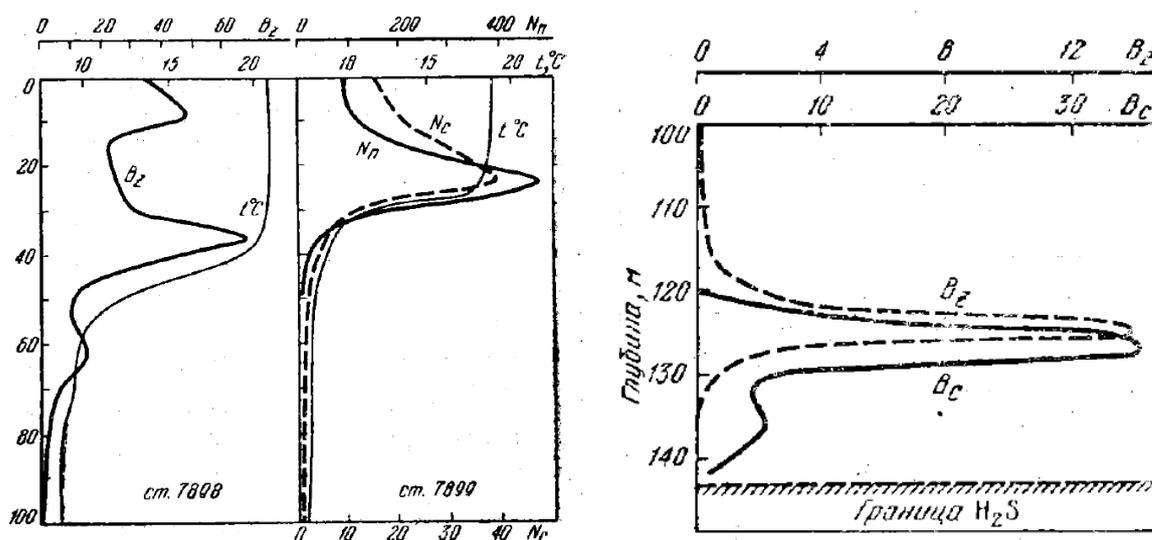


Рисунок 2.3.1.2 Вертикальное распределение микрозоопланктона (B_z , B_c мг/м³, N_c , N_n экз/л) [16].

Бактерии, которые продуцируют сероводород за счет хемосинтеза у верхней границы сероводородной зоны являются пищей для простейших и, таким образом, включаются в продукционный процесс. По экспериментальным данным [16] отмечается значительное количество простейших в районах водоема, который подвержен загрязнению, или эвтрофикации, их численность может достигать 6-25 млн/м³, следовательно, можно судить об их значительной роли в очищении водоема.

Сообщество мезозоопланктона характеризуется достаточно богатым видовым разнообразием, встречаются около 120 видов. Одним из ведущих видов являются копеподы, или веслоногие ракообразные. Они представлены несколькими массовыми видами: *Calanus helgolandicus*, *Harpacticoida Pseudocalanus elongatus*, *Paracalanus parvus*, *Centropages kroyeri*, *Acartia clausi*,

Acartia laticetosa, *Oithona similis*, *Oithona minuta*, *Pontella mediterranea*. В прибрежных зонах и мелководных районах значительную долю мезозoopланктона составляет: ларватон – это личинки донных животных, различные мшанки, моллюски, полихеты, десятиногие и усоногие рачки.

Некормовой хищный макрозоопланктон формируется в Черном море хетогнатами (*Sagitta setosa*), гребневыми (*Pleurobrachia pileus*, syn. *P. rhodopis*), личинками полихет и медузами: (*Aurelia aurita*, *Rhizostoma plumo*, *Rathkea octopunctata*) [16].

Средняя численность и биомасса зоопланктона в районах открытого моря по данным сетных ловов незначительно изменяется. В зимний период биомасса может снижаться до 1,5-2 раз. Численность эвритермных, к ним относятся организмы способные жить в вода со значительными колебаниями температуры, и холоднолюбивых видов остаётся стабильной на протяжении всего года. В холодные зимы, когда температура 0-100 м слоя понижается ниже 8°C, основную часть составляют холоднолюбивые виды (доминирующим видом в этих слоях является батипланктон) составляют copepodы *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona similis* и гребневики *P.pileus*, а в теплые зимы, когда температура воды не падает ниже 8°C соответственно, численность зоопланктона остается высокой за счет преобладания этих 2х видов, к ним относятся клadoцеры, понтеллиды и инфузории. Также в весенний период значительно наблюдаются развитие эвритермных (встречаются в море во все сезоны года) видов: *Oithona minuta*, *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus*, *O. dioica*, *S.setosa*. В летний период температурные условия оптимальны для развития, но их рост и численность лимитируются условиями доступных пищевых ресурсов и присутствием хищников, планктоноядных рыб. Вследствие снижения в летний период биомассы фитопланктона, происходит и снижение биомассы зоопланктона.

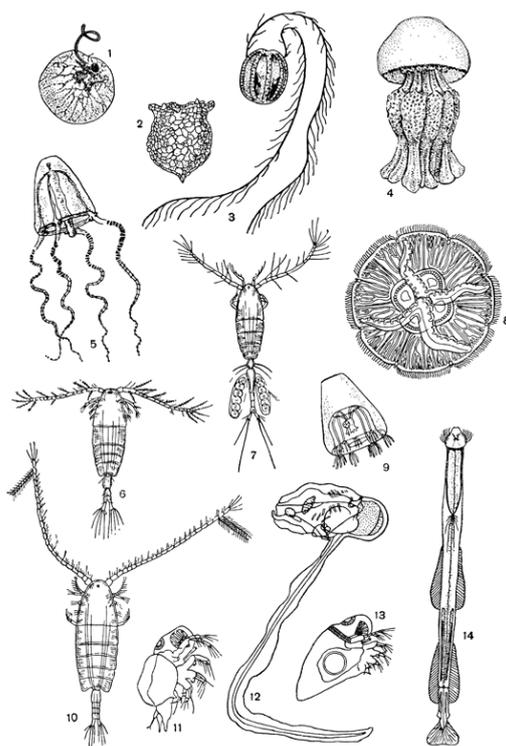


Рисунок 2.3.2.1 Массовые формы черноморского зоопланктона:

1 — ночесветка; 2 — тинтиннопсис; 3 — плевробрахия; 4 — пилема; 5 — сарсия; 6 — акартия; 7 — ойтона; 8 — аурелия; 9 — раткея; 10 — калянус; 11 — подон; 12 — ойкоплевра; 13 — эвадне; 14 — сагитта [30].

В работах [16] приводятся результаты изучения вертикального распределения зоопланктона методом сетных ловов. Таким образом, основная часть зоопланктона, приблизительно отмечается в верхнем слое воды, до глубины 50 м. Нижней границей обитания зоопланктона считается глубина 150-170 м. Происходит разделение планктона на 2 вида: эпипланктонное и батипланктонное. Первые в свою очередь представлены такими видами как эвритермы и теплолюбивые, а вторые – холоднолюбивыми. В летний период они особенно разграничены слоем термоклина. Когда градиент температуры в слое термоклина достигает 3-4 °С/м для большинства видов это считается непроходимой зоной, но некоторые виды, совершающие суточные миграции могут проходить через этот слой (*Calanus helgolandicus*, *Sagitta*). Даже когда температурный скачок в слое термоклина несильно выражен, все равно происходит в этой зоне аккумуляция планктонов обоих видов.

С помощью применения батометрических методов для изучения вертикального распределения зоопланктона было показано, что основная масса мигрирующих копепод *Calanus helgolandicus* скапливается дном и образует плотный слой около 5 м на глубине 120-140 м, в нижней границе кислородной зоны 0,3 мг/л, нижнюю границу определяет количество растворенного кислорода, а не свободного сероводорода. Смысл их нахождения в этой зоне обуславливается тем, что по-видимому зоопланктон избегает выедания их рыбами и находит в редокс-зоне дополнительный источник питания в виде простейших и бактерий [8, 16].

Горизонтальное распределение биомассы зоопланктона по многолетним экспериментальным данным [16] показывает, что в Черном море выделяются районы, постоянно обогащенные зоопланктоном. Это связано с тем, что поверхностные воды этих районов обогащаются биогенами за счет вертикального и горизонтального перемешивания вод, также учитывается пассивный снос планктонов в места фронтов, схождения течений. Отмечается корреляция между районами повышенной концентрации зоопланктона и схемой мезомасштабной циркуляции поверхностных вод. Увеличивается биомасса зоопланктона в шельфовой зоне, близки материкового склона, где выступы подводного рельефа взаимодействуют с циклоническими течениями. В прибрежной зоне обусловлено частыми сгонами, под воздействием которых образуется локальное поднятие глубинных вод. В открытой части моря отмечается в районах продолжительной конвергенции течений и в антициклонических круговоротах. Следовательно, распределение пятен высокой биомассы зоопланктона отмечается в зонах повышенной гидродинамической активности, а также в районах с повышенной концентрацией первичной продукции.

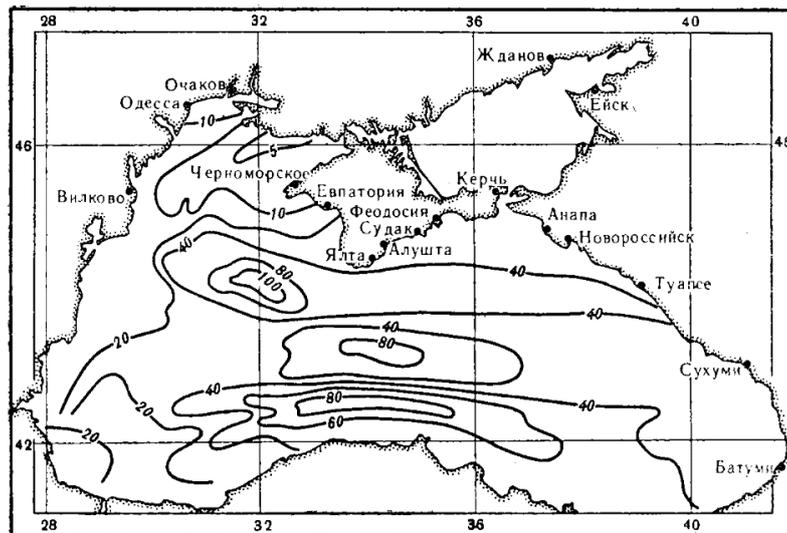


Рисунок 2.3.2.2 Горизонтальное распределение биомассы зоопланктона 0-200м [16]

2.4 Ихтиофауна Черного моря

Пелагические рыбы.

Ихтиофауна Чёрного моря по видовому составу почти вдвое превышает состав ихтиофауны в Каспийском море. Среда обитания большинства видов наблюдается в поверхностном слое моря до 200 м. Насчитывается всего около 180 видов рыб различного происхождения, приблизительно 60% являются средиземноморскими видами, 20% виды речного происхождения и около 16% понто-каспийские реликты. Изучением происхождения и видового состава, экологических группировках, распределения, поведении и миграции рыб, занимались такие исследователи, как Водяницкий (1941), Световидов (1964), Виноградов (1967), Ивлев (1961), Шульман (1978), Алеев (1960), Голенченко (1948).

Из рыб средиземноморско-атлантического насчитывается 45 семейств среди них холоднолюбивые: шпроты *Sprattus sprattus phalericus*, черноморский лосось *Salmo trutta labrax*, камбала *Platichthys flesus luscus*, мерланг (пикша) *Odontogadus merlangus euxinis*, колючая акула катран *Squalus acantias*. Теплолюбивые образуют массовые скопления в Черном море: хамса *Engraulis*

engracicholus и барабуля *Mullus barbatus*. Некоторые виды совершают сезонные миграции зимуют в Мраморном и Средиземном море, а на нагул в весенне-летний период возвращаются в Черном море: скумбрия *Scomber scombrus*, пелагида *Sarda sarda* и тунец *Tunnus tunnus*, а также рыба-меч, атлантическая ставрида, лаврак, луфарь и некоторые виды рыб-планктонофагов анчоусовые (хамса *Engraulis engracicholus ponticus*, сардина *Sardina pilchardus* и сардинелла *Sardinella aurita* [8, 16].

В опресненных и предустьевых водоемах в северо-западной части Черного моря обитают пресноводные рыбы. Насчитывается около 30 видов. К массовым видам относят полупроходные виды: тарань, лещ, чехонь, сазан, язь, судак, окунь.

Понто-каспийские реликтовые насчитывают 27 видов из 5 семейств. Из них наиболее важное значение имеют осетровые и 2 вида сельдей из рода *Caspialosa* и *Alosa*. Также к данному виду относятся: тюлька, 13 видов бычков, девятииглая колюшка, морской судак.

Промысловые виды рыб

Промысловое значение имеют около 25 видов рыб. Их принято разделять на 4 группы: морские тепловодные, умеренно-холодноводные, солоноватоводные, анодромно-пресноводные (Расс, 1992).

Пелагические рыбы-планктонофаги являются важным в промысловом отношении видами рыб. Хамса, шпрот, сардина, саргана, сельдевые – тюлька и пузанка – эти виды являются основными потребителями зоопланктона. Скумбрия, ставрида, пелагида, тунец и рыба-меч – являются важными в промысловом отношении хищными рыбами.

Донные рыбы рыбы, которые имеют промысловое значение, представлены такими видами: осетровые – белуга, черноморско-азовский осетр и севрюга; кефали (лобан, головач, сингиль, остронос и губач), барабуля, камбала, смарида, атерина, морской карась, морской окунь и пикша, акула катран, черный и светлый горбыли.

Исследования выявили значительные годовые и многолетние флуктуации основных запасов промысловых рыб в Черном море, их связывают с периодическими колебаниями продуктивности всего бассейна. Итак, периоды спада продуктивности водоема отмечается в годы суровых зим у поколений рыб с коротким жизненным циклом, а затем и у пелагических хищников. Происходит снижение материкового стока и притока биогенных веществ, что влияет на продуктивность фито- и зоопланктона, особенно в северо-западном промысловом районе.

Наибольшую численность пелагических видов рыб составляет: хамса, шпрот, ставрида. Запасы донных видов рыб в связи небольшой протяженностью шельфовой зоны и сероводородным заражением весьма ограничены (Ревина, Сафьянова, 1968). В ИЭЗ России в современный период отмечено 102 вида рыб, из которых объектами промысла являются 20 [Луц и др., 2005]. Современный вылов морских рыб в Чёрном море составляет 17–19 тыс. т. Общий вылов в период с 1950-2015гг. показан в таблице 2.3.1. Общий объём вылова морских рыб (без учёта хамсы, добыча которой по решению Российскоукраинской комиссии по вопросам рыболовства ведется в счёт общекосового объёма) определён учёными ФГУП «АзНИИРХ» на 2011 г. в 24,8 тыс. т. Вылов хамсы в Чёрном море (для России и Украины) прогнозировался на уровне средних многолетних норм изъятия в объёме 49,5 тыс. т [8, 16].

2.5 Фито- и зообентос

Бентос Черного моря обитает в прибрежных зонах, выделяют 3 зоны: супра-, псевдо- и сублитораль, зообентос до глубины 120-180 м, фитобентос до 60-80м. Площадь дна, которую населяет бентос занимает 95,3 тыс. км², или ≈ 23 % общей площади дна. Средняя биомасса бентоса в самых богатых районах составляет 400-600 г/м².

Фитобентос Черного моря состоит из водорослей-макрофитов, морских трав и перифитонных микроводорослей (Погребняк, 1965; Калугина-Глутник, 1975). Флора макрофитов насчитывает около 300 видов, среди них самой многочисленной группой являются красные водоросли (140 видов), массовыми видами являются представители рода *Phyllophora* (*Ph. nervosa*, *Ph. rubens*, *Ph. brodiaei*), *Polysiphonia* (*P. subulifera*, *P. elingata*, *P. brodiaei*), а также *Callithamnion corymbosum*, *Laurencia coronopus*, *Dasys pedicellata*. Фитобентос филлофорного поля Зернова существует на обширной площади в северо-западной части на глубине 30-60 м (рис. 2.5.1). Масса филлофоры исчисляется примерно 10 млн. т. Как и другие красные водоросли, филлофора не переносит загрязнения воды. Интенсивная эксплуатация и загрязнения среды, привели к тому, что запасы филлофоры снизились в 30 раз (до 0,3 млн. тонн) (рис. 2.5.1) [8, 16].

Далее идут зеленые водоросли (80 видов), они включают в себя ульву (*Ulva lactuca*), несколько видов кладофоры (*Cl. albida*, *Cl. crassa*, *Cl. dalmatica*), улотрикса и энтероморфы, хетоморфу и вошерью. Бурые водоросли (70 видов) представлены цистозирой (*C. barbata*, *C. crinita*), *Ectocarpus*, *Stilophora rhizoides*, *Dilophus fascicola*.

Некоторые водоросли развиваются как эпифиты на талломах других водорослей: цистозира и филлофора. Значительную роль играют перифитонные обрастания на поверхности талломов макрофитов и на раковинах моллюсков, и микроводоросли, которые растут на поверхности грунта. Микрофитобентос включается в себя 380 видов и представлен диатомеями и перидиниями.

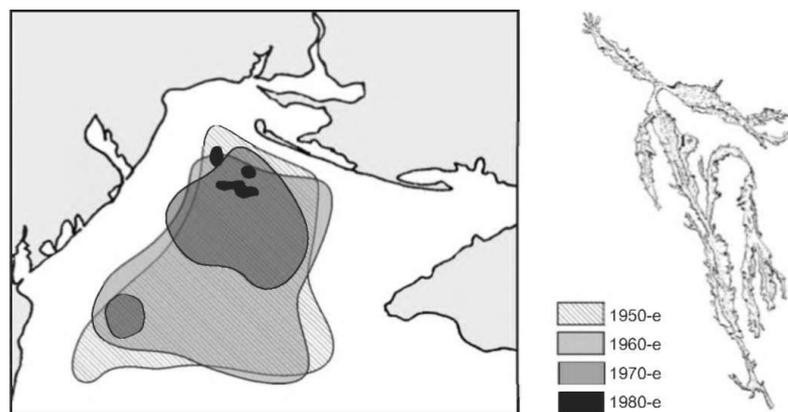


Рисунок 2.5.1 Сокращение филлофорного поля за период 1950-1980 гг. в северо-западной части Черного моря (Каминер, 1976) [16]

Зообентос имеет приблизительно такое же происхождение, как и зоопланктон, сформировавшись из видов средиземноморско-атлантических вод (более 80%, или 1300 видов), остальная видами каспийского происхождения. Таким образом деление видов происходит на 2 группы. Среди средиземноморских, достигших массового развития выделяют: *Cardium edule*, *Nereis succinea*, *Nephtys hombergi*, *Melinna palmata*.

Выше было сказано, что место их обитания делиться на 3 зоны. Далее рассмотрим подробно распространение видов в каждой из них:

1. Супралитораль населена донными ракообразными: амфиподы, изоподы, гаммариды, двустворчатые моллюски, брюхоногие моллюски, полихеты, олигохеты.

2. Биоценозы псевдолиторали заселяются отчасти видами, которые присутствуют в супралиторали: *Donacilla*, *Ophelia*, *Nerine*, *Pontogammarus*. Заиленные пески заселяют немертины *Lineus*.

3. В литорали доминируют следующие виды: моллюски *Donax juliana*e, *Venus gallina*, изоподы, полихеты.

Биоценоз филлофорного поля Зернова формируется на грунтах, занятых мидиевым илом (рис. 2.5.2), в зоне скопления красной водоросли филлофоры. Фауна обеднена и в ее состав входят: мшанки *Discopora*, актинии *Cyliste*, губки *Sycon*, *Myscale*, немертины, полихеты, баянусы, изоподы,

гаммарусы, мизиды, пантоподы, крабы *Portunus* и многочисленные моллюски *Mytilus*, *Modiolus*, *Cardium*, *Nassa*, *Ciona* [8, 16].

Наибольшую площадь и самую глубокую зону дна Черного моря, заселенную бентосом, занимает биоценоз фазеолинового ила (рис. 2.5.2) на глубинах от 50-60 до 100-130 м. Доминирующими видами являются двустворчатые моллюски *Modiola phaseolina*, *Cardium simile*, *Abra abra*, полихеты *Nephtys*, *Notomastus*, *Aricidea*, гастроподы *Retusa truncatula*, *Rissoa*, амфиподы, кумовый рак, офиура, мягкий коралл, а также олигохеты (Киселева, 1973; Vacescu, 1971) [8, 16].

Фауна мейобентоса представлена в основном молодью моллюсков, герпактицидами, остракодами и червями (нематодами и киноринхами). Наибольшая численность отмечается в биоценозе мидиевого ила. Численность нематод достигается здесь 200, гарпактицид – 70 и киноринхов – 17 тыс/км².

Процессы формирования и изменения бентоса происходят весьма интенсивно. Это продолжающийся естественный процесс, так как средиземноморские виды продолжают заселять акваторию Черного моря. Также отмечаются и антропогенные факторы, ускоряющие этот процесс. К ним относят эвтрофирование и рост продуктивности вод, особенно в северо-западной части (Зайцев, 1977). Процессы эвтрофирования изменяют трофические условия и содержание кислорода на разных глубинах. Отмечается влияние изменения солености поверхностных вод, соленость возросла на 0,2-0,3% за последние 40 лет, вызванный уменьшением стока рек. Это благоприятствует проникновению и адаптации большему количеству средиземноморских видов. Также вследствие судовых перевозок и сбрасывания балластных вод, возросла возможность попадания палеогических личинок донных беспозвоночных, в частности велигеров, трохофор, зоеф из других бассейнов. На данный отмечаются вселенцы хищного моллюска рапана *Rapana thomasiana* (Индо-Тихоокеанский бассейн), моллюск *Mya arenaria* (Северная Атлантика), полихета *Polydora limicola* и краб *Rhythropanopeus* (Западная Атлантика). Полихеты и рапана повлияли весьма

негативно на общую кормовую базу лиманов северо-западной части и практически уничтожил рапан устричные и мидиевые сообщества [8, 16].



Рисунок 2.5.2 Распределение донных биоценозов Чёрного моря (по Зернову): 1 — биоценоз прибрежного песка и ила; 2 — биоценоз россыпей ракуши; 3 — заросли зостеры; 4 — мидиевый ил; 5 — филофора; 6 — наносы мёртвой зостеры; 7 — фазеолиновый ил; 8 — теребеллидный ил; 9 — нижняя граница жизни.

3 Материалы и методы исследования

3.1 Структура объектно-ориентированного моделирования (ООМ)

ООМ (объектно-ориентированное моделирование) включает пять основных понятий: объект, класс, инкапсуляция, наследование и изоморфизм [15, 28].

1. Объект – это программная модель в которой отображается реальный или идеальный (прототипный) объект внешнего мира. Описание объекта включает в себя ряд параметров или атрибутов, которые моделируют состояние реального или прототипного объекта и набор функций для того, чтобы изменять эти атрибуты (по-другому их еще называют методами). Таким образом, структура программного объекта дает возможность

моделировать процессы поведения имитируемого объекта, а также динамические объекты и системы.

2. Класс – это набор объектов с идентичными атрибутами и методами (поведением), а объекты – части этого набора являются экземплярами класса. Класс также определяет тип своих объектов.
3. Инкапсуляция – это концентрация описаний атрибутов и методов всех однотипных объектов внутри описания соответствующего класса. Могут приниматься специальные меры по защите экземпляров класса от непреднамеренного изменения или разрушения.
4. Наследование имеет ключевое значение в модели. Моделируемый объект связывается особым видом отношений иерархического подчинения – «родитель-потомок». Основным свойством данного отношения является наследование потомком характеристик и поведения, присущему своему родителю. Принцип наследования состоит в следующем: объект-потомок наследует все атрибуты и методы объектов родительского класса. У потомка всегда проявляются индивидуальные свойства и поведение, которое будет отличным от поведения родителя. Таким образом, потомок не будет являться точной копией своих родителей. Затем в определении класса потомков уже будут добавляться новые собственные атрибуты и методы, которые будут отличаться от родительских. Параметры объекта-потомка можно менять не только вызовом его собственных, но и методов родителя.
5. Под Полиморфизмом подразумевается, что различные типы объектов, объединенные общим происхождением, могут иметь методы с одинаковыми названиями (именами), но разной реализацией.

Численная модель была создана в рамках концепции объектно-ориентированного моделирования (ООМ) морской экосистемы. Методы объекта определялись свойствами и функциями поведения модельного объекта, а именно: способностью продуцировать биомассу, оценкой различия в поле пищевых ресурсов, движение для поиска и улучшения условий питания,

потребление доступной пищи и становится самому пищей для особей, стоящих в следующем звене трофической цепи. Ранее было установлено в работах [22], что особи зоопланктона перемещаются в пространстве целенаправленно. Вследствие процесса размножения, поиска пищевых ресурсов отмечаются миграции копепод в определенных направлениях [27].

Интегральное поведение модели определяется изменением состояний объектов и их взаимодействие друг с другом. Неживые элементы системы, такие как биогенные вещества, растворенное и органическое вещество, так же, как и гидродинамические характеристики среды, описываются традиционным образом на сетке – с помощью эйлерова подхода. А живые элементы моделируемой действительности разделяется на дискретные по своей природе сущности – растительные клетки, отдельные гидробионты, популяции, и непрерывные – концентрации химических веществ, скорости переноса жидкости и т.п., которые описываются с помощью лагранжева подхода. Таким образом, концепция ООМ морской экосистемы основана на синтезе лагранжева подхода (для имитации живых компонентов окружающей среды) и эйлерова подхода (для имитации неживых компонентов окружающей среды) [5, 28].

Структура численной модели состоит из четырех уровней иерархии, которые имеют собственные функции, характеристики и прямые и обратные связи:

1. для морских гидробионтов задаются такие параметры, как вес, продолжительность жизни, дыхание, рост, размножение, пищевые предпочтения, выедание, естественное вымирание;
2. для совокупности таких же организмов со своим ближайшим жизненным пространством. Характеризуется в пространственной области такими характеристиками – плотностью живого вещества, количеством организмов, размером и координатами области, передвижением для улучшения условий существования;

3. для популяции морских организмов, которые характеризуются плотностью, распределением биомассы по пространству в области, средними значениями функциональных характеристик;
4. для сообщества в целом определяются состав видов, пространственное распределение плотности массы и других агрегированных характеристик (дыхание, выедание) разных видов живых организмов.

Схематически структура модели представлена на рисунке 3.1.1.

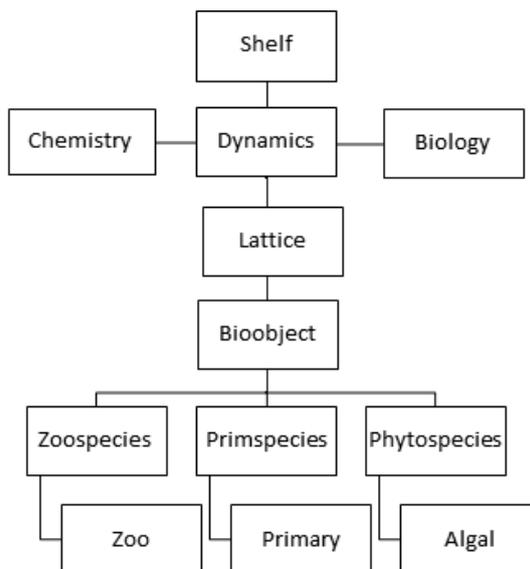


Рисунок 3.1.1 Блок-схема наследования классов, использованная в модели

Имитация поведения большого количества объектов в ООМ содержит описание поведения разных видов морских гидробионтов, каждому из которых присуще движение в направлении улучшения своих жизненных условий, путем взаимодействия с другими объектами и с учетом законов функционирования системы. В результате проявляется изменчивость полей биомассы на популяционном уровне [17].

3.2 Описание объектов в модели (гидробионтов)

Для описания жизнедеятельности гидробионтов была выбрана трофическая модель, разработанная в Институте океанологии РАН, и с

успехом использовавшаяся ранее во многих исследованиях [7, 9, 21]. Горбунов, Шушкин. При построении уравнений, описывающих динамику концентраций биогенов, ВОВ и РОВ и кислорода, они описаны в работах [1, 20]. Таким образом, аналитическая модель, приведенная ниже и управляющая индивидуальным поведением объектов разных типов, является синтезом перечисленных моделей.

В численной модели каждый объект представлен одним из 4-х групп морских гидробионтов: простейшие, бактерио-, фито- и зоопланктон. Для того, чтобы определить отличия между ними, задаются коэффициенты избирательного питания (J_{ij}), в связи с особенностями, протекающими в процессе жизнедеятельности и пищевыми предпочтениями (Табл.3.2.1) планктонных организмов. КИП отображает вероятностное выедание другими организмами, где i -потребитель, j -корм. Также каждый объект определяется как биологический вид и характеризуется индивидуальными параметрами

Коэффициенты избирательности питания отражают вероятность выедания i -м потребителем j -го корма. Помимо принадлежности к определенной группе, для каждого объекта идентифицируется биологический вид, характеризующийся своим набором параметров.

Таблица 3.2.1 Коэффициенты избирательности питания для выделенных в модели групп организмов

Groups	Bacteria	Protozoa	Zooplankton	Phytoplankton	DOM	POM
Bacteria	0	0	0	0	1	1
Protozoa	1	0,2	0,2	1	0,2	1
Zooplankton	0,5	1	0,2	1	0	0,5

Базовым объектом в объектно-ориентированном моделировании является «гиперособь». «Гиперособь» включает в себя свойства особи определенного вида. Однако может содержать и другие свойства, которые отмечаются в поведении группы организмов. Таким образом модель, которая

регулирует динамику объекта, должна также содержать функции, которые описывают жизнедеятельность обособленных планктонных организмов, и учитывать функционирование объектов в группе [5].

Рассмотрим параметры объекта – пространственное распределение по сетке, геометрические размеры, величина биомассы, вид. Динамику биомассы объекта можно определить балансовым соотношением:

$$\frac{dB}{dt} = P - E - M \quad (3.2.1)$$

где P – агрегированная продукция совокупности морских организмов внутри объекта, E – выедание хищниками, M – естественная смертность.

Далее рассмотрим конкретный вид этих функций для каждой группы организмов. Также отметим, что обмен, полный и частные рационы, продукция – определяются на уровне организма. Соответствующие показатели объекта вычислялись умножением на количество особей, составляющих объект. В то время как выедание и естественная смертность воздействовали на биомассу объекта – рассчитывались на уровне объекта в целом [5].

3.2.1 Простейшие и зоопланктон

Реальная продукция объектов i -го типа (потребитель) рассчитывалась по соотношению:

$$P_i = C_i \cdot U_i^{-1} - R_i \quad (3.2.1.1)$$

$$R_i = \alpha_i \cdot w^{\gamma_i} \cdot C_w \quad (3.2.1.2)$$

$$C_w \cdot D_i^{-\beta} \quad (3.2.1.3)$$

где C_i – полный реальный рацион, U_i^{-1} – коэффициент усвояемости пищи, D_i – биомасса данного типа на популяционном уровне, w – вес организма, α и β – коэффициенты.

Реальная продукция вычисляется по максимальной продукции, уменьшенной в соответствии с конкретными пищевыми условиями, в которые попадает животное. Максимальная продукция определяется из соотношения:

$$P_i^{max} = R_i \cdot \frac{K_{2i}^{max}}{1 - K_{2i}^{max}} \quad (3.2.1.4)$$

соответственно максимальная величина полного рациона определяется из соотношения:

$$C_i^{max} = (P_i^{max} + R_i) \cdot U_i \quad (3.2.1.5)$$

$$U_i = \frac{R_i}{1 - K_{2i}^{max}} \quad (3.2.1.6)$$

Полный реальный рацион рассчитывался по формуле, предложенной в [6]:

$$C_i = C_i^{max} \left[1 - \exp\left(-\xi \frac{B_{ef}}{C_i^{max}}\right) \right] \quad (3.2.1.7)$$

$$B_{ef} = \sum_j J_{ij}(B_j - B_{j0}) \quad (3.2.1.8)$$

где коэффициент ξ – максимальную скорость осветления объема [14], B_{j0} – пороговая концентрация корма. Частные реальные рационы рассчитывались по формуле, аналогичной у бактерий (3.2.2.7). Также в модели используется зависимость показателя экспоненты, которая зависит от веса организма, обеспечивающую вид трофической функции, представлена в соотношении:

$$C_i = C_i^{max} [1 - \exp(-\xi' \cdot w_i^{0.1} \cdot B_{ef})] \quad (3.2.1.9)$$

$$\xi' = 0.002 - 4 \cdot 10^{-4} \ln w_i \quad (3.2.1.10)$$

Выедание биомассы j -го типа (корм) определялось как:

$$E_j = \sum_i C_{ij} = \sum_i C_i \frac{J_{ij} \cdot B_j}{\sum_i B_j \cdot J_{ij}} \quad (3.2.1.11)$$

Уменьшение биомассы вследствие естественного вымирания организмов учитывалось с помощью удельной скорости отмирания μ :

$$M_i = \mu_i \cdot B_i \quad (3.2.1.12)$$

3.2.2 Бактерии

Продукция бактерий определяется соотношением:

$$P_b = \frac{R_b \cdot K_{2b}}{1 - K_{2b}} \quad (3.2.2.1)$$

$$R_b = a_b \cdot w^\beta \quad (3.2.2.2)$$

где R_b – обмен продукцией, $K_{2b} = 0.33$ – рост среднего коэффициента потребляемой пищи, w – вес организма, a_b и β – коэффициенты. Затем вводится поправка для того чтобы снизить скорость обмена N бактерий. Вследствие того, что доля бактерий, приблизительно 80-90%, эвфотического слоя находится в пассивном состоянии, и обмен неактивных бактерий становится ниже в зависимости от условий питания, чем у активных [6]:

$$R_b N = N \cdot a' \cdot w^\beta \cdot \delta \quad (3.2.2.3)$$

$$\delta = \frac{p}{p + \varphi_1 + \frac{\varphi_2}{p}} \quad (3.2.2.4)$$

$$p = \frac{\overline{B_p}}{B_b} \quad (3.2.2.5)$$

где a' – коэффициент для активных бактерий, p – функция, характеризующая трофические условия, φ_1 , φ_2 – числовые коэффициенты. Далее множитель N опускается, потому что рассматривается для продукционных характеристик умножение на количество особей в объекте.

Реальный полный рацион бактерий вычисляется также через обмен в соотношении:

$$C_b = \frac{R_b}{1 - K_{2b}} \quad (3.2.2.6)$$

Частные рационы определялись как части полного реального рациона, пропорциональные доле данного j -го (корма) от всего рациона бактерий

$$C_{bj} = C_b \cdot \frac{J_{ij} \cdot B_i}{\sum_j B_j \cdot J_{bj}} \quad (3.2.2.7)$$

3.2.3 Фитопланктон

Динамика биомассы объектов фитопланктона определялась уравнением, выведенное в работе [20]:

$$\frac{dB_p}{dt} = C_p \cdot (1 - k_1) \cdot B_p - k_2 \cdot B_p - \mu_p \cdot B_p - E_p \quad (3.2.3.1)$$

где k_1 , k_2 и μ_p – удельные скорости дыхания, экскреции и естественное вымирание фитопланктона, C_p – удельная скорость роста фитопланктона, определялась ранее также в работе [20].

Для расчета поля фитопланктона не рассматривается функционирование как отдельной растительной клетки. Лимитирующим фактором в расчетах продукции фитопланктона выступает: освещенность, концентрация биогенных элементов и максимальная скорость роста клеток.

В модели было использовано соотношение для расчета снижения хлорофилла D_c в морской воде в связи с ослаблением света [31].

$$\alpha = 0.18 \cdot D_c^{0.395} \quad (3.2.3.2)$$

Чтобы рассчитать α нужно знать концентрацию хлорофилла D_c в морской воде. Данные в различных районах и с разной продуктивностью значительно отличаются друг от друга. В работе [6] приводится оценка концентрации хлорофилла в морской, данная формула используется в модели для расчетов этого параметра:

$$D_c = 0.0164 \cdot B_p \quad (3.2.3.3)$$

$$\gamma = 3.321 \lg(1 + C_p^{max}) \quad (3.2.3.4)$$

Где γ – максимальная удельная скорость роста фитопланктона. С помощью этого уравнения вычисляется количество делений клеток водорослей в сутки [6]. Считается, что максимальное число делений клетки в естественных условиях близко к 2, отсюда $C_p^{max} = 3$.

Если для получения пространственных распределений зоопланктона необходимо использовать наблюдения *in situ*, то распределения фитопланктона, по крайней мере, на мега- и мезомасштабах можно изучать по спутниковым данным о цветности воды, которые находятся в открытом доступе в сети Интернет. Оцифровка снимков позволяет получить значения концентрации хлорофилла «а» на регулярной сетке с шагом в среднем 1,5 км (1,2 км по параллели и 1,7 км по меридиану).

3.2.4 Биокосные элементы

Для описания пространства на котором перемещаются модельные объекты (морские гидробионты) используется двумерная сетка. Концентрация химических веществ записывается в дискретном виде как двумерный массив. Следуя [20], выпишем уравнения для концентраций:

$$\frac{dD_{PO4}}{dt} = \sum_i \varepsilon_i \cdot R_i + \varepsilon_p \cdot C_p \cdot (k_1 - 1) \cdot B_p + k_{DOP} \cdot \nabla^2 \cdot D_{PO4} \quad (3.2.4.1)$$

$$\begin{aligned} \frac{dD_{POP}}{dt} = & \sum_i \varepsilon_i \cdot \mu_i \cdot B_i + \varepsilon_p \cdot \mu_i \cdot B_i + \sum_i C_i \cdot (1 - U_i^{-1}) \cdot \\ & \cdot (1 - H_i)_p \cdot \varepsilon_i - \varepsilon_{POP} \cdot E_{POP} - k_3 \cdot D_{POP} + k_{POP} \cdot \nabla^2 \cdot D_{PO4} \\ & \cdot \end{aligned} \quad (3.2.4.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{dD_{DOP}}{dt} = & \varepsilon_p \cdot k_2 \cdot B_p + \sum_i \varepsilon_i \cdot C_i \cdot (1 - U_i^{-1}) \cdot H_i \\ & - \varepsilon_{DOP} \cdot E_{DOP} - k_3 \cdot D_{POP} + k_{DOP} \cdot \nabla^2 \cdot D_{DOP} \end{aligned} \quad (3.2.4.3)$$

где ε_i – содержание фосфора в единице биомассы гидробионтов i -й группы; ε_p – содержание фосфора в единице биомассы водорослей; D_{POP} , D_{DOP} –

концентрации взвешенного органического фосфора (POP) и растворенного органического фосфора (DOP); H_i – соотношение жидких и твердых экскретов гидробионтов; k_3 – скорость автолиза POP; k_{POP} , k_{DOP} – коэффициенты диффузии взвешенного и растворенного вещества соответственно. Используемые эмпирические коэффициенты приведены в таблице 3.3.1.

3.3 Трофическая связь в модели между видами морских гидробионтов

Трофическая, или пищевая цепь – это процесс переноса вещества и энергии, которую ассимилируют автотрофы, через ряд организмов, вследствие поедания одних организмов, вышестоящими в трофической цепи, другими организмами, нижестоящими [3]. В данном случае возникают трудности в использовании натуральных данных для оценки трофической связи, поэтому рассмотрим исследование энергетических потоков с помощью ООМ. В модели рассчитываются данные показатели с помощью осреднения функциональных характеристик, которые существуют в модельных объектах на различных уровнях трофической цепи, а в явном виде в модели задаются функции, описывающие жизнедеятельность обособленных гидробионтов.

С помощью представленных выше соотношениях, в разделах 2.1.1 и 2.1.2, оценивается переход между трофическими уровнями и соотношение потоков энергии. Также модель состоит из основных 4 групп морских гидробионтов: фито-, бактерио-, зоопланктон и простейшие. При описании взаимоотношений модельных объектов использовались две цепи разложения – пастбищная и детритная. К пастбищному типу относятся: фитопланктон (продуценты), который синтезируют из неорганического вещества, представленное солнечной энергией, органическое вещество. Также к данному типу относятся простейшие, бактерио- и зоопланктон (консументы I-го порядка), которые занимают второй и третий уровень трофической цепи, которые потребляют первичную продукцию (фитопланктон). К детритному типу относится: растворенное органическое вещество (DOM) и взвешенное органическое вещество (POM). Это органическое вещество получается путем

разложения редуцентами продуктов жизнедеятельности организмов и отмерших останков живых существ.

Схема трофической сети представлена на рисунке 3.3.1. Зоопланктон и простейшие потребляют фитопланктон и бактериопланктона. Простейшие, бактерио- и зоопланктон также могут потреблять растворенное и взвешенное органические вещества [3].

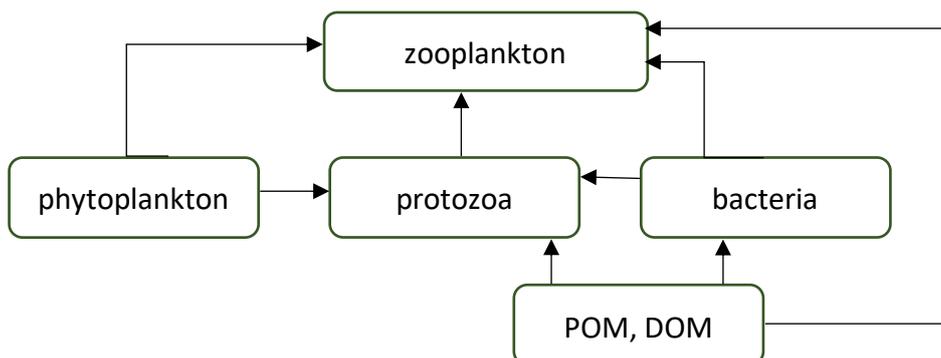


Рисунок 3.3.1 Блок-схема трофической сети, использованной в модели

Таблица 3.3.1 Коэффициенты трофических функций и другие параметры модели.

model group		Bacteria	Protozoa	Zoo
A		0.04	0.50	0.60
K_2^{\max}		0.50	0.60	0.60
U^{-1}		1.00	0.80	0.70
μ		0.10	0.05	0.03
W_{\min}	мг	10^{-10}	10^{-4}	10^{-2}
W_{\max}	мг	10^{-9}	10^{-2}	1.00
γ		0.80	0.80	0.80
β		0.65	0.75	0.75
Пороговая плотность	мг/м ³	1.00	1.50	1.50
Содержание фосфора	мкг-ат/мг	0.001	0.001	0.001
Калорийность	кал/мг	1.00	0.80	0.70
Соотношение жидких и твердых экскретов		1.00	0.60	0.40

Остаточная плотность объекта	мг/м ³	0.01	0.01	0.01
Максимальная плотность объекта	мг/м ³	10.00	40.00	20.00

3.4 Расположение и взаимодействие объектов в модели

Объекты занимают геометрическое пространство в виде цилиндра с высотой, численно равной глубине бассейна. Геометрическое описание объекта заключается в том, что с высокой вероятностью моделируемые морские гидробионты будут находиться в границах цилиндра по принятому шагу по времени, равному 1 сутки. В разделе 2.1 кратко были рассмотрены отношения между живыми и неживыми элементами системы. Далее рассмотрим подробно. Живые элементы морской экосистемы описываются множеством объектов с помощью лагранжева подхода, а неживые – с помощью эйлерова подхода, т.е. сеточного представления [5].

Плотность органических растворенных и неорганических растворенных веществ, динамические процессы взаимодействия море-атмосфера характеризуют систему живых объектов, которые существуют на фоне и находятся в связи со средой обитания. Величина доступных пищевых ресурсов определяется путем положения объекта относительно сетки. Плотность пищи каждого типа рассчитывается как средневзвешенная величина с весовыми коэффициентами, пропорциональными площади пересечения проекции объекта на горизонтальную плоскость с проекцией другого объекта, содержащего пищевой ресурс. Также можно рассчитывать с ячейкой сетки, на которой задается концентрация пищевого ресурса. Допустим, что расположение i -го объекта несколько перекрывает n ячеек сетки, тогда доступная пища рассчитывается по формуле:

$$D_i^c = \sum_{j=1}^n S_{ij} \cdot (D_j - D_0) \quad (3.4.1)$$

$$S_{ij} = \frac{S_{ij}}{S_i} \quad (3.4.2)$$

где S_{ij} – объект j -й ячейки сетки перекрывает площадь в горизонтальной плоскости, S_i – площадь проекции объекта на горизонтальную плоскость, D_j – концентрация пищевого ресурса в j -й ячейке сетки, D_0 – пороговое значение ресурса (если концентрация ниже порогового уровня, живые организмы не могут использовать этот ресурс). С помощью этих уравнений, аналогичным образом, также рассчитывается величина доступной для питания биомассы и изменение плотности объектов «жертв».

Когда организм потребляет другой объект, то он уменьшается в той же пропорции, а концентрация ресурсов вычисляется в узлах сетки. Также рассчитывается повышение плотности растворенных и взвешенных веществ на сетке, потому что происходит поступление в воду продуктов жизнедеятельности особей в объекте.

Некоторое количество объектов могут взаимно проникать друг в друга, т.е. находятся одновременно в одном и том же месте пространства. Степень перекрытия объектов «хищников» и «жертв» определяет доступность пищевого ресурса жертвы для хищника. В модели зоопланктон является последним и главным звеньем в трофической цепи. Когда происходит уменьшение биомассы k -го объекта, вследствие выедания его хищниками, тогда этот процесс определяется соотношением:

$$E_k = \sum_j E_{kj} = \sum_j c_{kj} \cdot N_j \cdot s_{kj} \quad (3.4.3)$$

где E_{kj} – это каждый из элементов, представляющий собой выедание биомассы k -го объекта организмами других объектов разных типов, пересекающихся с данным объектом; s_{kj} – весовые коэффициенты, пропорциональные площади их пересечения; c_{kj} – частный рацион j -го объекта.

Для того, чтобы рассчитать, как объект одного типа будет искать и пересекаться по сетке с другим, необходима организация для эффективного поиска ближайших соседей объекта. Для этого в модели формировалась структура данных в виде дерева. Каждый лист представляет собой номер объекта. Вся расчетная область делилась на квадраты, каждый квадрат представлялся как ветвь дерева. Размер квадрата изменяется в зависимости от количества существующих в расчетной области объектов. Для оптимизации численности объектов, которые попадают в каждый из квадратов, необходимо подбирать размер квадрата. Объекты сортируются по квадратам, соответствуя своим координатам. Границы квадратов могут растягиваться для захвата близкого к границе, но те объекты, которые лежат в соседних квадратах. Величина растяжения определялась как сумма критического радиуса (90% максимально допустимого) и радиуса сортируемого объекта, т.е. границы квадрата определялись как

$$x'_{i-1} = x_{i-1} - (r_{max} + r_k) \quad (3.4.3)$$

$$y'_{i-1} = y_{i-1} - (r_{max} + r_k) \quad (3.4.4)$$

$$x'_i = x_i - (r_{max} + r_k) \quad (3.4.5)$$

$$y'_i = y_i - (r_{max} + r_k) \quad (3.4.6)$$

где i – номер квадрата, k – номер объекта, r_k – радиус k – го объекта. Очевидно, что один и тот же объект мог попадать в несколько разных квадратов в зависимости от своего положения. Такая избыточность гарантировала полный перебор всех возможных пересечений объектов для правильного подсчета доступных объекту ресурсов. Обновление дерева производится на каждом временном шаге.

Рассмотрим последовательность операций, выполняемых программой на каждом временном шаге над объектом, имитирующим, для конкретности, совокупность организмов зоопланктона. Перечисленные ниже действия обеспечиваются последовательным вызовом методов объекта.

Происходят следующие действия над объектом:

В начале определяется точное местонахождение объекта (модель зоопланктона) на сетке, далее вычисляется концентрация пищевых ресурсов – живые и неживые элементы системы, которые доступны для питания объекту. Также вычисляются характеристики продукции такие, как обмен, продукция, максимальный полный рацион, реальный рацион, определяется степень удовлетворенности от пищи, зависящая от присутствия необходимых ресурсов.

Объектам, которые представляют собой пищевые ресурсы, необходима вследствие этого обновление системы. Вычисляется изменчивость их плотности после выедания хищниками. Также рассчитывается употребление в пищу неживых элементов системы и поступление продуктов жизнедеятельности морских организмов. Таким образом происходит обновление биокосных элементов.

В процессе дальнейших расчетов получают новые результаты плотности объектов. Необходимо учитывать снижение количества организмов из-за выедания и естественное смертности. Рассчитывается с предыдущего шага по времени. Также нужно учитывать фактор увеличения радиуса объекта, потому что происходит диффузия и объект начинает расползаться по сетке.

Для объекта фитопланктон расчеты происходят по-другому – в разделе 2.2.2 мы говорили о том, что для введения в модель объект фитопланктон, он включает в себя плотность и массу, тогда как в объекте не выделяется масса клетки и число клеток. Пищевые ресурсы определяются только концентрации биогенных веществ в области расположения объекта на сетке.

Затем снова обновляются все объекты, живые и неживые элементы системы, которые находятся на данном этапе в расчетной области. Далее вычисляется биомасса всех типов моделируемых объектов. Вычисления происходят по схеме: в каждом узле сетки суммируется плотность объектов, чьи границы захватывают данный узел. В конце обновляется дерево объектов.

3.5 Структура модели

3.5.1 Блок «Гидродинамика».

Из работы [18] используется интегральная модель верхнего слоя Черного моря – упрощенная версия (плотность глубинного слоя не изменяется). В модели рассчитываются параметры по двухслойной гидродинамической модели. Все параметры распространяются по глубине за один шаг по времени. В модели задается температура поверхностного (T^0), глубинного (T^h) и перемешанного слоя (T^h), глубина шельфа составляет 30 м, а размеры расчетной области 50x50 км. Так как масштабы динамики поля ветра и температуры воздуха превышают размеры сетки, то модель представляет собой одномерный вариант.

$$\frac{\partial T^0}{\partial t} = Q^h - Q^{h-0} \quad (3.5.1.1)$$

$$\frac{\partial h}{\partial t} = \frac{1}{T^0 - T^h} \cdot (Q^{h-0} - Q^{h+0}) \quad (3.5.1.2)$$

$$G - D = 0.5 \cdot \alpha \cdot gh \cdot \rho_w \cdot (Q^0 - Q^{h-0}) \quad (3.5.1.3)$$

$$G = C_g \cdot V^3 \quad (3.5.1)$$

$$D = \rho \cdot V^3 \cdot \left(f \left(\frac{h}{L_1} \right) + \frac{a_2 \cdot h}{L|N|} \right) \quad (3.5.1.4)$$

$$f \left(\frac{h}{L_1} \right) = \begin{cases} \frac{a_1 \cdot h}{L_1} & \text{при } h \leq \frac{C_g}{a_1} \cdot L_1 \\ C_g & \text{при } h > \frac{C_g}{a_1} \cdot L_1 \end{cases} \quad (3.5.1.5)$$

где Q^0 – поток тепла через поверхность: $Q^0 = a(T^0 - T^a)$; Q^{h-0} – потоки тепла на нижней границе перемешанного слоя; Q^{h+0} – потоки тепла на верхней границе нижнего слоя; T^a – температура воздуха; α - коэффициент термического расширения воды; G, D – интегральные генерация и диссипация энергии турбулентности; ρ_w – плотность воды; $V^3 = \sqrt{\frac{\tau_0}{\rho_w}}$ – динамическая скорость трения в воде; τ_0 – напряжение трения ветра на поверхности; L –

масштаб длины Монины – Обухова; L_l – масштаб толщины пограничного слоя;
 $N = \frac{L}{L_1}$ – безразмерный параметр стратификации Казанского – Монины;
 C_g, a, a_1, a_2 – эмпирические коэффициенты.

Для замыкания системы уравнений (3.5.1.1 – 3.5.1.3) предполагалось, что при вовлечении ($\frac{dh}{dt} > 0$) поток тепла на верхней границе термоклина Q^{h+0} равен нулю, а при обратном процессе ($\frac{dh}{dt} < 0$) полагался равным нулю поток на нижней границе перемешанного слоя Q^{h-0} . В результате система распадается на две системы уравнений, соответствующие двум режимам динамики верхнего слоя, переход от одного режима к другому осуществляется по условию, следующему из уравнения (3.5.1.3). Далее происходит формирование и разрушение квазиоднородного слоя (вовлечение и антивовлечение);

Вовлечение идет если выполняется соотношение:

$$G - D - 0,5 \cdot \rho_w \cdot a \cdot g \cdot h \cdot Q^0 > 0$$

Если же это условие не выполняется, то наблюдается обратный процесс – антивовлечение

При вовлечении часть водной массы нижнего слоя попадает в верхний слой, в результате чего характеристики последнего меняются, а значения соответствующих характеристик нижнего слоя остаются неизменными. При антивовлечении происходит симметричный процесс в нижнем слое, и в этом случае термоклин не влияет на характеристики перемешанного слоя. Однако в результате газо- и теплообмена через поверхность температура и содержание кислорода в верхнем слое могут измениться. Таким образом, двухслойная модель с переменным во времени верхним слоем вносит дополнительное слагаемое в уравнения для гидрохимических переменных для верхнего слоя:

$$\frac{\partial Y_i^0}{\partial t} = K_x \cdot \left(\frac{\partial^2 Y_i^0}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Y_i^0}{\partial y^2} \right) + G_i^0 + A_i^0 + \frac{Q^{h-0} - Q^{h+1}}{(T^0 - T^h) \cdot h} \cdot (Y_i^h - Y_i^0) \quad (3.5.1.6)$$

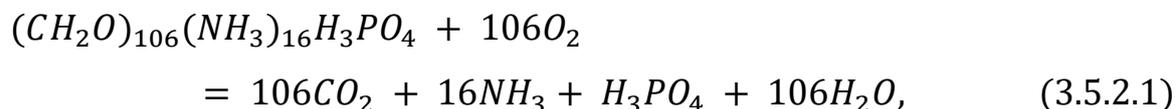
и для нижнего слоя:

$$\frac{\partial Y_i^h}{\partial t} = K_x \cdot \left(\frac{\partial^2 Y_i^0}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Y_i^h}{\partial y^2} \right) + G_i^h + A_i^h + \frac{Q^{h-0} - Q^{h+0}}{(T^0 - T^h) \cdot (H - h)} \cdot (Y_i^h - Y_i^0) \quad (3.5.1.7)$$

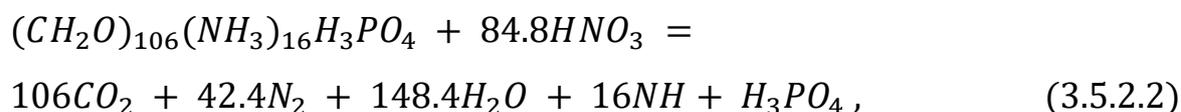
Где Y_i^0 и Y_i^h – переменные блока «гидрохимия» в верхнем и нижнем слоях, G_i , A_i – функции источников (стоков), определяемые химическими и биологическими процессами соответственно; Для задания функций G_i в уравнениях (3.5.1.6, 3.5.1.7) была использована химико-биологическая модель, совместно описывающая циклы азота и серы в аэробно – анаэробных условиях и разработанная для моделирования процессов в редокс-зоне Черного моря [20]; верхние индексы «0» и «h» определяют принадлежность члена верхнему или нижнему слою; H – глубина бассейна; K_x – коэффициент горизонтальной диффузии.

3.5.2 Блок «Гидрохимия»

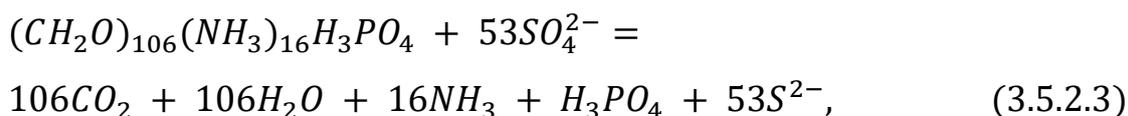
Гидрохимический блок состоит из переменного блока, в котором основным являются концентрации: взвешенного и растворенного органического азота (PON, DON), аммония (NH_4), нитритов (NO_2), нитратов (NO_3), сероводорода (H_2S), серы (S), тиосульфатов (S_2O_3), сульфатов (SO_4) и кислорода (O_2). Переход из аэробных условий к анаэробным схематически описывается – на окисление органического вещества необходимо наличие кислорода, это представлено в данном соотношении [5]:



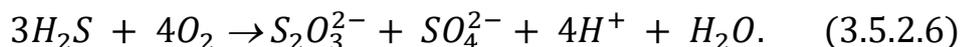
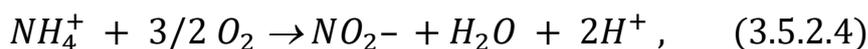
При низком содержании кислорода, происходит окисление за счет нитратов:



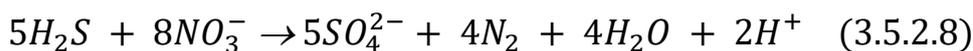
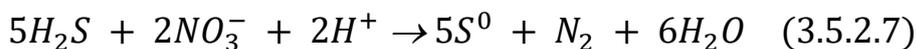
При низком содержании нитратов окисление происходит за счет сульфатов, в процессе которого образуется сероводород:



В аэробных условиях с участием кислорода происходят реакции двух стадий нитрификации и окисление сероводорода:



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



Таким образом, в модели описываются процессы аммонификации, нитрификации (окисление за счет нитратов), нитратредукции (окисление за счет сульфатов), тиоденитрификации (окисление сероводорода за счет нитратов), окисления сероводорода и сульфатредукции [26].

3.5.3 Блок «Биология»

Составляющую биологического блока, структуру объектно-ориентированной модели, мы подробно рассмотрели в главе 2 структура ООМ.

В данной подглаве мы рассмотрим, как описывается и рассчитывается в модели пространственное распространение фитопланктона и динамика биомассы.

В модели фитопланктон задается непрерывной функцией, а не обособленными объектами. Представляет собой массив чисел с плотностью поля в узлах регулярной сетки. Планктонные организмы в модели описывались объектами двух видов, это фитофаги и более крупный хищный зоопланктон (см. глава 2).

В основу положена, разработанная ранее для описания динамики планктонного сообщества (см. подробное описание в разделе 2). В соответствии со спецификой данной задачи модель была модифицирована следующим образом. Фитопланктон описывался в модели не отдельными объектами, а непрерывной функцией, задаваемой в виде массива чисел, представляющих собой плотность поля в узлах регулярной сетки. Такое представление фитопланктона в виде массива чисел упрощает модель и позволяет существенно экономить вычислительные ресурсы, что дает возможность увеличить размеры расчетной области.

Динамика биомассы фитопланктона описывалась соотношениями:

$$\frac{dB_p}{dt} = C_p \cdot (1 - k_1) \cdot B_p - k_2 \cdot B_p - \mu_p \cdot B_p - E_p \quad (3.5.3.1)$$

$$C_p = C_p^{max} \cdot f(T) \cdot f(I) \cdot f([NH_4], [NO_3], [NO_2]) \cdot D_p^{-\beta} \quad (3.5.3.2)$$

$$f(T) = 0.2 + 0.62(e^{0.21T^0} - 1)/(1 + 0.28e^{0.21T^0}) \quad (3.5.3.3)$$

$$f(I) = (1 - e^{-\alpha^B I_z / C_p^{max}}) * e^{-\beta^B I_z / C_p^{max}} \quad (3.5.3.4)$$

$$f([NH_4], [NO_3], [NO_2]) = f([NH_4]) + f([NO_3], [NO_2]) \quad (3.5.3.5)$$

$$f([NH_4]) = \frac{[NH_4]}{([NH_4] + K_{NH_4})} \quad (3.5.3.6)$$

$$f([NO_3], [NO_2]) = \frac{([NO_3] + [NO_2])e^{-\tau[NH_4]}}{([NO_3] + [NO_2] + K_{NO_3})} \quad (3.5.3.7)$$

где B_p – биомасса фитопланктона, k_1 , k_2 и μ_p – удельные скорости дыхания, экскреции и отмирания, C_p – удельная скорость роста, E_p – выедание, C_p^{max} – максимальная удельная скорость роста, T^0 – температура воды, I – освещенность, I_0 и I_z – освещенность на поверхности воды и на глубине z соответственно $I_z = I_0 e^{-\alpha z}$, α – коэффициент экстинкции (2.15), a^B – начальный наклон кривой зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности, β^B – параметр фотоингибирования [23], K_{NH_4} , K_{NO_3} – константы полунасыщения по аммонии и нитратам соответственно [20], τ – коэффициент

формулы Фэшэма. Сомножитель $D_p^{-\beta}$ учитывает влияние концентрации биомассы фитопланктона на скорость его роста. Конкретные значения фотосинтетических параметров и диапазон изменения освещенности взяты из работы [23], где они оценивались по данным наблюдений в Черном море.

Далее опишем как происходит питание модельными видами гидробионтов: осуществляется потребление пищи из неоднородной среды, расположенной вертикально, потому что глубина моделируемого водного объекта совпадает с вертикальным размером объектов. Поля биологических и гидрохимических переменных модели рассчитывались для верхнего и нижнего слоя. В результате полученная биомасса, которая идет на рост планктона вычисляется в соответствии положения границы между слоями. Между толщинами 2-х слоев вычисляется соотношение, где окружающая среда получает вещества, которые выделяются в процессе жизнедеятельности планктона.

Также в биологическом блоке рассчитывается газообмен на поверхности раздела двух сред через соотношение:

$$Q = \alpha \cdot n_t \cdot n_v \cdot ([O_2] - [O_2^H]) \quad (3.5.3.8)$$

$$[O_2^H] = 9.2 - 0.407(T^0)^{0.685} \quad (3.5.3.9)$$

$$n_t = 0.62 + 0.0264 \cdot T^0 \quad (3.5.3.10)$$

$$n_v = 1 + 0.27 \cdot V^2 \text{ при } V \leq 8 \text{ м} \cdot \text{сек}^{-1} \quad (3.5.3.11)$$

$$n_v = -7.4 + 0.40 \cdot V^2 \text{ при } V > 8 \text{ м} \cdot \text{сек}^{-1} \quad (3.5.3.12)$$

где $[O_2^H]$ – насыщающее значение концентрации кислорода, зависящее от температуры верхнего слоя; α - коэффициент обмена, равный 11.5 л·м⁻²·ч⁻¹ в случае эвазии и 22.0 л·м⁻²·ч⁻¹ для инвазии кислорода; n_t – температурный коэффициент газового обмена для приведения констант от 20°C к наблюдаемой температуре воды. n_v – интегральный коэффициент газового обмена, зависящий от состояния поверхности моря и скорости ветра над ним.

Концентрация растворенного кислорода в воде увеличивается в процессе фотосинтеза и его потребление планктонными организмами учитывается в явном виде. Также учитывается уменьшение кислорода, которое приходится на затраты в ходе химических реакций – это определяется в результате значения концентрации O_2 в двух слоях. Избыток кислорода в нижнем слое переходит в газообразное состояние, поднимаясь из нижнего слоя в верхний в виде пузырьков воздуха [5, 26].

4 Численное представление модели морской экосистемы

4.1 Применение ООМ жизненного цикла морского зоопланктона

В морских экосистемах по многочисленным натурным данным зоопланктон на разных стадиях роста за всю продолжительность своей жизни сильно меняется на различных этапах развития [10, 22]. Применение объектно-ориентированного подхода к моделированию планктонных сообществ имеет преимущества среди других моделей – в ООМ такие величины, как скорость роста и смертность, продолжительность жизни не параметризуются для всей популяции одинаково, а учитывается влияние окружающей среды, индивидуальные характеристики, приобретенные в течение жизни.

Модельный вид морского зоопланктона, вида копепод. Жизненный цикл состоит из 12 стадий развития копепод от мелких рачков до взрослой особи: $N_1 - N_6$ – науплии, $C_1 - C_5$ – копеподиты, Adults представлено взрослыми особями (рис. 4.1.1). Переход на следующую стадию развития происходит, когда особь достигает вес, названный критическим. $X_i (i = 1, \dots, 12)$. Дальнейшее размножение будет возможно для особей на 12 (последней) стадии развития и при весе X_{12} . Рост биомассы описывается соотношением:

$$\frac{dW}{dt} = C - U - R - T \quad (4.1.1)$$

где W – вес особи, C – масса потребленного в единицу времени пищевого ресурса, U – неусвоенная часть ресурса, R – затраты на метаболизм, T – репродуктивное вещество. Также учитываются затраты на метаболизм.

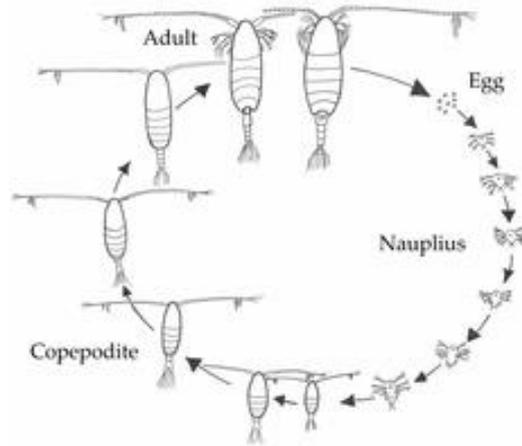


Рисунок 4.1.1 Последовательное развитие стадий роста копепод [30]

При неблагоприятных условиях, дефиците пищи объект теряет массу, и репродукция становится невозможной. По половым признакам деления в явном виде не происходит, считается, что деление по полу происходит приблизительно 50 на 50. Продолжительность нахождения объекта на конкретной стадии в основном зависит от наличия и доступности пищевых ресурсов.

$$C' = C(F) \cdot C(T_w) \cdot C(W) \cdot C(W - X_i) \quad (4.1.2)$$

$$\text{Где } C(F) = C^{max} \left[1 - e^{-0.0025 \cdot W^{0.1} \cdot \frac{F}{C^{max}}} \right] \quad (4.1.3)$$

$$F = \sum_j J_{ij} \cdot B_j \quad (4.1.4)$$

$$C(T_w) = p_1 \cdot p_2^{T_w} \quad (4.1.5)$$

$$C(W) = W^{p_3} \quad (4.1.6)$$

$$C(W - X_i) = 1 - \frac{(W - X_i)^2}{(X_{i+1} - X_i)} \quad (4.1.7)$$

$$X_i < W < X_{i+1} \quad (4.1.8)$$

где C – скорость потребления пищевых ресурсов, F – биомасса доступных ресурсов для объекта, T_w – температура воды, W – масса особи. Ниже скорость потребления рассчитывается в соотношении (3.2). Показано, что C зависит от F , T_w , W , также влияет смена покрова (линька), из-за этого снижается скорость роста. C^{max} – максимальная скорость, j – индекс, обозначающий различные виды пищевых ресурсов, B_j – доступный пищевой ресурс j -го типа, J – матрица пищевых предпочтений, p_i – эмпирические коэффициенты (табл 3.1). C^{max} зависит от стадии развития особи, а именно:

$$C^{max} = \begin{cases} 0.25 & i = 1, \dots, 9 \\ 0.30 & i = 10, 11 \\ 0.35 & i = 12 \end{cases} \quad (4.1.9)$$

Ассимиляция пищевых ресурсов аппроксимируется соотношением:

$$A = p_4 \cdot C \quad (4.1.10)$$

A – неусвоенная часть пищевых ресурсов аппроксимируется соотношением:

$$U = (1 - p_4) \cdot C \quad (4.1.11)$$

В параметризации метаболических затрат организма различаются стандартный обмен и активный метаболизм.

$$R_s = p_5 \cdot W \quad (4.1.12)$$

$$R_a = p_6 \cdot C \quad (4.1.13)$$

где p_i – эмпирические коэффициенты.

Когда особи находятся в скоплении, их активность снижается, зависимость была рассчитана и представлена в работах [4]. Учитывая этот фактор было получено новое соотношение, которое описывает степенную зависимость от концентрации живого вещества в сгущении:

$$C = K_d \cdot C' \quad (4.1.14)$$

$$R = p_5 \cdot W \cdot K_d + p_6 \cdot C \quad (4.1.15)$$

$$K_d = \begin{cases} 1 & D \leq D_0 \\ (D/D_0)^{-\beta} & D > D_0 \end{cases} \quad (4.1.16)$$

где D – средняя биомасса копепод в месте расположения объекта, D_0 – пороговое значение, β – эмпирический коэффициент, p_i – эмпирические коэффициенты (табл. 3.5.2.1).

Ранее отмечалось, что репродукция, или размножение осуществляется после достижения критического веса (рис. 4.1.2).

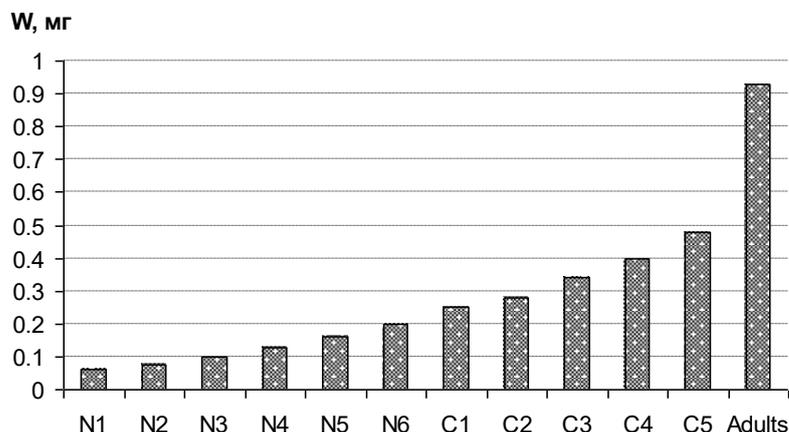


Рисунок 4.1.2 Последовательные 12 стадий развития и значения критического веса [29]

Кладка яиц не происходит больше 1-го раза в t_r дней. Особь, затрачивая вещество на размножение теряет или, наоборот, набирает вес, рассчитывается по формуле:

$$T = p_7 \cdot \frac{W^{p_8}}{W^{p_8} + X_{12}^{p_8}} \quad (4.1.17)$$

где X_{12} – пороговое значение веса особи, после превышения которого возможна репродукция. Соответственно, количество яиц в кладке определяется как:

$$N_r = T/X_1 \quad (4.1.18)$$

где X_1 – масса яйца, p_i – эмпирические коэффициенты.

В процессе размножения происходит появление новых объектов, от нулевой стадии, которая называется яйца. Масса яйца зависит от количества яиц в кладке одной особи и от количества самок в объекте-родителе. Количество самок превышает количество самцов в популяции, так как

продолжительность жизни у самок больше. В модели когда создается новый объект продолжительность жизни самца устанавливается до допустимого значения. Жизнь самок превышает это значение n_f раз, значения n_f варьируются от 1,5 до 2,5. Когда самец достигает максимума в возрасте, тогда коэффициент смертности $m_m \rightarrow m_{max}$, а коэффициент смертности у самок остается неизменным.

Особь существует до того момента, когда самки достигнут максимума в своем возрасте, и соотношение между особями разных полов изменяется.

Далее из-за смертности численность разных полов уменьшается и обозначается как $e^{-m_m t}$ и $e^{-m_f t}$, через некоторое время соотношение между ними оценивается как $e^{(m_m - m_f)t}$. Масса нового объекты рассчитывается по формуле:

$$M_{k+1} = N_f \cdot T_k = \frac{N_f \cdot T_k}{1 + e^{(m_m - m_f)(t - a_{max})}} \quad (4.1.19)$$

где N_k – число особей в объекте-родителе, N_f – число самок, a_{max} – максимальный возраст самцов в объекте, T_k – вещество, затрачиваемое особью k -го объекта на репродукцию.

Расположение новой особи на сетке совпадает с местоположением объекта-родителя. На протяжении 3-х суток объект не изменяет свой вес, затем он переходит в следующую первую стадию развития модельного вида копепод – науплии (N1). Далее новая особь продолжает развиваться, как и остальные объекты, описанные ранее.

Коэффициент смертности на разных стадиях развития особи должен различаться. Из работ [12,9] следует, что смертность модельного вида копепод зависит от удельной скорости их роста G_s и от стадии развития, полученные из соотношения:

$$m = \begin{cases} p_{11} & G_s \geq p_9 \\ p_{12} + \frac{(p_{11} - p_{12}) \cdot (p_9 - p_{10})}{G_s - p_{10}} & G_s < p_9 \end{cases} \quad (4.1.20)$$

$$G_s = \frac{C - U - R}{W} \quad (4.1.21)$$

Коэффициент смертности особей значительно увеличивается при переходе от стадий науплии (N1-N6) к копедит (C1-C5), затем коэффициент смертности уменьшается.

4.2 Численная реализация

Исходные данные. В работе рассматривается один вид веслоногих ракообразных (Copepoda) – *Oitona similis* из отряда Cyclopoida. Для описания объектов класса фитопланктон использовались два вида – *Cladophora* и *Diatomea*. Для описания объектов класса простейшие использовался вид *Infusoria* [18].

Размеры расчетной области – 50×50 с шагом 30 м., глубина моделируемого участка шельфа задается равной 30 м. Сама область представляет собой параллелепипед с постоянной высотой, равной глубине бассейна. На боковых границах задавались условия периодичности [4]. В начальный момент с помощью генератора случайных чисел определялись координаты объектов, имитирующих живые элементы экосистемы. В экспериментах модельный шаг по времени задавался равным 80 и 90 суткам. Температура воды на поверхности при благоприятных условиях составляла $+23^{\circ}\text{C}$, на глубине $+12^{\circ}\text{C}$ и в перемешанном слое $+15^{\circ}\text{C}$. Установлено, что при температуре на поверхности воды $+11^{\circ}\text{C}$, в перемешанном слое $+9^{\circ}\text{C}$, и $+5^{\circ}\text{C}$ на глубине условия являются неблагоприятными для развития зоопланктона.

Температура воздуха в течение всего модельного времени была постоянной. В первом эксперименте температура воздуха была задана равной $+26,0^{\circ}\text{C}$, во втором $+17^{\circ}\text{C}$; динамическая скорость трения в воде задавалась случайной функцией времени, а инсоляция – синусоидой с периодом 1 сутки. Шаг по времени для гидрохимического блока составлял 0.25 суток и 1 сутки для биологического блока, шаг по пространству – 200 м [18]. В начальный

момент количество простейших, фито- и зоопланктонов было увеличено в 10 раз по сравнению с предыдущими расчетами.

Результаты численного эксперимента. Было выполнено два численных эксперимента по исследованию динамики возрастной структуры популяции морского планктона. В первом эксперименте анализировалось развитие стадий при различных температурных и трофических условиях, которые определяются как влияние благоприятных и неблагоприятных условий внешней среды на развитие популяции. Во втором- изучался процесс возникновения популяционных волн. Были подобраны параметры состояния окружающей среды для развития морских гидробионтов в благоприятных условиях, что сопровождалось развитием зоопланктона на всех стадиях развития за весь период расчетного времени. Также были подобраны параметры, при которых зоопланктон испытывает дефицит ресурсов. Жизненный цикл модельного вида копепод состоит из 12 стадий: N1-N6 – науплии, C1-C5 – копеподиты, Adults – взрослые особи. Когда особь достигает определенного веса (критического) она может перейти на следующий уровень в стадии развития. Если особь не достигает необходимого веса, испытывает дефицит ресурсов, голодает, снижается концентрация органических веществ, в этом случае размножение прекращается.

В первом эксперименте параметры окружающей среды и пищевых ресурсов варьировались в различных пределах (рис. 4.2.1). В начальный момент времени задавались все стадии развития (от науплий до взрослых).

Начальные условия биогенных элементов:

$$\text{DON}^0 = 11 \text{ мкг/л}; \text{DON}^h = 4 \text{ мкг/л};$$

$$\text{PON}^0 = 7 \text{ мкг/л}, \text{PON}^h = 5.1 \text{ мкг/л};$$

$$[\text{NH}_4]^0 = 1.9 \text{ мкг/л}, [\text{NH}_4]^h = 0.8 \text{ мкг/л}, [\text{NO}_3]^0 = 9 \text{ мкг/л},$$

$$[\text{NO}_3]^h = 5 \text{ мкг/л}, [\text{NO}_2]^0 = 0.4 \text{ мкг/л}, [\text{NO}_2]^h = 0.7 \text{ мкг/л};$$

$$[\text{O}]^0 = 6 \text{ мкг/л}, [\text{O}]^h = 3 \text{ мкг/л}, [\text{SO}_4]^{0,h} = 1.45 \text{ г/л}.$$

где индекс «0» относит величину к верхнему слою, «h» – к нижнему.

При задании неблагоприятных условия (низкая температура воды, недостаток органических веществ, низкая концентрация растворенного кислорода) происходит снижение биомассы и численности популяции модельного вида копепод (рис. 4.2.2).

Начальные условия биогенных элементов:

$$DOM^0 = 3.5 \text{ мкг/л}; DOM^h = 0.8 \text{ мкг/л};$$

$$POM^0 = 1.3 \text{ мкг/л}, POM^h = 0.3 \text{ мкг/л};$$

$$[NH_4]^0 = 0.60 \text{ мкг/л}, [NH_4]^h = 0.11 \text{ мкг/л}, [NO_3]^0 = 3.9 \text{ мкг/л},$$

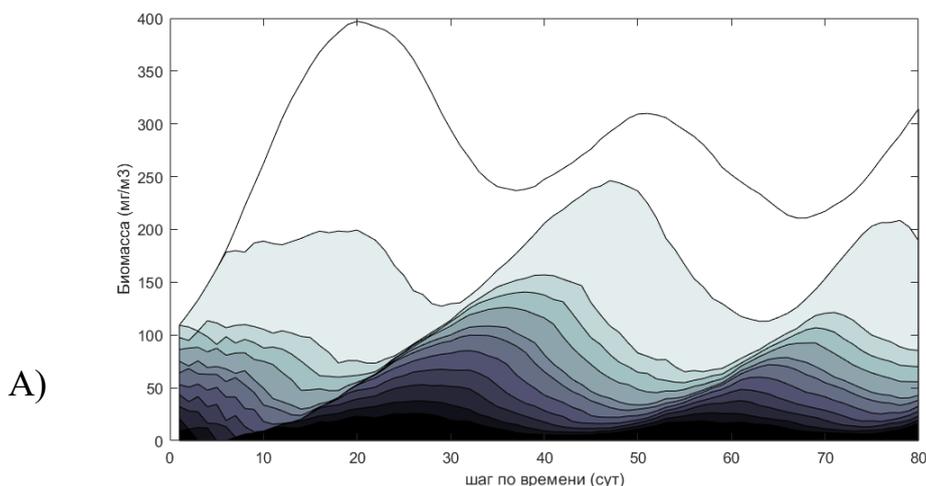
$$[NO_3]^h = 1.4 \text{ мкг/л}, [NO_2]^0 = 0.25 \text{ мкг/л}, [NO_2]^h = 0.05 \text{ мкг/л};$$

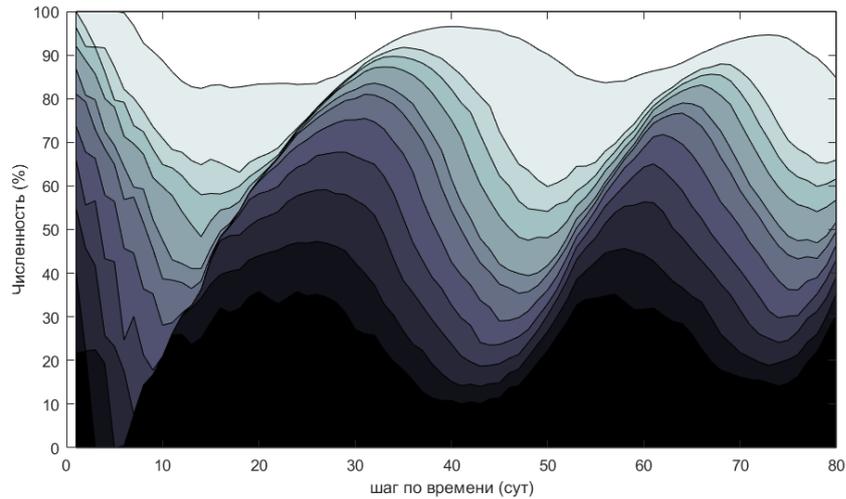
$$[O]^0 = 3.5 \text{ мкг/л}, [O]^h = 1.3 \text{ мкг/л}, [SO_4]^{0,h} = 1.45 \text{ г/л}.$$

где индекс «0» относит величину к верхнему слою, «h» – к нижнему.

На рисунках 4.2.1 и 4.2.2, на А представлена динамика биомассы каждой стадии развития (N1-Adults), на Б показана динамика численности возрастной структуры модельного вида морского зоопланктона – копепод.

На рисунке 4.2.1 показана ситуация в благоприятных внешних условиях (достаточное количество пищевых ресурсов, оптимальная температура воды и воздуха, нормальное соотношение органических веществ), что способствовало стабильному развитию популяции за весь расчетный период. Можно сказать, что по динамике возрастной структуры копепод большую часть – 40-45% составляют науплии (N1-N6), следующие стадии копеподиты, приблизительно, 28-31% (C1-C5), взрослые особи составляют 25-30% (Adults). Биомасса популяции характеризуется 3 пиками роста, которые приходятся на 10-20, 30-50, 65-80 сут. у взрослых особей и C5





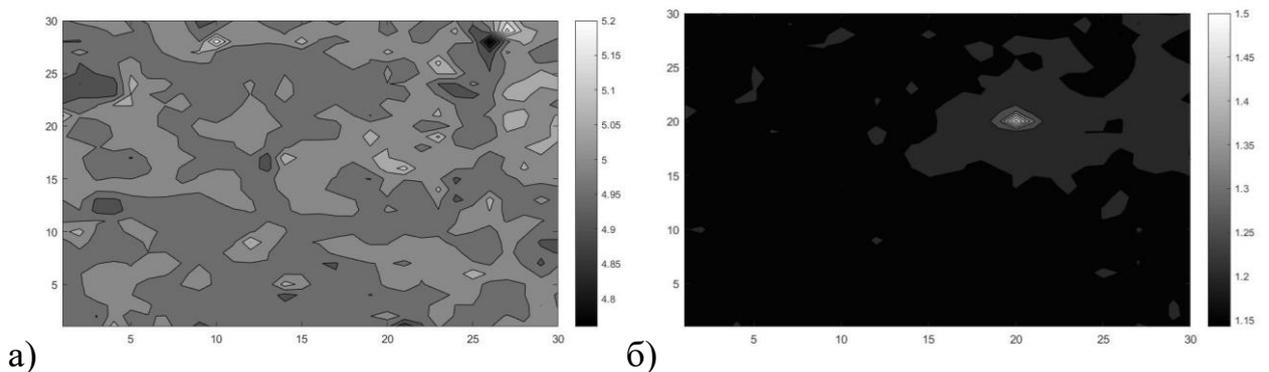
Б)

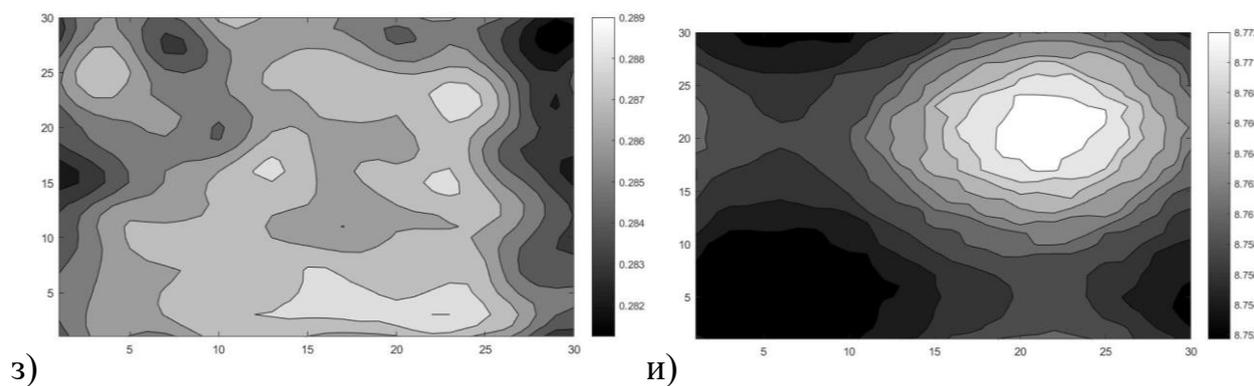
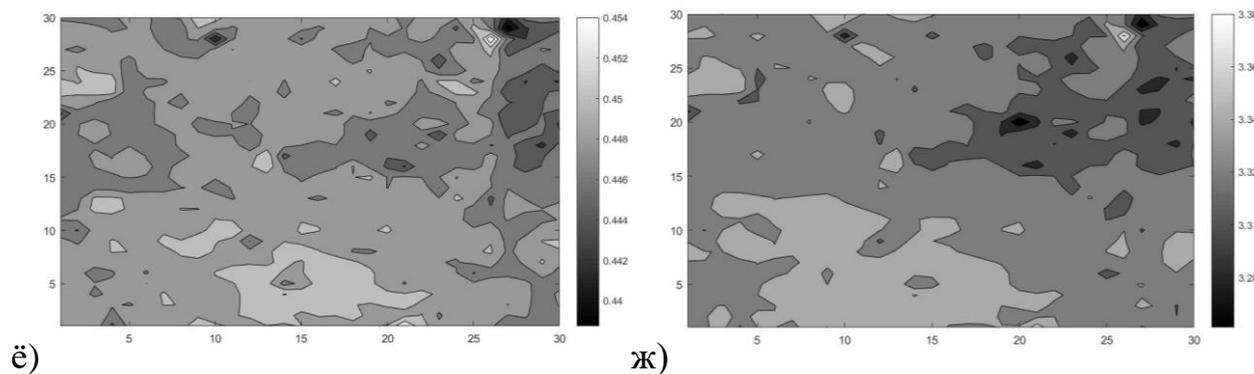
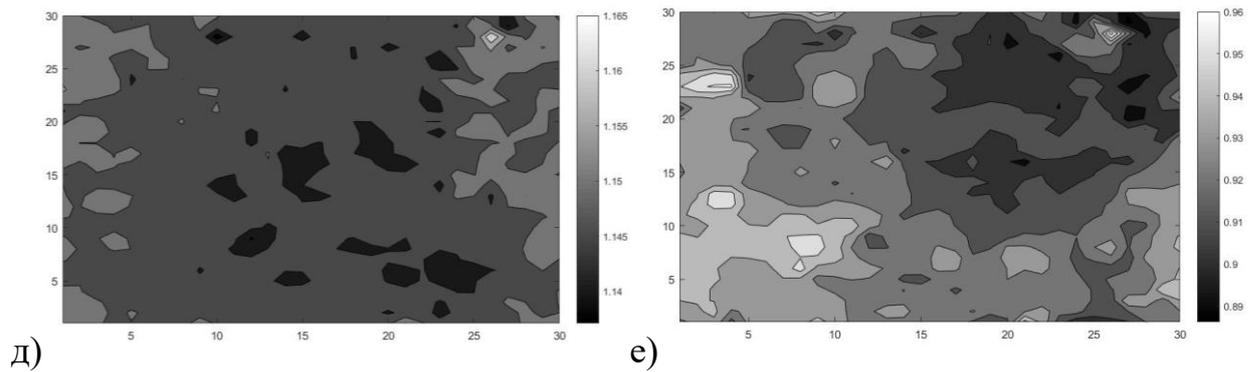
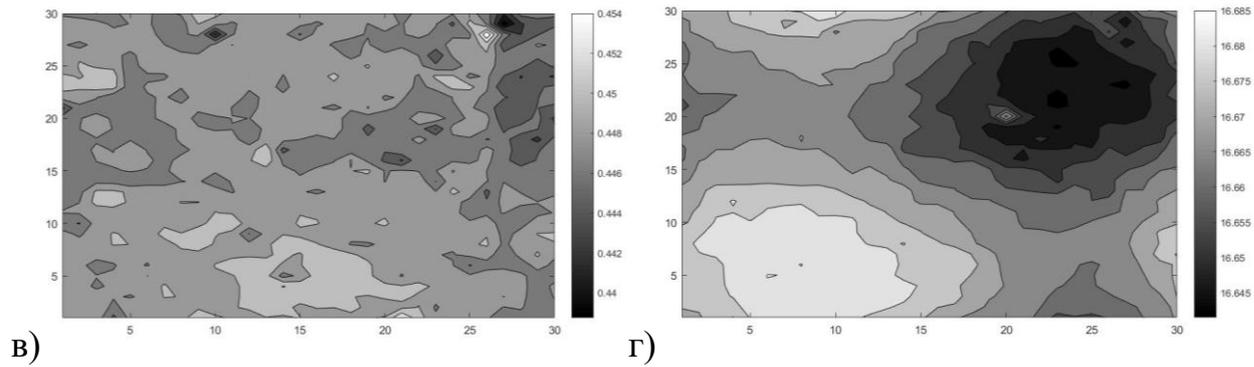


Рисунок 4.2.1 Развитие популяции модельного вида копепод за 80 суток при благоприятных условиях: А) Биомасса зоопланктона Б) Численность зоопланктона, выраженная от общей численности в процентах

Также отмечается снижение биомассы, которое наиболее выражено проявляется в начальных стадиях у науплий и частично у копеподит, вследствие недостаточного количества пищевых ресурсов и снижения массы, что затрудняет переход на следующую стадию развития. Причиной этому может быть в высоком росте популяции в течение нескольких суток, что приводит к истощению пищевых ресурсов, затем восстановление после некоторого (не критического) снижения численности популяции.

На рисунках 4.2.2 и 4.2.5 представлены значения содержания концентраций биогенных веществ на конец расчетного периода.





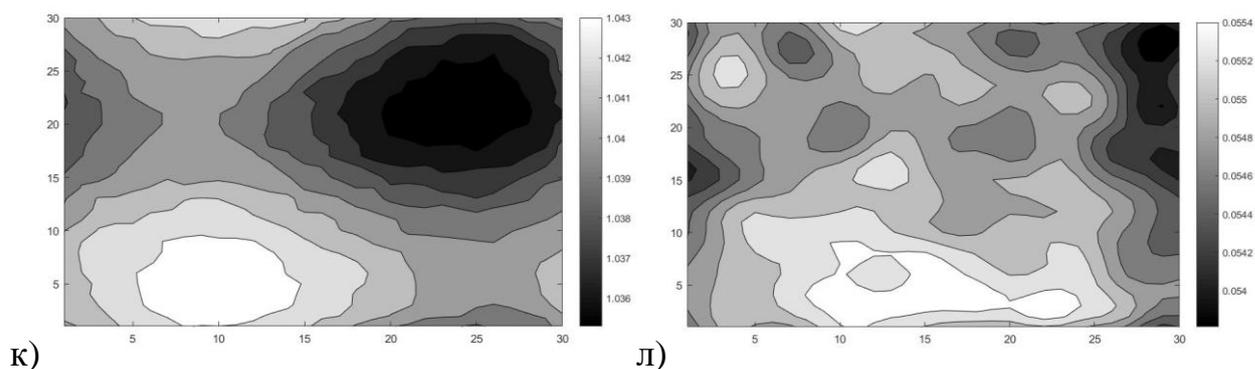


Рисунок 4.2.2. Содержание концентраций в поверхностном и глубинном слое – кислорода (а, б), взвешенного (в, г) и растворенного органического азота (д, е), аммония (ё, ж), нитратов (з, и), нитритов (к, л) на 80-е сутки модельного времени

Содержание концентраций биогенных элементов в начальный момент распространяется равномерно по всей сетке. Затем вследствие перемещения организмов за пищевыми ресурсами, отмирания, затрат организмов на окисление органики происходит накопление или снижение веществ. Итак, можно сделать вывод о том, что содержание концентрации кислорода изменяется незначительно на поверхности до 4,8 мкг/л, так как условия для развития фитопланктона оптимальны, на глубине снижается с 3 до 1,15 мкг/л, вероятно кислород затрачивается организмами на окисление органических веществ. Содержание растворенного органического вещества на поверхности минимально и составляет 0,44 мкг/л, на глубине наоборот происходит сильное накопление, и концентрация увеличивается с 4 до 16,7 мкг/л. Взвешенное органическое вещество снижается повсеместно с 7-5,1 до 1,14-0,89 мкг/л. Было определено в работе [], что в период эвтрофикации ВОВ может в 2-3 раза превышать концентрации РОВ, также такие значения могут свидетельствовать о том, что на глубине, в субкислородном слое, происходит скопление микроорганизмов. Азот в морской воде входит в состав неорганических соединений (нитриты, нитраты, соли аммония). Повышение концентрации нитратов может указывать на загрязнение в предшествующее время, также

отмечаются повышенные значения нитритов, судя по данным натуральных наблюдений можно предположить, что это обусловлено тем, что наибольшая концентрация нитритов наблюдается в конце лета, их присутствие связано с активностью фитопланктона, была установлена способность диатомовых и зеленых водорослей восстанавливать нитраты до нитритов [26].

Во втором эксперименте были проанализированы процессы, которые можно охарактеризовать как появление популяционных волн. Считается, что возникновение популяционных волн неотъемлемая часть в развитии популяции всех живых организмов (Тимофеев-Ресовский Н.В., 1958). Так как в начале эксперимента происходит резкое размножение видов, то в последующем развитии наблюдается чередование подъемов и спадов.

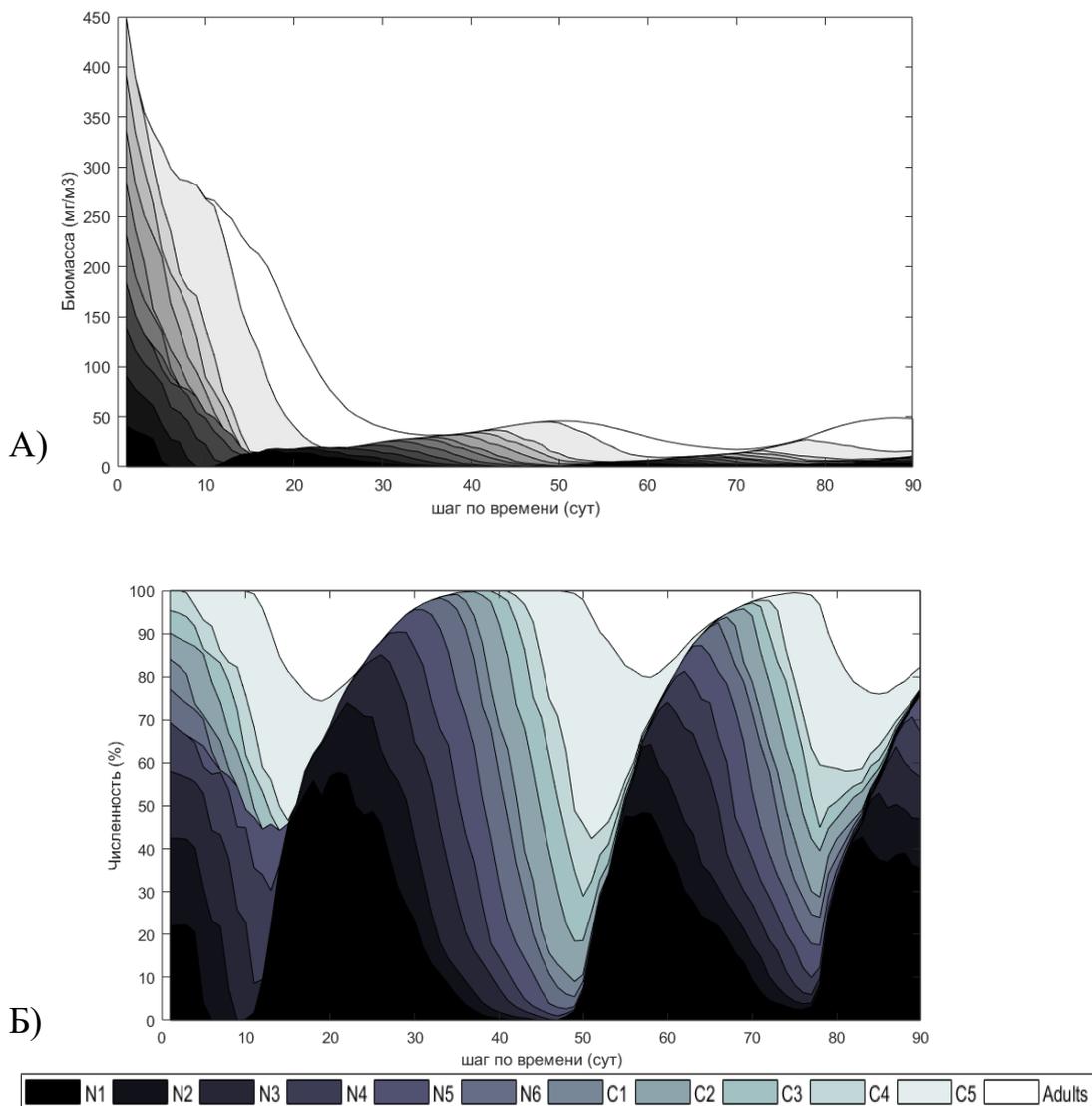


Рисунок 4.2.3 Развитие популяции модельного вида копепод за 90 суток при неблагоприятных условиях и дефиците пищевых ресурсов: а) Биомасса зоопланктона Б) Численность зоопланктона, выраженная от общей численности в процентах

В первые 10 суток наблюдается рост зоопланктона на всех стадиях развития, затем происходит снижение биомассы взрослой стадии. В последующие 30 суток модельного времени науплии еще продолжают переходить в следующую категорию стадии развития – копеподиты, но далее копеподиты испытывают дефицит в питании, незначительное количество достигает критического уровня и переходит во взрослую стадию развития. Однако для дальнейшего размножения недостаточно ресурсов – благоприятного температурного режима, отсутствие пищевых ресурсов – фитопланктона после 19 сут модельного времени и содержания органического растворенного вещества для развития кормовой базы зоопланктона. В результате происходит снижение популяции на всех стадиях развития. Большую часть в численности популяции, около 50% составляют науплии (N1-N6), следующие стадии – копеподиты 32% (C1-C5), взрослые особи составляют 5-8% (Adults).

Объекты разных групп, по условиям задачи, имели одинаковые возможности для перемещения, определяемые степенью удовлетворения их пищевых потребностей в месте расположения. На каждом временном шаге движение объекта разрешалось только в том случае, если приращение массы тела организмов внутри объекта было отрицательным. Таким образом, по скорости заполнения расчетной области объектами можно было судить об условиях существования отдельных групп гидробионтов. С течением времени пространственное распределение планктона менялось по-разному для разных групп. Различия в характере пространственного распространения популяции из компактной локальной области хорошо видны на картах биомассы сопоставляемых элементов планктона (рис. 4.2.3).

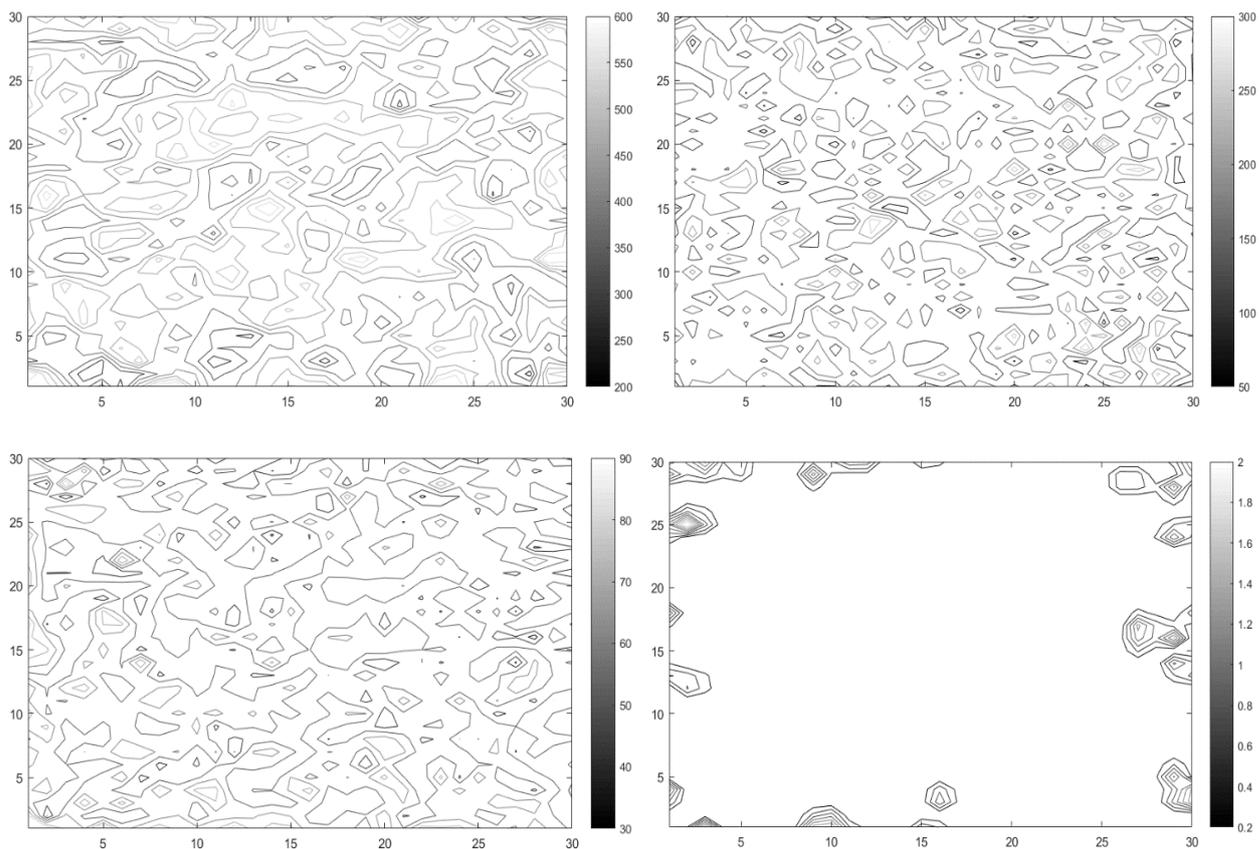


Рисунок 4.2.4 Пространственные распределение зоопланктона (а, в) к 10 и 40 суткам модельного времени и фитопланктона (б, г) к 5 и 19 суткам модельного времени.

Образование таких скоплений (рис. 4.2.4) говорит о том, что популяция испытывает трудности с удовлетворением своих пищевых потребностей, т.е. трофические условия недостаточны для стабильного роста. Неблагоприятные условия окружающей среду: низкие температуры и дефицит биогенных веществ, приводит к тому, что зоопланктон потребляет весь фитопланктон к 20 сут модельного времени. Далее популяция зоопланктона не превышает биомассу более 50 мг/м^3 , поддержание жизнеспособности идет за счет наличия другой пищи: бактерий, простейших и растворенного и взвешенного органического вещества. Отмечаются снижения содержания концентраций всех биогенных элементов на конец расчетного времени (рис. 4.2.5).

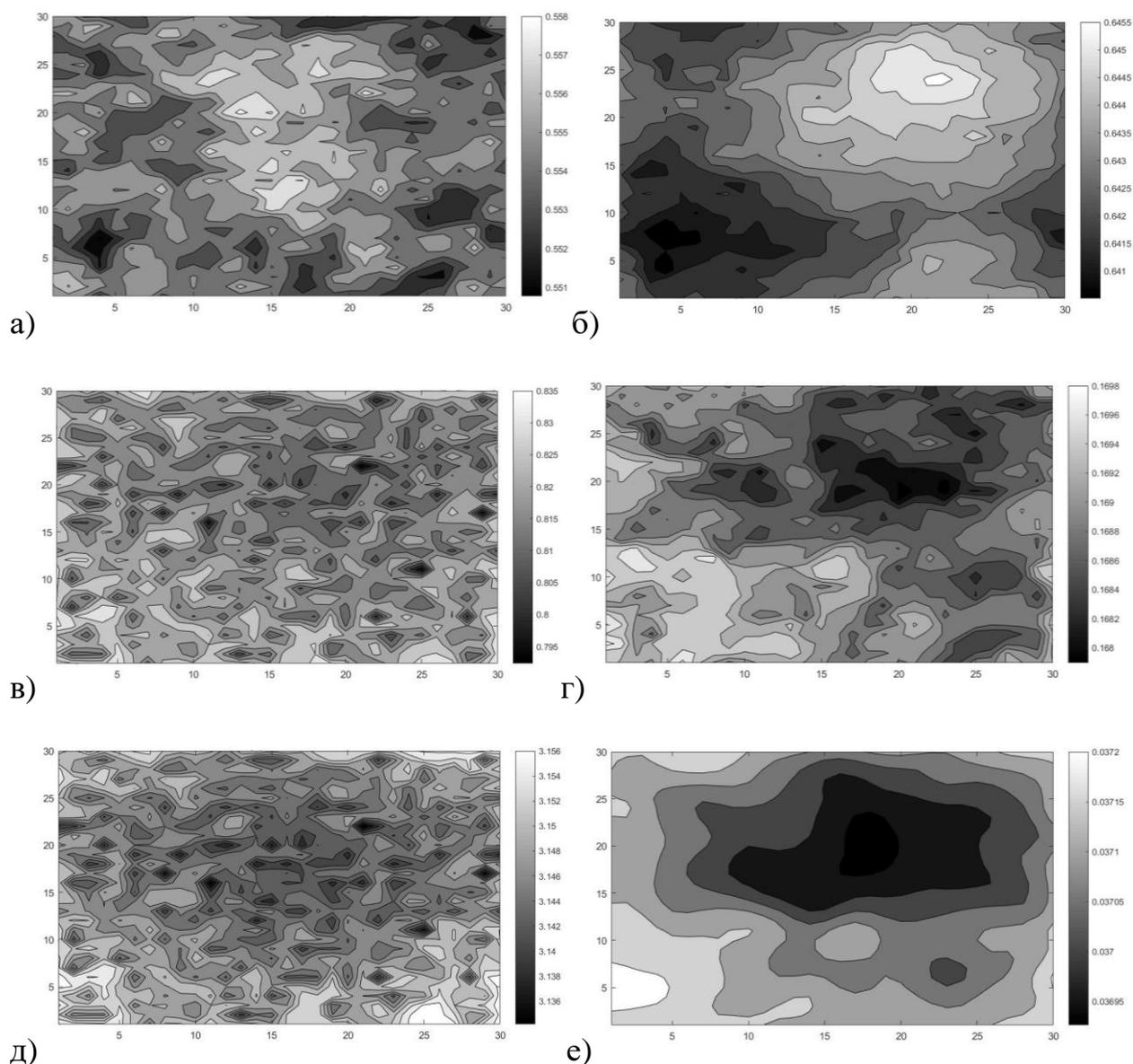


Рисунок 4.2.5 Содержание концентраций в поверхностном и глубинном слое – растворенного органического вещества (а, б), аммония (в, г), нитратов (д, е) на 90-е сутки модельного времени

В третьем эксперименте для моделирования динамики возрастной структуры популяции зоопланктона были взяты наблюдения натуральных данных. Пробы воды отбирались на станциях (рис. 4.2.6), за период 2018 г, с помощью STD зонда на горизонтах 0-1500 м. Некоторые гидрохимические параметры обрабатывались в лаборатории гидрохимии МГИ РАН (г. Севастополь), так как глубина в модели составляет 30 м, мы старались учитывать изменения, которые происходят в пределах данной глубины. Нами

была осуществлена обработка и осреднение полученных данных за весенне-летний период, построены вертикальные профили распределения температуры, солености, кислорода, нитратов с помощью программы Ocean Data View. Также полученные данные были применены в блоке «Гидрохимия» и оценивалось сезонное (весенне-летнее) развитие планктонных организмов в Черном море.

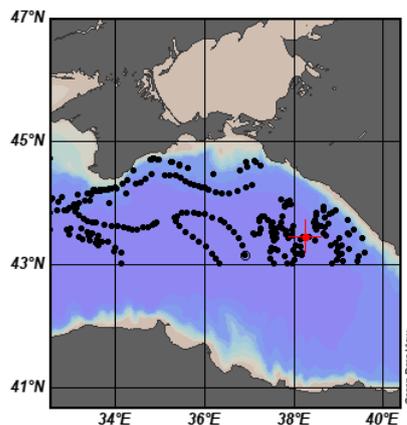
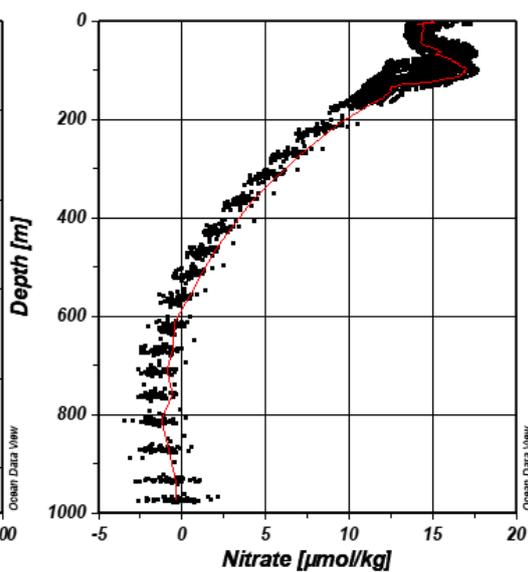
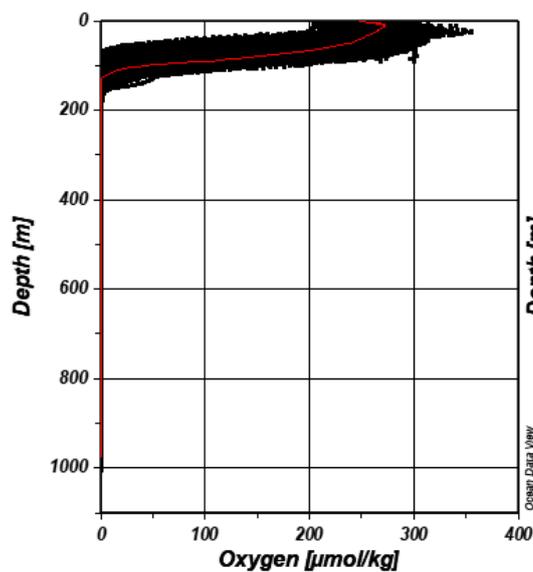
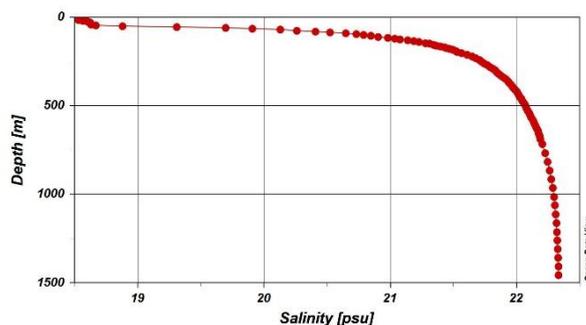
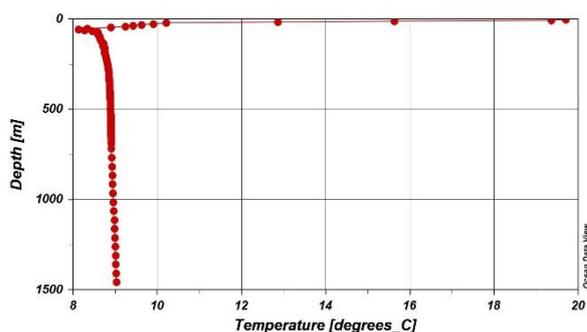


Рисунок 4.2.6 Вертикальное распределение температуры, солености, кислорода и нитритов на горизонтах 0-1500 м, 23.05.2018г. Координаты станции 38.25° в.д., 43.44 °с.ш.

Начальные концентрации: DON^0 – 7.5 мкг/л, PON^0 – 3.4 мкг/л, $[\text{NH}_4]^0$ – 1.25 мкг-ат /л, $[\text{NO}_3]^0$ – 4.5 мкг-ат/л, $[\text{NO}_2]^0$ – 3.8 мкг-ат/л, $[\text{O}_2]^0$ – 4.7 мл/л, $[\text{SO}_4]^0$, h – 1.45 г/л – в верхнем слое. И DON^h = 5.0 мкг/л, PON^h – 3.6 мкг/л, $[\text{NH}_4]^h$ – 0.61 мкг-ат/л, $[\text{NO}_3]^h$ – 2.17 мкг-ат/л, $[\text{NO}_2]^h$ – 0.95 мкг-ат/л, $[\text{O}_2]^h$ – 1.5 мл/л – в нижнем слое. Температура на поверхности составляет 24,1 °С, в промежуточном слое 16,08 °С и в глубинном слое 9,78 °С.

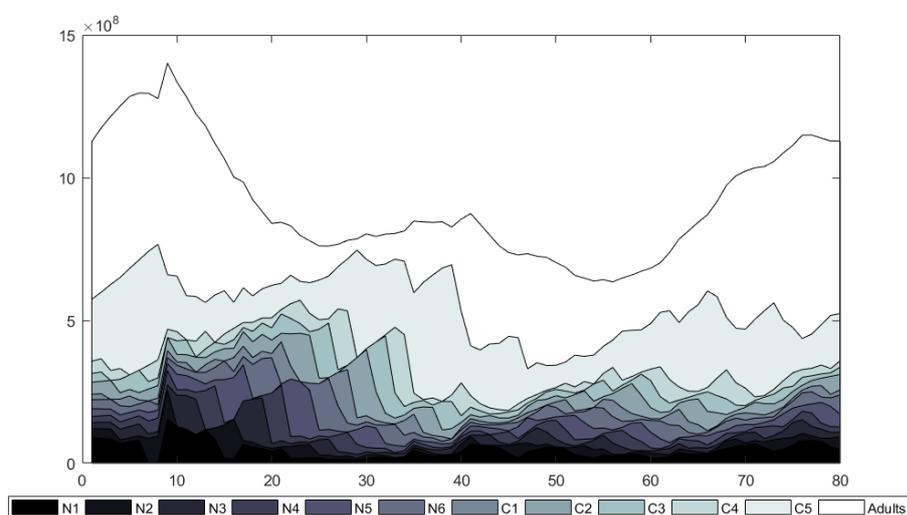


Рисунок 4.2.7 Развитие популяции модельного вида копепод за 80 суток: а) Биомасса зоопланктона Б) Численность зоопланктона, выраженная от общей численности в процентах

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе объектно-ориентированного моделирования (ООМ) с применением химико-биологической модели экосистемы пелагиали [20, 29] была рассмотрена сезонная (весенне-летняя) динамика возрастной структуры популяций планктонных копепод (взрослые особи, копепотиды и науплии). Полученные численные результаты модели показывают её чувствительность при изменении параметров окружающей среды, а также адаптацию гидробионтов и дальнейшее развитие в заданных условиях. В работе была наглядно показана структура популяционных волн модельного вида зоопланктона, а также исследована их зависимость от изменения температуры воды и воздуха, и при различной концентрации биогенных веществ.

Модель состоит из трех блоков: гидродинамический, гидрохимический и биологический. Гидродинамический блок включает в себя модель, описывающую пространственно-временную динамику температур поверхности воды, верхнего перемешанного слоя и нижнего слоя, процессы вовлечения и антивовлечения. Гидрохимический блок состоит из переменного блока, в который включены процессы трансформации взвешенного и растворенного органического азота (PON, DON), аммония (NH_4), нитритов (NO_2), нитратов (NO_3), сероводорода (H_2S), серы (S), тиосульфатов (S_2O_3), сульфатов (SO_4) и кислорода (O_2). Биологический блок представлен объектно-ориентированной моделью (ООМ), включающей в себя описание жизнедеятельности фитопланктона, зоопланктона, бактериопланктона и простейших [5].

Основные выводы численных экспериментов с ООМ можно коротко сформулировать следующим образом:

– Разработанная многоэлементная объектно-ориентированная модель морской экосистемы пелагиали позволяет изучать пространственного распространения популяций планктонных организмов, биогенных элементов, возникающих как следствие трофических взаимоотношений между элементами экосистемы, и дает непротиворечивые результаты,

согласующиеся с имеющимися экспериментальными данными на мелкомасштабном уровне (от сотен метров до десятков километров) [29];

– При заданных определенных внешних условиях и дефицита биогенных элементов модель быстро приходит к устойчивому состоянию, которая характеризуется низким уровнем биомассы и численности, а также квазистационарным неоднородным пространственным распределением фито- и зоопланктона;

– при достаточной концентрации биогенов и заданных благоприятных внешних условиях моделируемая экосистема пелагиали развивается, в непрерывной трансформации ее пространственной структуры;

– наличие отрицательных обратных связей, направленных от объектов более высокого иерархического уровня к объектам более низкого уровня, оказывает весьма существенное стабилизирующее влияние на систему в целом, а также влияет на характер пространственно-временной динамики пятен;

– Выполненные имитационные эксперименты показали, что относительно кратковременные дестабилизирующие воздействия различной природы могут вызывать колебания численности особей, аналогичные колебаниям, связанным с хищничеством, – так называемые популяционные волны. Период этих волн соответствует длительности жизненного цикла организмов [1717];

– Популяционная волна возникает вследствие нарушения устойчивой возрастной структуры популяции. Причиной этих нарушений является то, что особи на разных стадиях развития по-разному реагируют на дестабилизирующие воздействия, наиболее уязвимые стадии могут практически полностью исчезать при продолжительном действии угнетающего фактора. Возникающий минимум численности передается дальше от стадии к стадии и имеет повторы в последующих генерациях.

Результаты настоящей работы опубликованы в статье [], а также представлены в сборнике тезисов конференции [18].

Автор выражает благодарность своему научному руководителю Ереминой Т.Р. за ценные советы при планировании исследования и рекомендации по оформлению и написанию данной работы, а также Васечкиной Е.Ф. за оказанную помощь при проведении данного исследования.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Александров Б.Г. Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 2008. – 343 с.
2. Васечкина Е.Ф. Сравнительный анализ наблюдаемых и имитационных пространственных распределений планктона. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: МГИ РФР Украины. – 2006.– Вып. 14. – С. 291 – 303.
3. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Исследование энергетических потоков в трофической сети планктонного сообщества с помощью объектно-ориентированной модели. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сб. науч. трудов. – Вып. 10 / НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ, Севастополь. – 2004. – С.322 – 331.
4. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Моделирование динамики возрастной структуры популяций свободноплавающих копепод Черного моря. – Морской гидрофизический журнал. – 2010. – № 1. – С. 63–80.
5. 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. Сб. науч. трудов. – Вып. 13 / НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ, Севастополь. – 2007.
6. Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Шушкина Э.А. Элементы и экологические потоки в биологическом блоке моделей // Модели океанских процессов. – М.: Наука, 1989. – С.259 – 270.
7. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Кукина И.Н. Функциональная характеристика планктонного сообщества экваториального апвеллинга // Океанология. – 1976. – Т. 16, № 1. – С.122 – 137.
8. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Том 04. Черное море. Выпуск 1. Гидрометеорологические условия. Справочник. Проект Моря. — Санкт-Петербург: Гидрометеоздат, 1991. — 430 с.

9. Горбунов А.Е. Прогностическая модель пелагического сообщества Черного моря // Модели океанских процессов. – М.: Наука, 1989. – с.271 – 281.
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. – т. 9, № 5. – С.797 – 804.
11. Иванов В.А., Белокопытов В.Н. Океанография Черного моря /НАН Украины, Морской гидрофизический институт. – Севастополь, 2011 – с. 212.
12. Иванов М.В., Пименов Н.В., Русанов И.И, Саввичев А.С. Анаэробные бактерии в экосистеме Черного моря. Институт микробиологии РАН; А.Ю. Леин, Институт геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского РАН.
13. Ильин Ю.П. Гидрометеорологические условия морей Украины. Том 2: Черное море. / Л.Н. Репетин, В.Н. Белокопытов, Ю.Н. Горячкин, Н.Н. Дьяков, А.А. Кубряков, С.В. Станичный // Морское отделение Украинского научно-исследовательского гидрометеорологического института. - Севастополь, 2012. – С.52-400
14. Лебедева Л.П. К расчету рационов планктонных животных // Океанология. – 1985. – Т. 25, № 2. – С.296 – 300.
15. Потемкин В. Введение в MATLAB // М.: Диалог-МИФИ, 2000. — 256 с.
16. Сорокин Ю.И. Черное море: природа, ресурсы. М.:Наука, 1982. – 217 с.
17. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1958. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Бот. журн. 43: 317-336.
18. Тимченко А.И. Численное моделирование возрастной структуры популяции морского планктона. Полевые и экспериментальные исследования биологических систем: материалы V Всерос. с международ. участием школы-конф. молодых исследователей. сб. статей. – Ишим, 2019. – С. 37-39.
19. Якушев Е.В. Численное моделирование трансформации соединений азота в окислительно-восстановительной зоне Черного моря // Океанология. – 1992. – Т. 32, вып. 2. – С. 257 – 262.

20. Якушев Е.В., Михайловский Г.Е. Моделирование химико-биологических циклов в Белом море. Расчет сезонной изменчивости фосфора, азота и кислорода // *Океанология*. – 1993. – Т. 33, № 5. – С. 695 – 702.
21. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Умнов А.А. Энергетика и структурно-функциональная характеристика планктонных сообществ Черного моря // *Экосистемы пелагиали Черного моря*. – М.: Наука, 1980. – С. 223 – 243.
22. Carlotti F., Nival P. Model of copepod growth and development: moulting and mortality in relation to physiological processes during an individual moult cycle // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1992. – V. 84. – P. 19 – 233.
23. Carlotti F., Sciandra A. Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1989. – V. 56. – P. 225 – 242.
24. Korotaev G. Intermediate and deep currents of the Black Sea obtained from autonomous profiling floats / G. Korotaev, Oguz T., Riser S. // *Deep-Sea Res. II*, 53, 1901 – 1910. – С.27-42.
25. Oguz T. V. Circulation in the surface and intermediate layers of the Black Sea. / T. Oguz. M. Latun, M.A. Latif, V.V. Vladimirov, H.I.Sur, A.A.Makarov, E. Ozsoy, B.B. Kotovshchikov, V. Eremeev, U. Unluata // *Deep Sea Res., Part I*, 40. 1991. – С.29-124.
26. Oguz T., Ducklow H.W., Malanotte-Rizzoli P., Murray J.W., Vedernikov V.1., Unluata U. A physical-biochemical model of plankton productivity and nitrogen cycling in the Black Sea // *Deep-Sea Res.* – 1999. – V. 46. – P. 597 – 636.
27. Oguz, T., Malanotte-Rizzoli P., Ducklow H.W. Simulations of phytoplankton seasonal cycle with multi-level and multi-layer physical-ecosystem models: The Black Sea example // *Ecological Modelling*. – 2001. – V. 144. – P. 295–314.
28. Silvert, W. Object-oriented ecosystem modelling. *Ecological Modelling*. – 1993.– V. 68.– P. 91-118.
29. Vasechkina Y.F., Yarin V.D. The object-based model of plankton community dynamics in the euphotic zone // *Proc. of Intern. Conf. “Scientific and policy*

challengers towards an effective management of the marine environment”. – Albena, Bulgaria. – 2003. – P.303 – 305.

30. COPEPOD: a global plankton database. [Электронный ресурс]. Режим доступа: NOAA. – <http://www.st.nmfs.noaa.gov/plankton>.