

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИНВАЗИЙ И РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ ОРГАНИЗМОВ ПЕЛАГИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ В ОКЕАНЕ

© 2013 Ильин И.Н., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия, 117071, Москва, Ленинский проспект, 33, e-mail: iniljin2@gmail.com

Поступила в редакцию 6.02.2013

Рассмотрены результаты моделирования возникновения и развития биоценозов океанического обрастания в пелагиали. Они сравнительно просты, но обладают важнейшими характеристиками многих иных природных сообществ. Сообщества обрастания являются удобными объектами моделирования при изучения закономерностей возникновения и функционирования биосистем, инвазий гидробионтов, применения биоиндикаторов и др. Представленные математические модели учитывают важнейшие взаимоотношения основных организмов обрастания (доминанты – ракообразные Lepadidae) в типичных для инвазии районах и глубинах при благоприятных и сравнительно постоянных абиотических факторах среды. В форме дифференциальных уравнений моделируется взаимодействие планктонных, оседающих на субстрат, личинок *Lepas* и *Conchoderma* (Lepadidae), обрастателей *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, наиболее распространённых хищников – крабов *Planes minutus* и рыб. В частности, моделируется поселение животных, «привлекательность» для них обрастателей, скорость поедания их разных возрастных групп хищниками. Вычислительные эксперименты показали, что скорость изменения плотности в разных возрастных группах *Lepas* и *Conchoderma* весьма отличается. Влияние пресса хищников на *Conchoderma* значительно выше, чем на *Lepas*. Важнейшее значение для динамики плотности обрастателей имеет их привлекающее влияние на циприсов и хищников в воде вблизи субстрата. Модели показали, что крабы и особенно рыбы – сильнейшие модификаторы биоценозов океанического обрастания, значительно сдерживающие рост количества обрастателей. При «исключении» рыб в вычислительных экспериментах количество *Conchoderma* резко увеличивается и становится близким по величине к количеству *Lepas*. Модели показали, что важнейшими факторами, лимитирующими океаническое обрастание, являются: скорость поселения на субстрате личинок Lepadidae, «привлекательность» обрастателей для хищников, поедание ими этих животных. Модели хорошо соотносятся с экспериментальными данными океанографических буйковых полигонов. Использование математических моделей для прогностических оценок инвазии обрастателей и дальнейшего развития их биоценозов весьма перспективно и не может быть заменено иными методами исследований.

Ключевые слова: океаническое обрастание, моделирование, инвазия, биоценоз, Lepadidae.

Введение

Проблема биологических инвазий чужеродных видов уже более 50 лет является одной из острых проблем многих стран мира (см., например, [Dergunova et al., 2012]). Расширение и упрощение коммуникаций между разными странами ведёт к активному

и пассивному переносу чужеродных видов в новые местообитания, где зачастую они попадают в условия, благоприятные для их распространения, что приводит к вытеснению местных видов и изменению, в конечном счёте, целых экосистем. Глобальное изменение климата также может способство-

вать распространению чужеродных видов в новые для них местообитания. Смена видов в экосистемах часто ведёт к снижению адаптивности экосистем к меняющимся условиям среды и потере возможности выполнять ими «экосистемные услуги», что, в конечном счёте, влияет на условия существования людей и хозяйственно ценных организмов. Появление в экосистемах агрессивных чужеродных видов вызывает необходимость организации контроля и борьбы с ними. Такая борьба подразумевает разработку мер профилактического характера (прогнозирование инвазий и мониторинг вселившихся видов), а также методов по снижению и контролю численности инвазионных видов.

Анализ специальной литературы показал, что за последние 200 лет в различных районах Мирового океана зарегистрировано значительное число видов-вселенцев, успешно адаптировавшихся к новым условиям существования [Александров, 2004]. Общее число обнаруженных экзотических видов, как правило, пропорционально величине исследуемых акваторий и интенсивности судоходства, определяемой числом портов и транспортных торговых путей. Если до середины XX в. основным посредником проникновения водных организмов в новые экосистемы было обрастание подводной части судов, то впоследствии в связи с широким внедрением противообрастающих покрытий, а также развитием танкерного и балкерного флота им стал водяной балласт судов [Ruiz et al., 1997; Alexandrov, Zaitsev, 2000]. По данным Международной морской организации (ИМО) 80% грузов, ежегодно перевозимых во всём мире, осуществляется с использованием судов. В составе мирового флота насчитывается около 85 000 крупных судов, ежегодно перевозящих от 3 до 10 млрд. т водяного балласта. При этом в балластных танках судов зарегистрировано более 3000 видов водорослей, беспозвоночных и рыб. Основными факторами переселения организмов в Мировом океане являются

судоходство (51% зарегистрированных случаев инвазий), рыболовство (15%), судоходство и рыболовство (22%) [IMO Bulletin, 1998]. Процесс интродукции чужеродных видов с балластными водами судов принял глобальный характер и, в силу своей непредсказуемости, даже получил красноречивое название «экологической рулетки» [Carlton, Geller, 1993].

Не всякое вселение экзотических организмов завершается ощутимыми экологическими последствиями и экономическими потрясениями. Однако, по мере интенсификации инвазий с развитием водного транспорта такие случаи стали повторяться всё чаще, а масштабы их последствий возрастать всё больше. Так, широко известны катастрофические инвазии в российские воды гидробионтов: моллюсков рапаны *Rapana venosa*, дрейссены *Dreissena polymorpha* и терединиды *Teredo navalis*, краба ритропанопеуса *Rhithropanopeus harrisii*, гребневика *Mnemiopsis leidyi* и пр. [Чухчин, 1961; Резниченко, 1967; Виноградов и др., 1989; Ильин, 2008а; Ильин, Петросян, 2010; и др.]. Соответственно, в России ведутся работы по многим направлениям этой проблемы. Так, разработаны принципы проведения приоритетных исследований и создания информационных систем и баз данных по инвазиям чужеродных видов в Российской Федерации [Дгебуадзе, 2003; Дгебуадзе и др., 2005, 2008].

С помощью простого анализа инвазионных процессов часто сложно предсказать воздействие многих факторов, в первую очередь, биотических. Совершенно необходимо и ничем незаменимо моделирование этих процессов, в первую очередь, концептуальное и математическое. Математические «предсказательные» модели применительно к инвазиям гидробионтов появились лишь в последнее время. Хороший пример такого рода – модели зависимости плодовитости, продолжительности жизни, смертности и др. от концентрации пищи в воде у пяти видов (к сожалению,



Рис. 1. Обрастание буёв, экспонированных 25 суток. Западно-экваториальный район Атлантического океана [Ильин, 2008б].

гипотетических) ветвистоусых ракообразных *Cladocera* [Фенева, Будаев, 2003; Фенева, Зилитинкевич, 2012]. Авторы моделей вполне обоснованно предполагают, что эти показатели в большой степени влияют на процессы инвазии гидробионтов.

Моделирование сообществ обычно весьма затруднено из-за их большой сложности. Правда, существуют сравнительно простые сообщества, например, амбарных вредителей, некоторые агроценозы. Однако они искусственно усечены и соответственно не могут быть использованы для исследований многих сторон деятельности природных сообществ.

Одними из немногих сравнительно несложных биоценозов, но обладающих важнейшими их характеристиками, являются сообщества пелагического океанического обрастания (рис. 1). Они являются удобными объектами моделирования при изучения закономерностей возникновения и функционирования биосистем, инвазий гидробионтов, применения биоиндикаторов и др.

Актуальность использования сообществ океанического обрастания в качестве модельного объекта исследований связана с нижеследующими их особенностями:

- 1) олигомикстность – в пелагическом обрастании встречаются многие организмы, но в биоценозах на фиксированных субстратах они обычно представлены лишь немногими видами: почти всегда 1–5 видов *Lepadidae* (Crustacea) и 1–3 вида хищников;
- 2) большая обособленность, чем рассматриваемых биоценозов, встречается исключительно редко;
- 3) первичность сукцессии – очень часто наблюдается пелагическое обрастание субстратов, первоначально незанятых другими макроорганизмами;
- 4) для фиксированных субстратов обычна приуроченность обрастания к месту и времени;
- 5) быстрота развития – биоценозы океанического обрастания часто сформировываются уже через 2–4 недели после их возникновения;

- б) нередко локально большая стабильность (относительно требований организмов рассматриваемых биоценозов) абиотических параметров среды;
- 7) многогранность инвазионных процессов.

Данные, использованные в работе, получены в 20 веке многочисленными исследователями пелагического обрастания фиксированных субстратов во многих десятках районов Мирового океана. Эти сведения удалось проанализировать только к концу прошлого столетия (см. обзоры [Ильин, 1986, 1992б, 2005, 2008б; Ильин, Алещенко, 1992]).

В той или иной степени было исследовано большинство функционально важных для *Lepadidae* абиотических, биотических и антропогенных факторов среды. В частности, особенности и глубина экспонирования субстрата, температура, солёность и скорость тока воды, макро-, мезо- и микромасштабная циркуляция вод, временные, географические, трофические и антропогенные факторы, перемещения водных объёмов, содержащих циприсовидные личинки *Lepadidae*, внутри- и межвидовые отношения *Lepadidae* в воде и на субстрате, возможности сенсорного восприятия, анализа и прогноза их личинками показателей окружающей среды (см. [Ильин, 2008б]).

Показано, что постоянному обмену между рассматриваемыми сообществами веществом, энергией, информацией способствуют многие особенности *Lepadidae*, в первую очередь, их уникальная способность к большим горизонтальным и вертикальным миграциям, способность многократно оседать, исключительно развитый сенсорный механизм циприсовидных личинок. Обрастание субстратов возникает при попадании в их предполагаемые скопления в воде. Соответственно, оседание *Lepadidae* «волнообразно», количество оседающих личинок подвержено большим колебаниям даже в одной и той же точке или на разных глубинах. При этом оседание на фиксированных субстратах отмечено только в пределах квазиоднородного слоя воды: выявлена зависи-

мость обрастания от изменений минимальной глубины термоклина, которая практически совпадает с нижней границей обнаружения *Conchoderma virgatum*. Это вполне объяснимо наиболее благоприятными для них температурными, трофическими и др. условиями существования в данном слое [Ильин, 2008б].

Материал и методы исследований

Комплекс математических моделей был построен на основе наших концептуальных моделей (рис. 2 и 3) основных составляющих биоценотического взаимодействия оседающих циприсовидных личинок *Lepadidae*, соответствующих обрастателей (конходерма *Conchoderma virgatum*, лепас *Lepas anatifera*, *L. anserifera* и *L. hillii*), хищников (краб *Planes minutus* и рыбы) сообществ центрального района Атлантического океана [Ильин, 1992б, 2008б; Ильин, Алещенко, 1992]. В моделях анализируется оседание организмов, скорость роста (прирост капитулумов), смертность (скорость поедания обрастателей хищниками), плотность обрастателей и другие показатели на 1 дм² (табл. 1). Учитывается положительное влияние («привлекательность») обрастателей лепасов и конходермы для циприсов этих родов. Площадь, занимаемая одним обрастателем, условно (она зависит от многих причин, в частности, от его возраста) – 0.0025 дм². Анализ проводится дифференцировано для разных возрастных групп *Lepadidae* с длиной капитулума: конходерма – <9 мм, ≥9 мм и лепасы – <4 мм, ≥4 мм. Нами принято, что обрастатели и крабы субстрат не покидают, а рыбы свободно мигрируют. Таким образом, плотность обрастателей ограничена. Принято также, что крабы поедают всех обрастателей с длиной капитулумов более 4 мм. Рыбы же (соответственно наблюдениям [Evans, 1958]) – только конходерм с капитулумом длиной более 9 мм. В моделях не учитываются редко встречающиеся в тропиках виды обрастателей и хищников. Не учитываются также абиотические факторы окружающей среды, имеющие большую, относительно требований

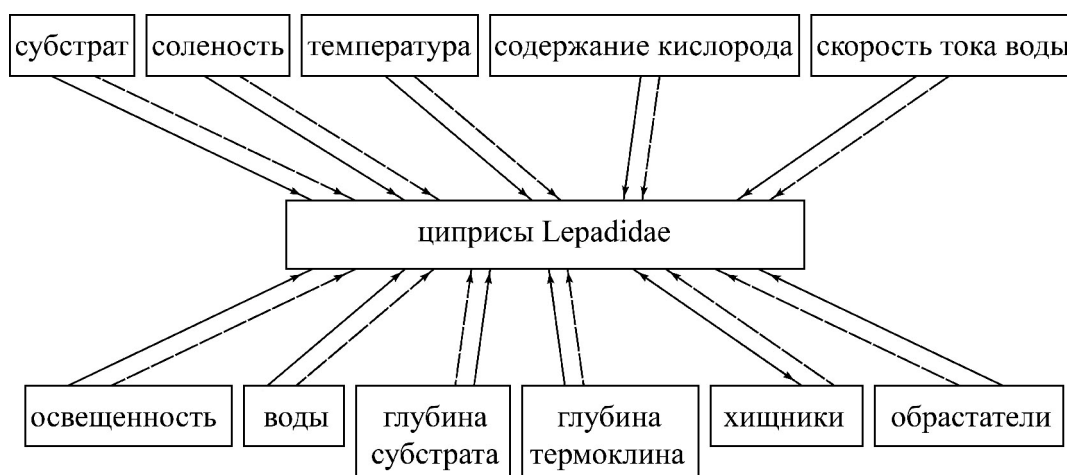


Рис. 2. Блок-схема функционально важных факторов оседания циприсовидных личинок Lepadidae. ——— положительные, - - - - отрицательные связи [Ильин, 2008б].

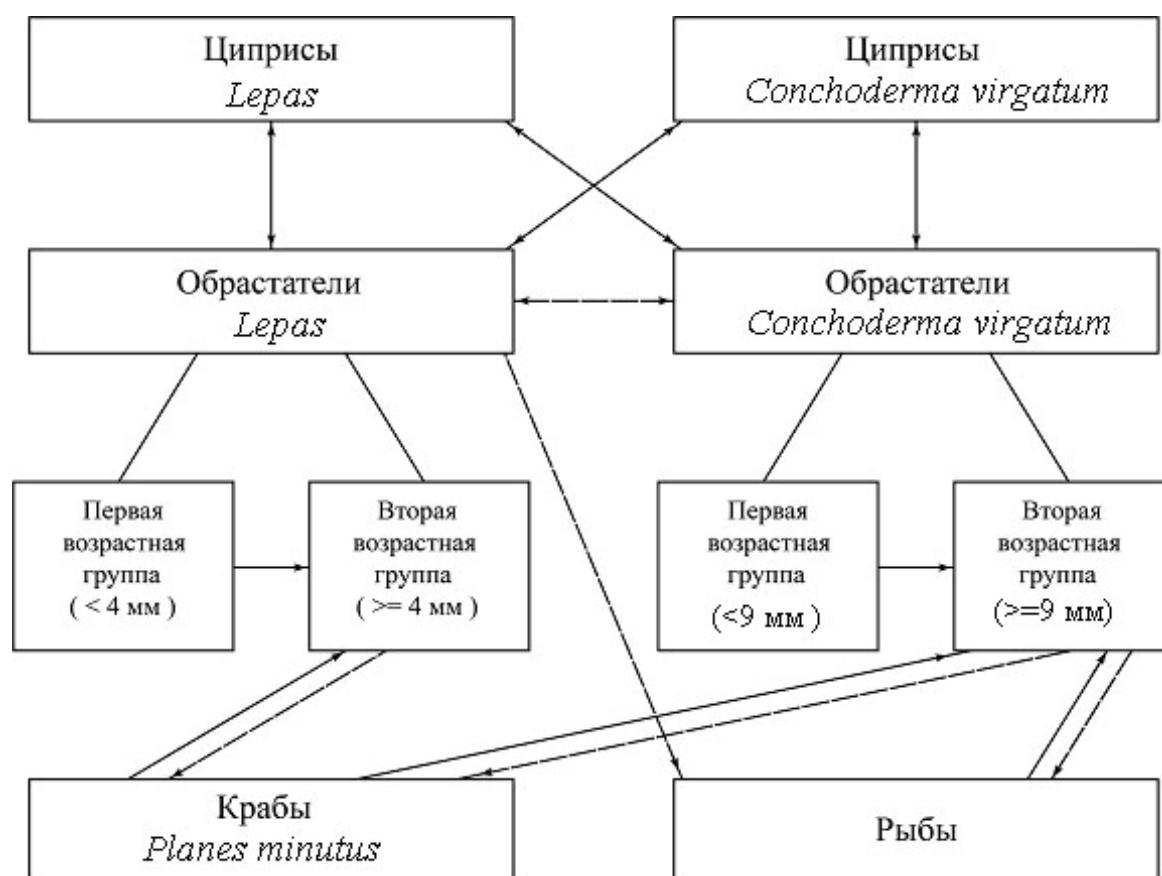


Рис. 3. Концептуальная схема взаимодействия видов сообществ океанического обрастания.

организмов рассматриваемых биоценозов, стабильность. Натурные эксперименты проводились при солёности 35.7–36.3‰, температуре 22–23°C, скорости течения в среднем 0.4 м/с, содержании растворённого в воде кислорода 95–106% на хорошо обра-

стающем субстрате (пенопласт, окрашенный суриком) площадью приблизительно 10 м² на глубине 1–3 м. Время действия модели – 60 суток с шагом 1 сутки.

Модели представляют собой систему дифференциальных уравнений:

Таблица 1. Биологическая интерпретация параметров модели

Коэффициенты моделей	Биологический смысл	Коэффициенты моделей	Биологический смысл
Поступление в биоценоз, экз./сут..дм ²		Площадь прикрепления Lepadidae, дм ²	
$a_{1,1}$	Циприсы лепасов	$a_{1,6}$; $a_{1,7}$ и $a_{3,6}$, $a_{3,7}$	Лепасы первой и второй групп соответственно
$a_{3,1}$	Циприсы конходерм	$a_{1,8}$; $a_{1,9}$ и $a_{3,8}$, $a_{3,9}$	Конходермы первой и второй групп соответственно
$a_{5,1}$	Крабы	Скорость поедания одним крабом, экз./сут.	
$a_{6,1}$	Рыбы	$a_{1,11}$ и $a_{2,3}$	Лепасы первой и второй групп соответственно
Привлекательность, сутки		$a_{3,11}$ и $a_{4,4}$	Конходермы первой и второй групп соответственно
$a_{1,2}$ и $a_{1,3}$	Лепасы первой и второй групп для циприсов лепасов соответственно	Скорость поедания одной рыбой, экз./сут.	
$a_{1,4}$ и $a_{1,5}$	Конходермы первой и второй групп для циприсов лепасов соответственно	$a_{4,5}$	Конходермы второй группы
$a_{3,2}$ и $a_{3,3}$	Лепасы первой и второй групп для циприсов конходерм соответственно	Скорость перехода из одной возрастной группы в другую	
$a_{3,4}$ и $a_{3,5}$	Конходермы первой и второй групп для циприсов конходерм соответственно	$a_{1,10} = a_{2,2}$	Лепасы из первой группы во вторую
$a_{6,2}$	Конходермы для рыб	$a_{3,10} = a_{4,2}$	Конходермы из первой группы во вторую

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= (a_{1,1} + a_{1,2}x_1 + a_{1,3}x_2 + a_{1,4}x_3 + a_{1,5}x_4)(1 - a_{1,6}x_1 - a_{1,7}x_2 - a_{1,8}x_3 - a_{1,9}x_4) - a_{1,10}x_1; \\
\dot{x}_2 &= a_{2,2}x_1 - a_{2,3}x_2x_5; \\
\dot{x}_3 &= (a_{3,1} + a_{3,2}x_1 + a_{3,3}x_2 + a_{3,4}x_3 + a_{3,5}x_4)(1 - a_{3,6}x_1 - a_{3,7}x_2 - a_{3,8}x_3 - a_{3,9}x_4) - a_{3,10}x_3; \\
\dot{x}_4 &= a_{4,2}x_3 - x_4(a_{4,4}x_5 + a_{4,5}x_6); \\
\dot{x}_5 &= a_{5,1}(1 - a_{5,2}x_5); \\
\dot{x}_6 &= a_{6,1} + a_{6,2}x_4 - a_{6,3}x_4x_6;
\end{aligned}$$

где $x_1(t)$ и $x_2(t)$ – плотность лепасов в момент времени t для первой и второй возрастной группы соответственно; $x_3(t)$ и $x_4(t)$ – плотность конходерм для первой и второй возрастной группы соответственно; $x_5(t)$ – плотность кра-

бов; $x_6(t)$ – плотность рыб; t – параметры моделей. Их биологическая интерпретация $a_{i,j}$ представлена в табл. 1.

Коэффициенты моделей можно разделить на группы по биологическому сходству: привлекательность (коэффи-

циент линейной зависимости плотности оседающих циприсов и рыб от плотности обрастателей) – $a_{1,2}$, $a_{1,3}$, $a_{1,4}$, $a_{1,5}$, $a_{3,2}$, $a_{3,3}$, $a_{3,4}$, $a_{3,5}$, $a_{6,2}$; поступление в биоценоз организмов – $a_{1,1}$, $a_{3,1}$, $a_{5,1}$, $a_{6,1}$; площадь прикрепления обрастателей – $a_{1,6}$, $a_{1,7}$, $a_{1,8}$, $a_{1,9}$, $a_{3,6}$, $a_{3,7}$, $a_{3,8}$, $a_{3,9}$; скорость поедания их крабами и рыбами – $a_{1,11}$, $a_{3,11}$, $a_{2,3}$, $a_{4,4}$, $a_{4,5}$; скорость перехода из одной возрастной группы в другую – $a_{1,10}$, $a_{2,2}$, $a_{3,10}$, $a_{4,2}$.

Уравнения моделей получены из следующих соображений. Первые слагаемые в первом и третьем уравнениях определяют изменение плотности обрастателей первых возрастных групп при отсутствии хищников. Эти слагаемые состоят из двух сомножителей. Первые сомножители задают скорость поступления циприсовидных личинок обрастателей на субстрат. Скорость поступления состоит из пяти слагаемых, определяющих соответственно: скорость постоянного притока личинок обрастателей ($a_{1,1}$ и $a_{3,1}$), увеличение скорости притока при увеличении плотности обрастателей на субстрате (эти зависимости приняты линейными с коэффициентами $a_{1,2}$; $a_{1,3}$; $a_{1,4}$; $a_{1,5}$ и $a_{3,2}$; $a_{3,3}$; $a_{3,4}$; $a_{3,5}$). Вторые сомножители определяют влияние площади субстрата на скорость изменения плотности обоих обрастателей первых возрастных групп. Коэффициенты моделей $a_{1,6}$, $a_{1,7}$, $a_{1,8}$, $a_{1,9}$ и $a_{3,6}$, $a_{3,7}$, $a_{3,8}$, $a_{3,9}$ учитывают размеры площадей, занимаемые соответственно лепасами и конходермами разных возрастных групп. Вторые слагаемые в первом и третьем дифференциальных уравнениях определяют переход обрастателей из первой возрастной группы во вторую. Коэффициенты $a_{1,10}$ и $a_{3,10}$ – скорость перехода из первой возрастной группы во вторую.

Второе и четвертое уравнения определяют динамику плотности лепасов и конходерм второй возрастной группы соответственно. Коэффициенты $a_{2,2}$ и $a_{4,2}$ – задают скорость перехода из первых возрастных групп. Коэффициент $a_{2,3}$ задаёт скорость поедания крабами лепасов второй возрастной группы. Коэффициенты $a_{4,4}$ и $a_{4,5}$ определяют

скорость поедания крабами и рыбами конходерм второй возрастной группы. Рассматриваемый субстрат крабы не покидают, рыбы же свободно мигрируют в зависимости от количества обрастателей. Такая особенность поведения крабов определила скорость изменения плотности крабов на субстрате в виде линейной функции с параметрами $a_{5,1}$ и $a_{5,2}$ (пятое дифференциальное уравнение моделей). Коэффициент $a_{5,1}$ определяет постоянную составляющую этой скорости. Коэффициент $a_{5,2}$ задаёт максимальную плотность крабов на 1 дм² субстрата.

Результаты и обсуждение исследований

Большинство параметров моделей (коэффициенты $a_{i,j}$) определены нами при проведении вычислительных экспериментов на моделях с использованием реальных экспериментальных данных по плотности обрастателей в зависимости от времени экспонирования субстратов в центральном районе Атлантического океана.

На рис. 4–9 представлены результаты вычислительных экспериментов, проведённых соответственно параметрам моделей (табл. 2). Начальные значения плотности обрастателей ($x_1(0)$, $x_2(0)$, $x_3(0)$, $x_4(0)$) и хищников ($x_5(0)$, $x_6(0)$) – нули.

Проведённый нами сравнительный анализ экспериментальных и модельных данных показал, что результаты моделирования не противоречат имеющимся нашим и литературным данным по многим десяткам районов Мирового океана. Например, для плотности *C. virgatum* в зависимости от времени экспонирования субстратов в центральном районе Атлантического океана (глубина 3 м) коэффициент детерминации R^2 , определённый на основе экспериментальных данных и модельных оценок составляет 75.6%, то есть характер динамики изменения плотности *C. virgatum* по времени с использованием неучтённых (случайных) факторов составляет 24.4%.

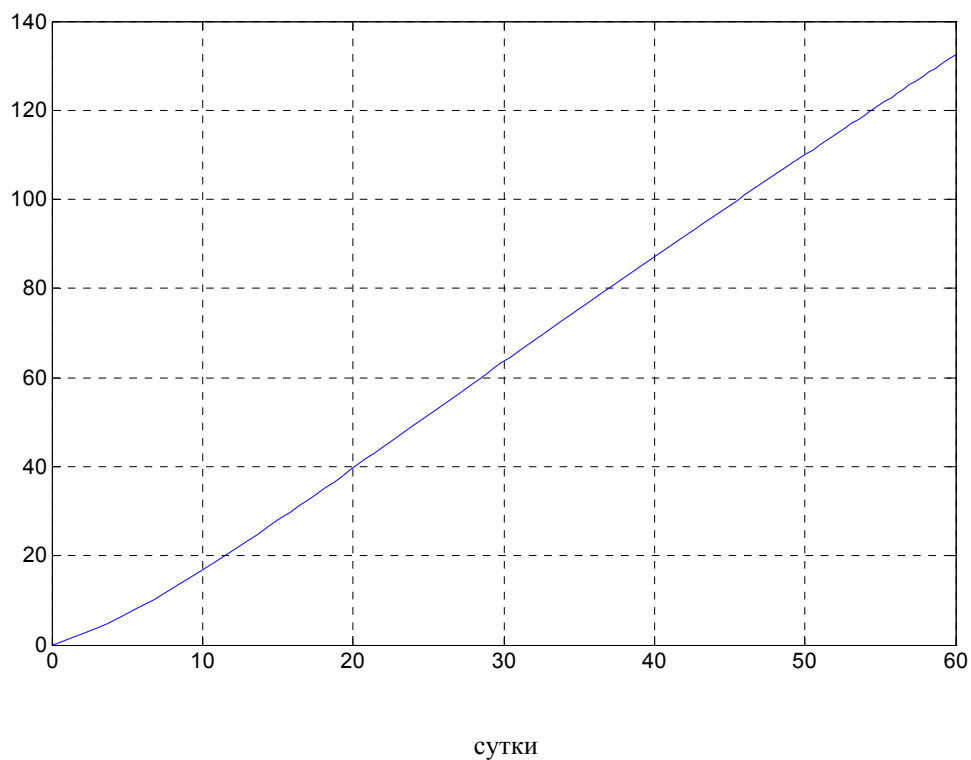
экз./дм²

Рис. 4. Динамика плотности первой возрастной группы видов *Lepas* (длина капитулумов < 4 мм).

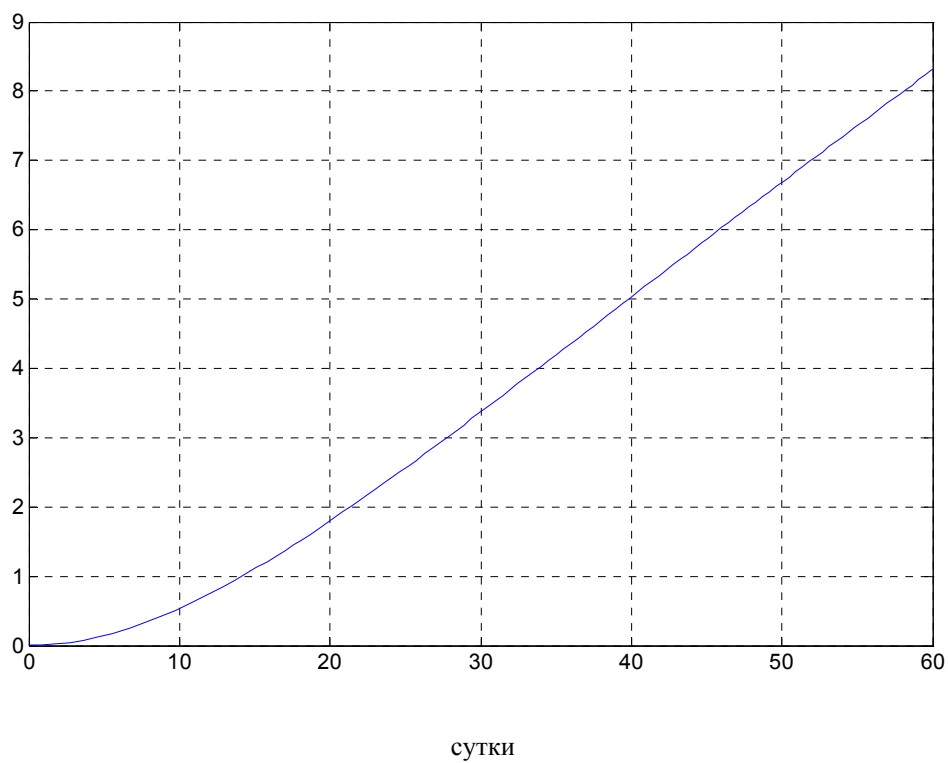
экз./дм²

Рис. 5. Динамика плотности второй возрастной группы видов *Lepas* (длина капитулумов ≥ 4 мм.).

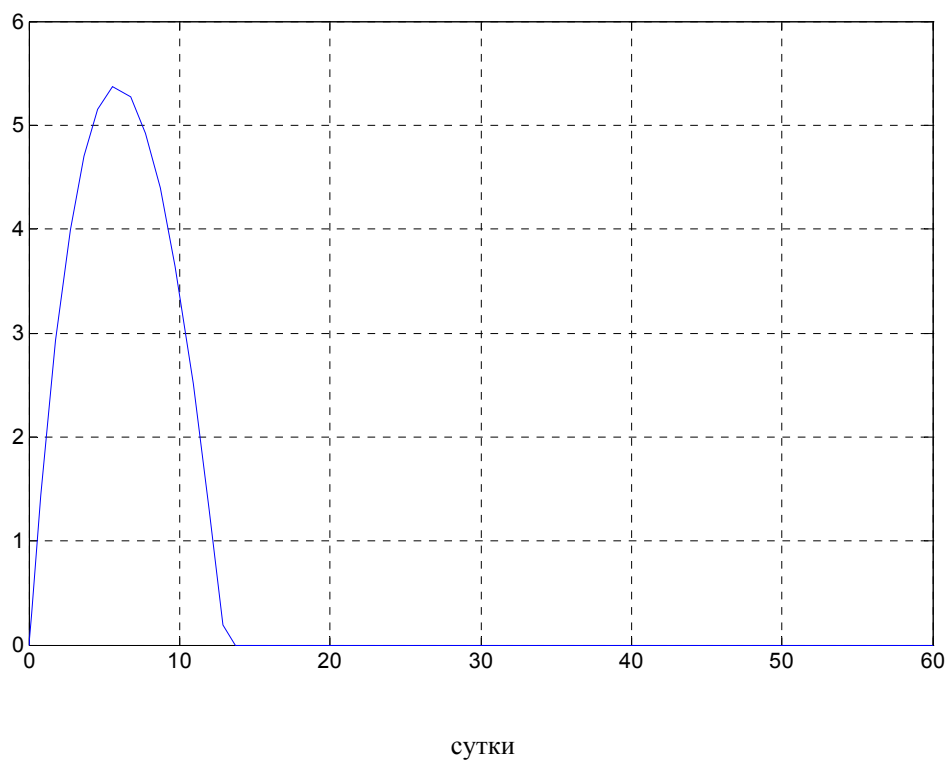
экз./дм²

Рис. 6. Динамика плотности первой возрастной группы *C. virgatum* (длина капитулумов < 9 мм.).

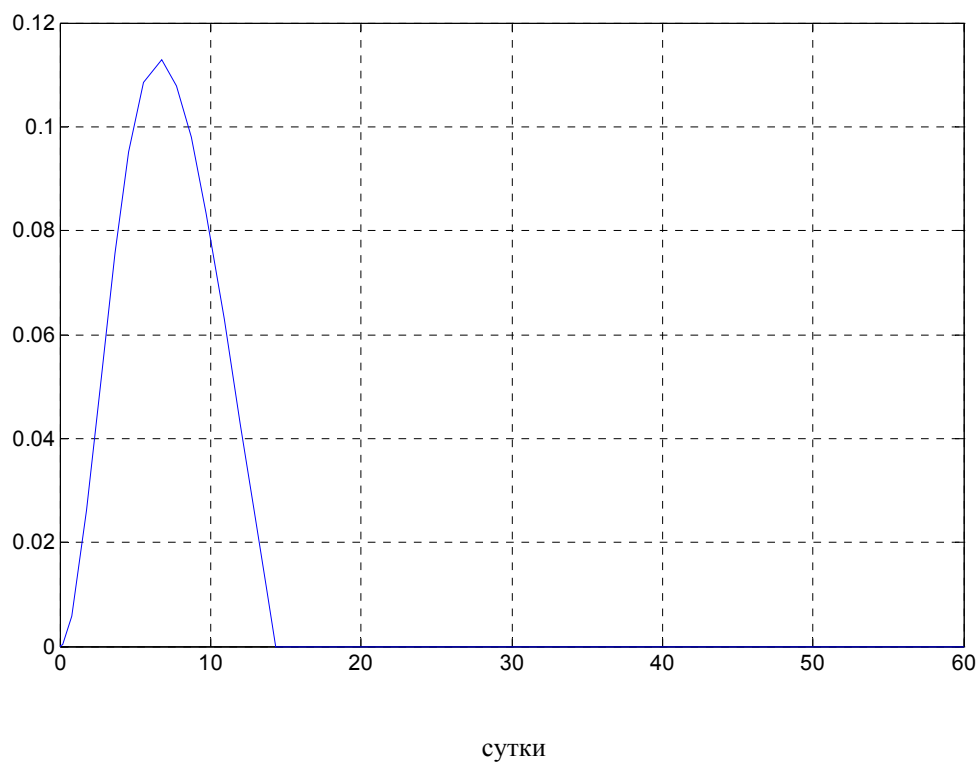
экз./дм²

Рис. 7. Динамика плотности второй возрастной группы *C. virgatum* (длина капитулумов >= 9 мм.).

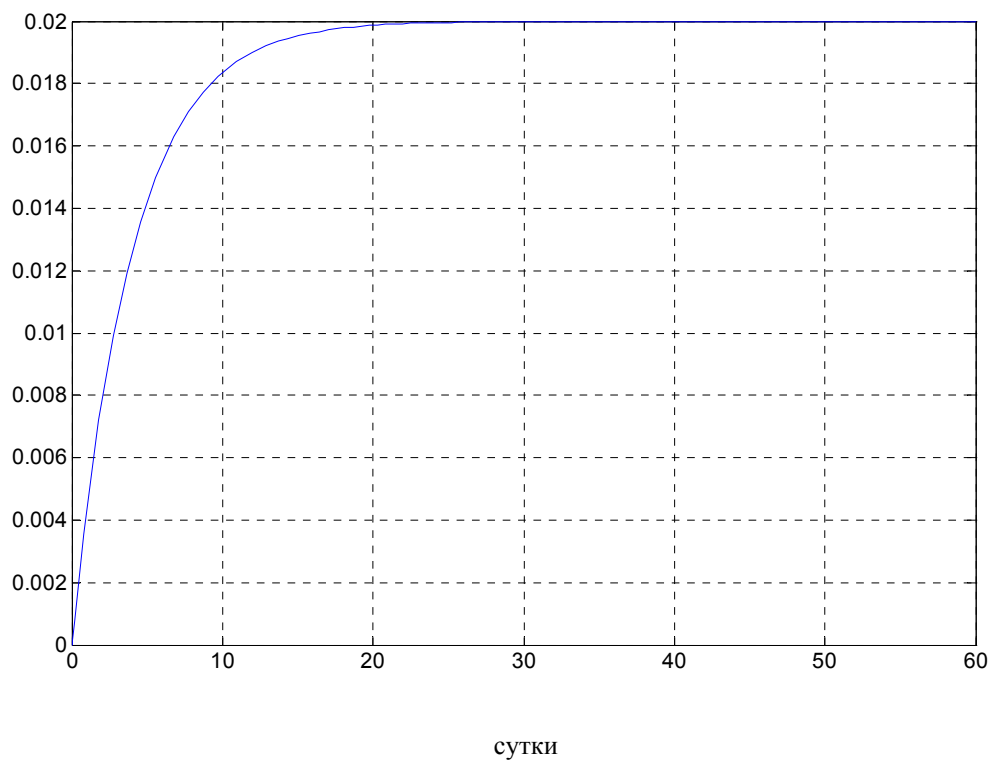
экз./дм²

Рис. 8. Динамика плотности *P. minutus*.

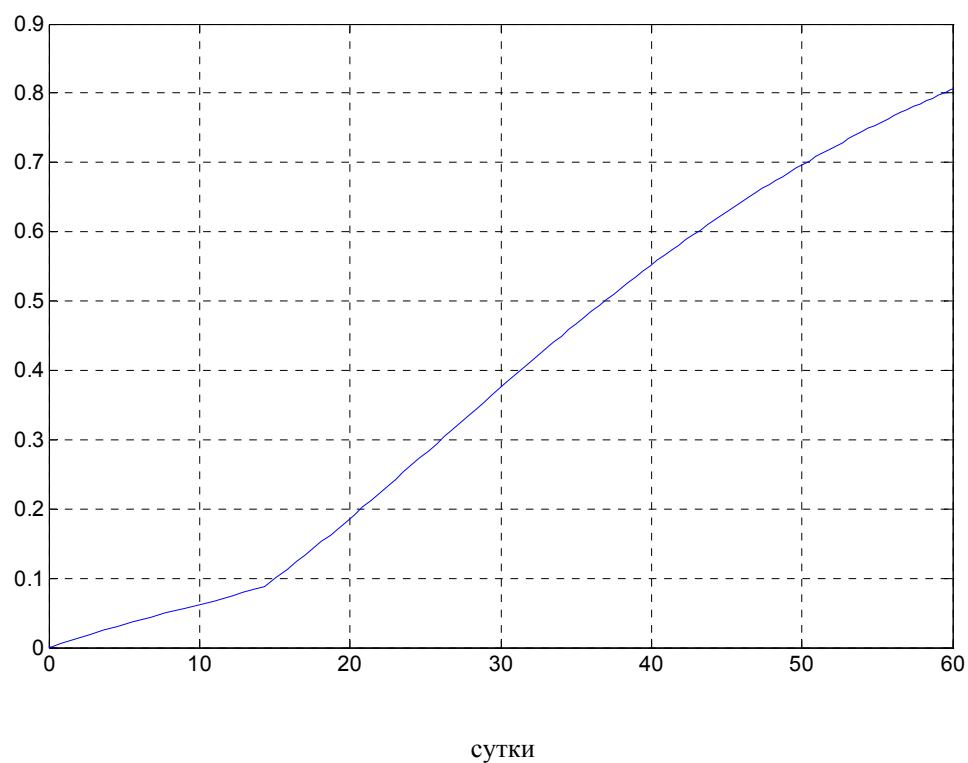
экз./дм²

Рис. 9. Динамика плотности рыб.

Таблица 2. Параметры математических моделей, определённые вычислительными экспериментами на моделях

$a_{1,1}=1$	$a_{1,6}=0.0025$	$a_{2,2}=0.01$	$a_{3,2}=0.001$	$a_{3,7}=0.01$	$a_{4,2}=0.01$	$a_{5,1}=0.005$
$a_{1,2}=0.07$	$a_{1,7}=0.0025$	$a_{2,3}=7$	$a_{3,3}=0.01$	$a_{3,8}=0.07$	$a_{4,3}=0.8$	$a_{5,2}=50$
$a_{1,3}=0.01$	$a_{1,8}=0.0025$	$a_{3,1}=2$	$a_{3,4}=0.01$	$a_{3,9}=0.01$	$a_{4,4}=8$	$a_{6,1}=0$
$a_{1,4}=0.07$	$a_{1,9}=0.0025$		$a_{3,5}=0.01$	$a_{3,10}=0.01$	$a_{4,5}=8$	$a_{6,2}=0.001$
$a_{1,5}=0.01$	$a_{1,10}=0.01$		$a_{3,6}=0.07$			$a_{6,3}=0.3$

Вычислительные эксперименты показали, что скорость изменения плотности в разных возрастных группах лепасов и конходерм заметно отличается. В частности, если плотность первой возрастной группы лепасов значительно выше и, главным образом, определяется конкуренцией между обрастателями, то плотность второй группы лепасов, в основном, определяется прессом крабов. Другая картина наблюдается у конходерм. Из рисунков 10 и 11 видно, что графики плотности конходерм имеют унимодальную форму. Причём максимальное значение плотности для первой и второй возрастных групп достигается через 6 и 8 дней соответственно. Влияние пресса хищников на конходерм значительно выше, чем на лепасов, поэтому через 2–3 недели наблюдается полное уничтожение первых. Подобное наблюдали и в природе. Важнейшее значение для динамики плотности обрастателей имеет их привлекающее влияние на оседающих на субстрат циприсов и хищников в воде вблизи него.

Заключение

Проведённые модельные исследования сообществ океанического обрастания показали приемлемое соответствие показателей разработанных нами концептуальных и математических моделей взаимодействия хищников и жертв количественным закономерностям организационно-функциональной структуры изученных биоценозов, наблюдаемым в природе.

Разработанные нами модели показали, что крабы и особенно рыбы –

сильнейшие модификаторы биоценозов океанического обрастания, значительно сдерживающие рост количества обрастателей. При «исключении» рыб наблюдаемая в вычислительных экспериментах картина заметно меняется. Количество конходерм резко увеличивается и становится близким по величине к количеству лепасов.

Использование математических моделей для описания динамики численности рассматриваемых видов является важной составляющей прогнозистических оценок инвазии обрастателей и дальнейшего развития их биоценозов. Эти оценки могут быть использованы для управления возникновением и развитием рассматриваемых сообществ. Полученные результаты могут быть также применены для анализа инвазионных процессов иных видов и в других условиях обитания.

Аналогичные модели могут быть разработаны на данных по другим сообществам и для иных целей: анализа теоретических построений, исследований частных и общеэкологических закономерностей, мониторинга, биоиндикации вод, обучения методологии моделирования и др. Например, весьма перспективна разработка модельной системы для биологической индикации глобального потепления климата с помощью данных об инвазиях некоторых морских гидробионтов. Так, один из важных регионов для проведения подобных исследований – Баренцево море, где уникальным биоиндикатором температуры воды являются инвазии древоточца *Psiloteredo megotara* (Mollusca, Teredinidae) [Ильин, 1992a].

Необходимо отметить также, что данные о предполагаемых изменениях условий среды (в первую очередь, температуры и солёности воды) могут быть применены в моделях, подобных нашим, для прогнозирования инвазий гидробионтов в водоёмы России.

Поддержано Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» («Экологические предпосылки и последствия биологических инвазий чужеродных видов») и Соглашением № 8051 между МинОбрНауки, РАН и ИПЭЭ РАН (Разработка технологий оценки рисков и экологических способов контроля инвазий чужеродных видов организмов на территорию Европейской части России).

Литература

- Александров Б.Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий // Морской экологический журнал. 2004. Т. III, № 1. С. 4–17.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э.И., Сорокин П.Ю. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora, Lobata) // Океанология. 1989. Т. 29, № 2. С. 293–299.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, 2003. С. 26–34.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Панов В.Е., Шестаков В.С., Дианов М.Б. Принципы создания национальной системы раннего предупреждения по чужеродным видам // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). 2-й Международный симпозиум по изучению инвазийных видов: Тезисы докладов. Рыбинск; Борок, 2005. С. 18–19.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Бессонов С.А., Дергунова Н.Н., Ижевский С.С., Масляков В.Ю., Морозова О.В., Царевская И.Г. Общая концепция создания проблемно-ориентированного Интернет-портала по инвазиям чужеродных видов в Российской Федерации // РЖБИ. 2008. № 2. С. 9–21.
- Ильин И.Н. Концептуальные основы моделирования океанического обрастания // Мониторинг океана. М.: ИОАН, 1986. С. 130–158.
- Ильин И.Н. Морские древоточцы и меры борьбы с ними // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. М.: Наука, 1992а. С. 21–56.
- Ильин И.Н. Пелагическое обрастание в тропических и субтропических водах океана // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. М.: Наука, 1992б. С. 77–111.
- Ильин И.Н. Сообщества океанического обрастания и их взаимодействие с окружающей средой // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Четвертые Люблинские чтения. Тольятти, 2005. С. 85–95.
- Ильин И.Н. Известные и возможные инвазии морских моллюсков семейств Teredinidae и Pholadidae (Bivalvia) в водах России и сопредельных стран // РЖБИ. 2008а. № 2. С. 38–46.
- Ильин И.Н. Экология океанического обрастания в пелагиали. М.: Товарищество научных изданий КПК, 2008б. 242 с.
- Ильин И.Н., Алещенко Г.М. Первая версия модели биоценоза пелагического обрастания в тропиках // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. М.: Наука, 1992. С. 192–196.
- Ильин И.Н., Петросян В.Г. Проблемы и перспективы международного сотрудничества в изучении пелагического обрастания в Мировом океане // Тр. ВНИРО. 2010. Т. 149. С. 78–85.

- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisii tridentatus*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. М., 1967. Т. 85. С. 136–177.
- Фенева И.Ю., Будаев С.В. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, 2003. С. 35–48.
- Фенева И.Ю., Зилитинкевич Н.С. Зависимость демографических параметров и исхода конкуренции у ветвистых ракообразных от температуры // Экология. 2012. № 2. С. 112–117.
- Чухчин В.Д. Рапана (*Rapana bezoar*) на Гадаутской устричной банке // Тр. Севастопольской биологич. станции. Севастополь, 1961. Т. 14. С. 180–189.
- Alexandrov B., Zaitsev Yu. Chronicle of exotic species introduction into the Black Sea // The Black Sea ecological problems: Mat. Intern. Symp. OCNTI. Odessa, Ukraine, 2000. P. 14–19.
- Carlton J. T., Geller J. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms // Science. 1993. V. 261. P. 78–82.
- Dergunova N.N., Petrosyan V.G., Dgebuadze Y.Y. Priority targets for alien species control in Russia // J. Ecology and safety. 2012. V.6. P. 372–389.
- Evans F. Growth and maturity of the barnacles *Lepas hillii* and *Lepas anatifera* // Nature. 1958. V. 182, N 4644. P. 1245–1246.
- IMO Bulletin. To put an end to invasion of alien organisms as a result of their transportation with ballast water. October 1998. 21 p.
- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent and consequences // American Zoologist. 1997. V. 37. P. 621–632.

MODELING OF INVASION AND FORMATION OF PELAGIC COMMUNITIES OF FOULING ORGANISMS IN THE OCEAN

© 2013 Iljin I.N., Petrosyan V.G., Bessonov S.A., Dergunova N.N.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
119071, Moscow, Russia, e-mail: iniljin2@gmail.com

The modeling results of the ocean fouling biocenoses origin and development in pelagic zone are presented. The developed models take into account the most important interactions of the main organisms of fouling (the dominants are crustaceans Lepadidae) in typical for invasion regions and depths and at favorable and permanent enough abiotic environmental factors. The interaction of planktonic, settling down to substrate larvae of *Lepas* and *Conchoderma* (Lepadidae), biofouling organisms *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, most widespread predators – crabs *Planes minutus* and fishes is modeled in the form of differential equations. Computing experiments have shown that the rate of the density change in the different age groups of the *Lepas* и *Conchoderma* differs markedly. The influence of the predators on the *Conchoderma* is markedly higher than that on the *Lepas*. The greatest importance for biofouling organism density dynamics has their attractive influence on cyprids and predators in the water near the substrate. The models have shown that crabs and especially fishes are the strongest modifiers of biocenoses of ocean biofouling, restraining greatly an increase of the fouling organisms' number. Upon "expulsion" of the fishes in computing experiments the quantity of *Conchoderma* increases sharply and becomes similar in the value to the quantity of *Lepas*. Numerical experiments have demonstrated that most important factors limiting ocean fouling are the rate of Lepadidae larvae settling down to the substrate, "attractiveness" of the fouling organisms for predators, eating up of these animals by predators. The models are in good correlation with experimental data of oceanographic buoy polygons.

The use of mathematical models for the forecasting evaluations of biofouling organisms' invasion and further development of their biocenoses is very promising and can't be replaced by other methods of research. Analogical models can be developed for other communities and sea areas, for example, for the forecasting of hydrobiont invasions into the sea and freshwater waterbodies of Russia.

Kew words: ocean fouling, modeling, invasion, biocenose, Lepadidae.