

## ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЕ УРАВНЕНИЕ ДЛЯ СКОРОСТИ КОРМОВОГО И НЕРЕСТОВОГО ТАКСИСА ХАМСЫ

*В.С.Латун*

Морской гидрофизический институт  
НАН Украины  
г. Севастополь, ул. Капитанская, 2  
E-mail: lee@alpha.mhi.iuf.net

*Предложено дифференциальное уравнение для скорости кормового и нерестового таксиса хамсы. Оценка параметров уравнения выполнена с учётом экологических условий северо-западного шельфа Чёрного моря в тёплое время года. Уравнение предназначено для использования в математической модели системы фитопланктон - кормовой зоопланктон - хамса.*

Решение точечной задачи о поведении нелинейной динамической системы фитопланктон – кормовой зоопланктон – черноморская хамса – промысел хамсы позволило существенно расширить представления о механизмах формирования межсезонной и межгодовой изменчивости характеристик этой системы [1, 2]. Одна из основных трудностей создания пространственной математической модели такой системы связана с необходимостью адекватного учёта таксиса хамсы. В математической биологии таксисом называется активная двигательная реакция организмов на пространственно-временную изменчивость характеристик экотона. В зависимости от специфики моделируемого объекта таксис учитывается двояким образом. В одном случае сумме взвешенных градиентов рассматриваемых стимулов ставится в соответствие скорость активного относительного движения организмов (быстрый таксис), в другом – ускорение (медленный таксис). Предполагается, что стайные эффекты приводят к выравниванию скоростей [3]. В доступных научных публикациях нет сведений о существовании дифференциальных уравнений для скорости таксиса рыб. Цели данной работы – это, во-первых, предложить такое уравнение для скорости таксиса хамсы, которое можно использовать в нестационарных пространственных моделях системы фитопланктон - зоопланктон – хамса и, во-вторых, настроить полученное уравнение на экологические

условия северо-западной шельфа Чёрного моря (СЗШ) в тёплое время года.

Под скоростью таксиса хамсы будем понимать среднюю скорость движения большого числа особей. Пространственно-временные масштабы осреднения характеристик экотона определяются при постановке конкретной эколого-математической задачи.

Холодное время года черноморская хамса проводит в малоактивном состоянии, скапливаясь на зимовку вблизи крымского, кавказского и анатолийского побережий. Весной хамса мигрирует в места нагула и нереста, на СЗШ она находится около пяти месяцев. Основным стимулом к сезонным миграциям хамсы (миграционный таксис) являются изменения температуры морской воды.

Нерестится черноморская хамса несколько раз за лето. Хамса двух популяций – популяции распреснённых речным стоком прибрежных вод и популяции более солёных вод открытого моря – нерестится в водах разной солёности. Хамса первой популяции нерестится при солёности 8 – 10‰, второй – при солёности 17 – 20‰ [4]. Когда солёность претерпевает значительные изменения, как это время от времени происходит летом на СЗШ при переносе вод речного стока восточным ветровым течением [5], готовая к нересту хамса прибрежной популяции для икрометания переходит в воды нужного диапазона солёности (нерестовый таксис).

С прибрежными водами на СЗШ поступают дополнительные количества биогенов и планктона. Чтобы эффективно использовать этот пищевой ресурс, хамса активно перемещается по акватории, (кормовой таксис). Кроме того, таксис хамсы может быть вызван изменениями концентраций растворённого кислорода и антропогенных загрязнителей.

Летом на СЗШ основными видами таксиса хамсы являются таксис кормовой и таксис нерестовый. Миграционный таксис определяет сроки прихода хамсы на СЗШ и сроки её ухода на зимовку, его влиянием на внутрисезонные экологические процессы можно пренебречь. Стимулирующие соответствующий таксис влияния неоднородностей концентрации растворённого кислорода и антропогенных загрязнителей обычно проявляются на меньших пространственно-

временных масштабах, эти влияния резко возрастают при заморах и аварийных сбросах загрязняющих веществ.

Направление и скорость таксиса хамсы устанавливаются в процессе случайных блужданий и целенаправленного движения отдельных особей. Воздействие таких блужданий на скорость таксиса аналогично влиянию турбулентных пульсаций скорости на среднее течение жидкости и в уравнении для таксиса хамсы может быть учтено как своеобразная диффузия. Стая хамсы не может мгновенно достичь скорости, соответствующей быстро изменившемуся значению стимулирующего таксис фактора, то есть моделировать надо медленный таксис.

При формализации скорости кормового таксиса необходимо также отразить следующие два обстоятельства. Во-первых, если на соседних акваториях термогалинные и другие абиотические условия для нагула и нереста оптимальны, и на одной из акваторий корма для хамсы вполне достаточно, ей незачем спешить на смежную акваторию, даже если корма там больше. Значит, ускорение движения стаи хамсы должно зависеть от локального соотношения удельных биомасс хамсы и кормового зоопланктона. Во-вторых, для скорости таксиса существует определённый физиологический предел и в уравнении надо предусмотреть соответствующий ограничитель.

Формализация скорости нерестового таксиса хамсы в экологических условиях СЗШ облегчается тем, что здесь температура воды летом оптимальна для нереста и отличается малой пространственно-временной изменчивостью, поэтому её влиянием на нерестовый таксис можно пренебречь. Зависимость перемещений нерестующей хамсы от структуры поля солёности должна предусматривать отсутствие относительного ускорения в том случае, когда стадо находится на акватории с оптимальными значениями солёности, и движение к этой акватории – в противном случае. При моделировании поведения системы на СЗШ в тёплое время года приход хамсы с зимовки можно учесть через соответствующие условия на границах акватории и, если нет заморозов и техногенных экологических катастроф, достаточно учитывать только кормовой и нерестовый таксис. Перечисленным требованиям отвечает следующее наше уравнение:

$$\frac{\partial \vec{U}}{\partial t} = \frac{q_z a F}{Z + r} \vec{\nabla} Z + q_s b \text{sign}(S_2 - S) [1 - H(S - S_1)] * H(S_2 - S) \vec{\nabla} S + v \Delta \vec{U},$$

где  $\vec{U}$  – скорость таксиса,  $F$  и  $Z$  – энергетические эквиваленты удельных биомасс хамсы и кормового зоопланктона,  $S$  – солёность морской воды,  $[S_1, S_2]$  – интервал наиболее благоприятных для нереста значений солёности  $H(\cdot)$  – функции Хевисайда,  $a, b, r, v$  – константы,  $q_z, q_s$  – весовые коэффициенты,  $0 \leq (q_z, q_s) \leq 1$ ,  $q_z + q_s = 1$ . Налагаемые на  $q_z$  и  $q_s$  условия удерживают суммарную скорость таксиса в физиологически обусловленных пределах

Чтобы математическая модель адекватно учитывала таксис хамсы, параметры предложенного уравнения должны быть определены в соответствии с задачами моделирования и характеристиками конкретного экотона. Это утверждение можно проиллюстрировать примером настройки уравнения на описание кормового таксиса хамсы в экологических условиях открытой мелководной акватории СЗШ в тёплое время года. В этих условиях оправдан переход к моделированию горизонтального таксиса, то есть к рассмотрению осреднённых по вертикали характеристик. Трудности количественной оценки параметров уравнения вызваны большой нехваткой натуральных и лабораторных данных.

При  $q_s = 0$  существует принципиальная возможность вычислять значения параметров  $a, r$  и  $v$  по результатам специальных экспериментов. Поскольку подобные эксперименты ещё не проводились, вынужденным паллиативом была наша попытка оценить максимальные значения  $|\vec{U}_{\max}|$  и  $a_{\max}$  по известным данным о скорости движения хамсы в различных условиях и о распределении биомасс кормового зоопланктона и хамсы на СЗШ. Логично предположить, что увеличение стимула к таксису сопровождается уменьшением меры неупорядоченных блужданий отдельных особей, то есть между  $a$  и  $v$  существует обратная зависимость. Тогда, при прочих равных условиях,  $a \rightarrow a_{\max}$ , если  $v \rightarrow 0$ . В одиночном лабораторном плавании черноморская хамса развивает

скорость до  $1.80 \text{ м с}^{-1}$  [6]. Во время весенней миграции азовской хамсы средняя скорость её движения на дистанции  $L = 340 \text{ км}$  составляла  $0.66 \text{ м с}^{-1}$ . Скорость хамсы прямо пропорциональна её размеру и обратно пропорциональна энергетическим затратам, то есть скорости и длине пути, энергосберегающая скорость хамсы  $U_c \approx (0.3 \div 0.5) \text{ м с}^{-1}$  [7]. Черноморская хамса крупнее азовской, протяженность рассматриваемой акватории почти вдвое меньше  $L$ . Поэтому в качестве абсолютного верхнего предела для скорости таксиса черноморской хамсы на СЗШ нами принята оценка  $|\vec{U}_{\max}| \approx (1.0 \div 1.3) \text{ м с}^{-1}$ .

При одновременном учёте нескольких стимулирующих таксис факторов значения весовых коэффициентов должны обеспечить нахождение суммарной относительной скорости в интервале  $[0, |\vec{U}_{\max}|]$ .

Предположим далее, что горизонтальный градиент кормового зоопланктона скачком увеличился от 0 до большого (но реального) значения  $\Delta Z/\Delta x = 1.00 \cdot 10^{-3} \text{ кал м}^{-4}$  и косяк голодной хамсы за 15 мин развил максимальную скорость. Переходя в наше уравнение к конечным разностям, при  $F = 10 \text{ кал м}^{-3}$ ,  $Z = 20 \text{ кал м}^{-3}$ ,  $r = 2 \text{ кал м}^{-3}$  и  $q_s = v = 0$ , получаем искомую оценку  $a_{\max} \approx (4.7 \div 6.1) \text{ кал}^{-1} \text{ м}^5 \text{ с}^{-2}$ .

Для нерестового таксиса  $S_1 = 8\%$  и  $S_2 = 10\%$ . При переносе восточным ветровым течением некоторого объёма распреснённой, богатой зоопланктоном воды, направления кормового и нерестового таксиса совпадают. Отметим, что, максимальная скорость нерестового таксиса всегда меньше  $|\vec{U}_{\max}|$ . Дело в том, что при порционном нересте не вся хамса одновременно идёт на очередное икрOMETание. Кроме того, в начале нерестового периода годовики заняты прежде всего усиленным питанием (им надо и восстановить силы после зимовки, и расти, и размножаться), поэтому они начинают нереститься несколько позже. Биомасса и репродукционный потенциал старших возрастных групп тоже не одинаковы, к тому же возрастная структура нерестового стада существенно изменяется от года к году. При  $q_1 = 1$  и  $q_2 = v = 0$  по максимальным значениям скорости нерестового таксиса и градиента солёности можно вычислить значение

$b_{\max}$ . Коэффициент  $b$  зависит от экологических условий конкретного года, в том числе от возрастной структуры и других характеристик нерестового стада. Формализовать эту зависимость – ещё одна непростая задача эколого-математического моделирования.

Как видим, трудности учёта кормового и нерестового таксиса хамсы в эколого-математических моделях вызваны отсутствием натуральных данных, необходимых для точной настройки предложенного уравнения на условия конкретного экотона. Первые вычислительные эксперименты по учёту кормового таксиса хамсы в математической модели системы фитопланктон-зоопланктон – рыба дали обнадеживающие результаты.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Латун В.С. Учёт межгодовой изменчивости биомассы хамсы в математической модели системы планктон – рыба – рыбный промысел // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Вып.10. Севастополь, 2004.— С. 200-210.
2. Латун В. С. Реакция системы фитопланктон-зоопланктон-рыба-рыбный промысел на кратковременные изменения вылова хамсы // Системы контроля окружающей среды.—Севастополь, 2004.—С. 179-183.
3. Говорухин В. Н., Моргулис А. Б., Тютюнов Ю. В. Медленный таксис в модели хищник – жертва. // Доклады РАН. — 2000. — 372, № 6. С. 730–732.
4. Данилевский Н.Н., Майорова А.А. Основные закономерности динамики численности планктоядных рыб Черного моря. Анчоус // Сырьевые ресурсы Черного моря. М.:Пищевая промышленность, 1979. — С. 25-73.
5. Еремеев В. Н., Латун В. С., Совга Е. Е. Влияние антропогенных загрязнителей и путей их переноса на экологическую обстановку в северо-западном районе Чёрного моря // Морской гидрофизический журнал. — 2001. — № 5. — С. 41 – 55.
6. Алеев Ю. Г. Нектон. Киев: Наукова думка, 1976. — 391 с.
7. Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен морских рыб. — Киев: Наукова думка, 1993. — 128 с.