ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 004.942

Математическое моделирование трёхвидовой системы «Chironomidae – Mnemiopsis – Beroe» с температурной зависимостью и пространственной диффузией

А.А. Писаренко
Донской государственный технический университет, г. Ростов-на-Дону, Российская Федерация

Аннотация
Разработана математическая модель динамики трех трофически связанных гидробионтов Черного моря — бентосных личинок комаров-звонцов Chironomidae, инвазивного гребневика-фильтратора Mnemiopsis leidyi и его облигатного хищника Beroe ovata. В модели учитываются емкость среды, температурная зависимость параметров, описываемая колоколообразной функцией и сезонной гармоникой, а также пространственная диффузия. Использована иерархия модельных представлений: двухвидовая система «жертва — хищник», трехвидовая модель с тремя сценариями питания Beroe, температурно-зависимая модификация и пространственная модель, основанная на уравнениях реакции-диффузии. Численное интегрирование выполнено методом Рунге — Кутты 4-го порядка и явной конечно-разностной схемой. Установлено, что строгая специализация Beroe снижает амплитуду колебаний Mnemiopsis на 60 %, а повышение температуры на 2 °C увеличивает ее равновесную численность на 25 %. Пространственная модель воспроизводит трехзонную структуру распределения видов. Программная реализация на языке Python обеспечивает погрешность численных методов не выше 0,12 %. Разработанная система может быть использована для прогнозирования вспышек численности Mnemiopsis и оценки последствий климатических изменений.

Ключевые слова: математическое моделирование, популяционная динамика, уравнения Лотки–Вольтерры, температурная зависимость, реакция-диффузия, *Chironomidae*, *Mnemiopsis, Beroe*, Чёрное море

Для цитирования. Писаренко А.А. Математическое моделирование трёхвидовой системы «Chironomidae – Mnemiopsis – Beroe» с температурной зависимостью и пространственной диффузией. *Молодой исследователь Дона*. 2026;11(5):65–70.

Mathematical Modeling of “Chironomidae – Mnemiopsis – Beroe” Three-Species System Based on Temperature Dependence and Spatial Diffusion

Anastasia A. Pisarenko
Don State Technical University, Rostov-on-Don, Russian Federation

Abstract
A mathematical model was developed to describe the population size dynamics of three trophically linked Black Sea aquatic organisms: benthic chironomid larvae *(Chironomidae)*, the invasive filter-feeding ctenophore *(Mnemiopsis leidyi)*, and its obligate predator *(Beroe ovata)*. The model took into account the carrying capacity, temperature dependence of the parameters (described by a bell-shaped function and a seasonal harmonic), and spatial diffusion. Hierarchical representation of models was used: a two-species “prey-predator” system, a three-species model with three feeding scenarios for *Beroe*, a temperature-dependent modification, and a spatial model based on reaction-diffusion equations. Numerical integration was performed using the fourth-order Runge-Kutta method and an explicit finite-difference scheme. It was found that narrow specialization of *Beroe* reduces the fluctuation amplitu0de in *Mnemiopsis* population by 60%, whereas a 2°C temperature rise increases its equilibrium population size by 25%. The spatial model reproduces a three-zone pattern of species distribution. The Python-based software ensures a numerical method error in proportion of no more than 0.12%. The developed system can be used for predicting *Mnemiopsis* population outbreaks and assessing the climate change effects.

https://mid-journal.ru

© Писаренко А.А., 2026

Keywords: mathematical modeling, population size dynamics, Lotka–Volterra equations, temperature dependence, reaction-diffusion, *Chironomidae, Mnemiopsis, Beroe,* the Black Sea

For citation. Pisarenko AA. Mathematical Modeling of "Chironomidae – Mnemiopsis – Beroe" Three-Species System Based on Temperature Dependence and Spatial Diffusion. *Young Researcher of Don.* 2026;11(5):65–70.

Введение. Черноморская экосистема в последние десятилетия подвергается нарастающей антропогенной нагрузке, последствия которой проявляются в перестройке видового состава, изменении биомассы отдельных групп организмов и нарушении сложившихся трофических связей [1]. Наиболее выраженные изменения произошли после вселения чужеродных видов в 1980–1990-х годах [2].

В рамках настоящей работы рассматриваются три трофически взаимосвязанные группы гидробионтов: бентосные личинки комаров-звонцов (*Chironomidae*), а также два вида гребневиков пелагиали — хищник-фильтратор *Mnemiopsis leidyi* и его облигатный хищник *Beroe ovata* [3]. Трофическая цепь «*Chironomidae — Mnemiopsis — Beroe*» объединяет бентосный и пелагический компоненты экосистемы [4].

Количественная оценка динамики указанных групп возможна с использованием математического моделирования, которое позволяет за ограниченное время проанализировать широкий диапазон сценариев, а также варьировать температурный режим, пищевую обеспеченность и интенсивность хищничества [5].

Цель работы — разработка автоматизированной системы моделирования динамики популяций *Chironomidae*, *Mnemiopsis* и *Beroe* на основе модифицированных уравнений типа «хищник–жертва» с учетом емкости среды, температурной зависимости параметров и пространственного распределения организмов.

Материалы и методы. В основу исследования положена модифицированная система уравнений Лотки — Вольтерры. Двухвидовая модель «*Chironomidae — Mnemiopsis*» имеет следующий вид [6]:

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}C}{\mathrm{d}t} = r_C C\left(1-\dfrac{C}{K_C}\right) - \alpha_{CM} C, \\ \dfrac{\mathrm{d}M}{\mathrm{d}t} = \beta_{MC}\alpha_{CM} CM - m_M M, \end{cases} \tag{1}$$

где r_C — удельная скорость роста *Chironomidae*; K_C — несущая ёмкость среды; α_{CM} — коэффициент эффективности потребления личинок *Mnemiopsis*; β_{MC} — безразмерный коэффициент конверсии биомассы жертвы в прирост хищника; m_M — коэффициент естественной смертности *Mnemiopsis*.

Трёхвидовая модель с участием *Beroe* (B) для сценария строгой пищевой специализации [7]:

$$\begin{cases} \dfrac{dC}{dt} = r_C C\left(1-\dfrac{C}{K_C}\right) - \alpha_{CM} CM, \\ \dfrac{dM}{dt} = \beta_{MC}\alpha_{CM} CM - \alpha_{MB} MB - m_M M, \\ \dfrac{dB}{dt} = \beta_{BM}\alpha_{MB} MB - m_B B, \end{cases} \tag{2}$$

где α_{MB} — коэффициент хищничества *Beroe* на *Mnemiopsis*; β_{MB} — коэффициент конверсии; m_B — смертность *Beroe*.

Температурная зависимость параметров введена через колоколообразную функцию с оптимумом [8]:

$$r(T) = r_{max} \times exp\left[-\frac{(T-T_{opt})^2}{2\sigma^2}\right]. \tag{3}$$

Сезонный ход температуры поверхностного слоя Чёрного моря аппроксимируется гармоникой [4]:

$$T(t) = T_{ср} + A\sin\left(\frac{2\pi t}{365} - \varphi\right), \tag{4}$$

где $T_{ср} \approx 15$ °C, $A \approx 8$ °C.

Пространственная модель построена на уравнениях реакции-диффузии в одномерном приближении вдоль координаты x от берега в открытое море [9]:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial C}{\partial t} = D_c \dfrac{\partial^2 C}{\partial x^2} + f_C(C,M), \\ \dfrac{\partial M}{\partial t} = D_M \dfrac{\partial^2 M}{\partial x^2} + f_M(C,M,B), \\ \dfrac{\partial B}{\partial t} = D_B \dfrac{\partial^2 B}{\partial x^2} + f_B(M,B), \end{cases} \tag{5}$$

где D_C, D_M, D_{BM} — коэффициенты горизонтальной диффузии; f_C, f_M, f_B — кинетические члены, соответствующие «точечной» трёхвидовой модели.

https://mid-journal.ru

Параметры модели обоснованы данными многолетних натурных наблюдений 2013–2025 гг. [3]. Базовые значения приведены в таблице 1.

Таблица 1

Параметры моделей динамики популяций

Параметр	Обозн.	Биологический смысл	Баз. значение (усл. ед.)	Диапазон (усл. ед.)	Источник
Скорость роста Chironomidae	r_C	Удельная скорость роста личинок	0,12	0,05–0,25	[2,7]
Ёмкость среды для Chironomidae	K_C	Предельная численность	100	50–200	[2,4]
Хищничество Mnemiopsis на Chironomidae	α_{CM}	Эффективность потребления личинок	0,005	0,001–0,015	[4]
Конверсия Mnemiopsis	β_{MC}	КПД усвоения биомассы жертвы	0,2	0,1–0,4	[1,4]
Хищничество Beroe на Mnemiopsis	α_{MB}	Эффективность потребления Mnemiopsis	0,008	0,002–0,020	[4]
Конверсия Beroe	β_{MB}	КПД усвоения биомассы Mnemiopsis	0,25	0,1–0,4	[1,4]
Смертность Mnemiopsis	m_M	Естественная убыль Mnemiopsis	0,05	0,02–0,15	[1,5]
Смертность Beroe	m_B	Естественная убыль Beroe	0,04	0,02–0,10	[2]
Оптимальная температура Mnemiopsis	$T_{opt}M$	Температура максимального размножения	23	20–26 °C	[5]
Оптимальная температура Chironomidae	$T_{opt}C$	Температурный оптимум развития личинок	19	16–22 °C	[7]
Коэффициент диффузии Chironomidae	D_C	Пространственная подвижность личинок	5×10^{-4}	10^{-4}–10^{-3}	[9]
Коэффициент диффузии Mnemiopsis	D_M	Пространственная подвижность	0,05	0,01–0,20	[9]
Коэффициент диффузии Beroe	D_{BM}	Пространственная подвижность	0,04	0,01–0,15	[9]

Численное интегрирование систем обыкновенных дифференциальных уравнений выполнено методом Рунге — Кутты 4–5-го порядка (*solve_ivp*, *scipy*) с абсолютной и относительной погрешностью 10^{-6} [11]. Пространственная задача решалась с применением явной конечно-разностной схемы и проверкой устойчивости по критерию Куранта—Фридрихса — Леви [12].

Результаты исследования. В работе сопоставлялись три сценария питания *Beroe*: строгая специализация на *Mnemiopsis*, расширенный рацион, включающий также потребление *Chironomidae*, и внутригильдийное хищничество. Начальные условия моделирования были заданы следующим образом: *Chironomidae* — 40 усл. ед., *Mnemiopsis* — 60 усл. ед., *Beroe* — 5 усл. ед., температура — 22 °C.

При строгой специализации (рис. 1) система демонстрирует затухающие колебания с последующим выходом на устойчивое равновесное состояние: *Mnemiopsis* ≈ 12 усл. ед., *Beroe* ≈ 8 усл. ед., *Chironomidae* ≈ 45 усл. ед. Амплитуда колебаний численности *Mnemiopsis* сокращается с 50 до 15 усл. ед., что соответствует снижению на 60 %. При расширенном рационе численность *Chironomidae* уменьшается ниже 5 усл. ед. к 80-м суткам, при этом система не достигает стационарного состояния. В связи с этим сценарий строгой специализации принят в качестве базового.

https://mid-journal.ru

Рис. 1. Трёхвидовая модель с *Beroe*

Анализ чувствительности проводился методом однофакторного варьирования. Наибольшее влияние на динамику *Mnemiopsis* оказывают три параметра: α_{MB}, α_{CM} и m_M. Удвоение α_{MB} снижает равновесную численность *Mnemiopsis* на 65 %. Увеличение α_{CM} на 50 % повышает численность *Mnemiopsis* на 40 %. Температурный оптимум $T_{opt}M$ показывает коэффициент чувствительности 0,35 (рис. 2).

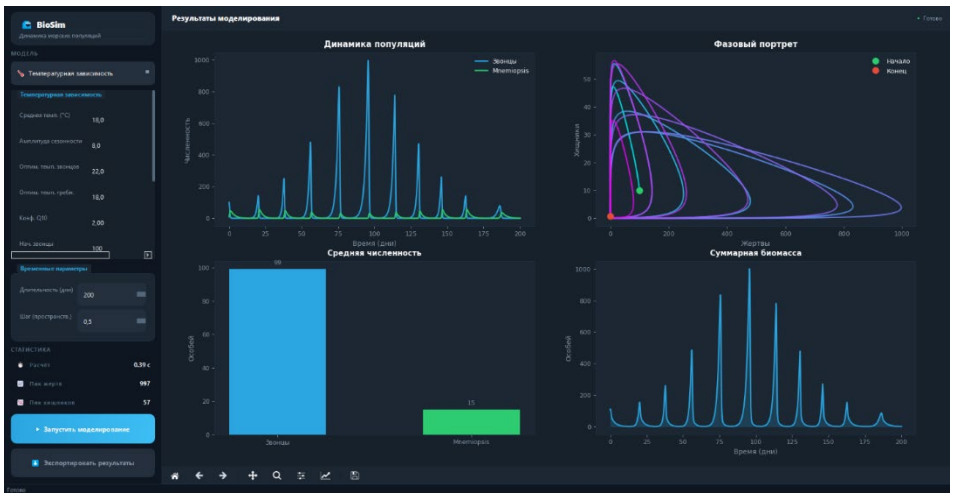

Рис. 2. Температурная модель

Пространственная динамика (рис. 3) рассчитана для разреза «прибрежная зона — открытое море» протяжённостью 100 км.

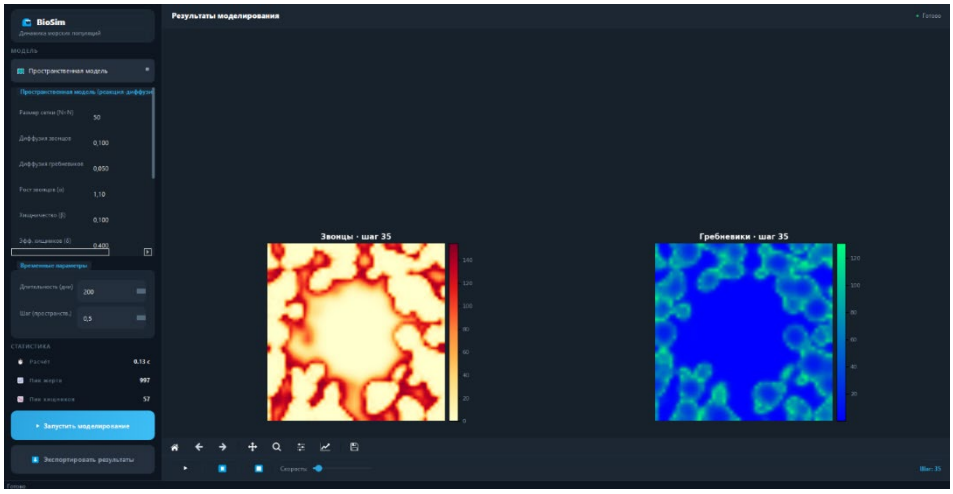

Рис. 3. Анимация пространственной модели

https://mid-journal.ru

К концу первого года расчетов на пространственной карте отчетливо выделяются три зоны. В прибрежной полосе (0–15 км) численность *Chironomidae* достигает 50–70 усл. ед., что характерно для эвтрофных биотопов. В переходной области (15–40 км) доминирующее положение занимает *Mnemiopsis* (20–25 усл. ед.), тогда как численность *Beroe* фиксируется на уровне 10–15 усл. ед. За пределами 40 км, в открытой части акватории, для всех трех групп отмечаются крайне низкие показатели — менее 5 усл. ед. Сходное зональное распределение неоднократно описывалось для крымского шельфа [4]. Это служит косвенным подтверждением адекватности разработанной модели [10].

Проверка численной схемы проведена на двух тестовых задачах — изолированном логистическом росте популяции и вырождении хищника. Отклонение расчетных значений от аналитических решений составило 0,12–0,2 %, а расхождение по равновесной численности с эталонными сценариями не превысило 5 %. При этом длительность одного расчетного прогона составляет не более 2–3 секунд, что делает алгоритм пригодным для выполнения многовариантных расчетов.

Заключение. Сопоставление результатов моделирования с многолетними рядами наблюдений (2013–2025 гг.) показало высокую степень сходимости. Сезонные пики численности *Mnemiopsis* регистрируются в июле–августе, а увеличение численности *Beroe* происходит с задержкой в 4–6 недель, что полностью согласуется с полевыми данными. Количественно установлено, что присутствие специализированного хищника верхнего трофического уровня снижает амплитуду колебаний численности жертвы на 60 %. Кроме того, при повышении температуры на 2 °C равновесная плотность *Mnemiopsis* возрастает на 25 %, что является существенным фактором при оценке климатических рисков.

Вместе с тем необходимо отметить ограничения предлагаемой модели. Диффузионный перенос описан без учета адвекции, температурные зависимости аппроксимированы простыми аналитическими выражениями, а шаг пространственной сетки остается фиксированным. Однако даже в таком виде модель может применяться в системах экологического мониторинга для оперативного прогнозирования вспышек численности *Mnemiopsis* и оценки последствий потепления в прибрежных водах.

В дальнейшем предполагаются интеграция расчетного ядра с ГИС-платформами для привязки к реальной батиметрии и полям течений, автоматическая калибровка параметров по спутниковым данным, а также адаптация метода к распределенным вычислительным средам с использованием федеративного обучения, что позволит задействовать более полные массивы данных без их централизации.

Список литературы

1. Зайцев Ю.П. *Введение в экологию Чёрного моря*. Одесса: Эвен; 2006. 221 с.

2. Shiganova TA, Dumont HJ, Sokolsky AF, Kamakin AM, Tinenkova D, Kurasheva EK. Population Dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and Effects on the Caspian Ecosystem. In: Dumont H, Shiganova TA, Niermann U. (Eds.). *Proceedings of the Conference "Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas". Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences. Vol 35.* Dordrecht: Springer; 2004. P. 71–111. https://doi.org/10.1007/1-4020-2152-6_3

3. Копий В.Г., Бондаренко Л.В. Макрозообентос мелководья юго-восточной части Каркинитского залива (Черное море). *Вопросы рыболовства*. 2021;22(1):34–48.

4. Finenko GA, Datsyk NA, Anninsky BE. State and Dynamics of Ctenophores Mnemiopsis leidyi and Beroe ovata on the Crimean Shelf of the Black Sea in 2013–2021. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2025;16:133–145. https://doi.org/10.1134/S2075111724700681

5. Кириллов А.Н. Периодическое управление биосообществом и гомеоморфизмы окружности. *Чебышевский сборник*. 2024;25(5):90–112. https://doi.org/10.22405/2226-8383-2024-25-5-90-112

6. Братусь А.С., Новожилов А.С., *Платонов А.П. Динамические системы и модели биологии.* 2-е изд. Москва: ФИЗМАТЛИТ; 2022. 400 с. URL: https://avmaksimov.ucoz.ru/_ld/1/109_-Bratus_A-Novoz.pdf (дата обращения: 01.06.2026).

7. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И., Аннинский Б.Е. Трофические взаимоотношения в планктонном сообществе Черного моря на современном этапе. *Экология моря.* 2006;71:50–54.

8. Kazmin AS, Shiganova TA. Role of the Variability of Abiotic Environmental Parameters in the Population Dynamics of Invasive Ctenophores in the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2024;15:54–62. https://doi.org/10.1134/S2075111724010065

9. Lindmark M, Anderson SC, Thorson JT. Estimating Scale-Dependent Covariate Responses Using Two-Dimensional Diffusion Derived from the Stochastic Partial Differential Equation Method. *Methods in Ecology and Evolution.* 2026;17(1):207–218. https://doi.org/10.1111/2041-210X.70177

10. Finenko GA, Romanova Z, Abolmasova GI, Anninsky BE, Pavlovskaya TV, Bat L, et al. Ctenophores-Invaders and Their Role in the Trophic Dynamics of the Planktonic Community in the Coastal Regions off the Crimean Coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology.* 2006;46(4):472–482. https://doi.org/10.1134/S0001437006040047

https://mid-journal.ru

11. Бахвалов Н.С., Жидков Н.П., Кобельков Г.М. *Численные методы*. 8-е изд. Москва: Лаборатория знаний; 2020. 637 с. URL: https://csc-knu.github.io/numerical-analysis/books/bahvalov-zhidkov-kobelkov-2015.pdf (дата обращения: 01.06.2026).

12. Самарский А.А. *Теория разностных схем.* 3-е изд. Москва: Наука; 1989. 616 с. URL: https://djvu.online/file/50MikKzaUyyL9 (дата обращения: 01.06.2026).

Об авторе:

Анастасия Алексеевна Писаренко, студент кафедры «Программное обеспечение вычислительной техники и автоматизированных систем» Донского государственного технического университета (344003, Российская Федерация, г. Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1), sstasitaa@gmail.com

Конфликт интересов: **автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.**

Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи.

About the Author:

Anastasia A. Pisarenko, Student of the Department of Software for Computing and Automated Systems, Don State Technical University (1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 344003, Russian Federation), sstasitaa@gmail.com

Conflict of Interest Statement: **the author declares no conflict of interest.**

The author has read and approved the final manuscript.