

## Математическая модель сезонной динамики биомасс фитопланктона в морской экосистеме

С. Я. Пак, А. И. Абакумов

*Институт автоматизации и процессов управления  
Дальневосточного отделения РАН, Владивосток*

В настоящее время особую актуальность приобретают задачи, связанные с оценкой биопродуктивности водоемов. В нашем случае речь идет о море или его районе. Типичным примером для нас является Охотское море. Отправной точкой в решении этих проблем является задача оценки первичной продукции, основу которой составляет фитопланктон. Его развитие зависит, в первую очередь, от условий внешней среды (фотосинтетически активная радиация, температура и т. п.) и от наличия элементов питания — биогенных соединений. Существенное значение имеет сезонный ход условий среды обитания. Он обуславливает немонотонную динамику биомассы фитопланктона: в течение вегетативного периода года фитопланктон несколько раз (два или более раз для морских районов средних широт России) резко увеличивает свою концентрацию с последующим ее спадом. Наша работа посвящена возможному механизму такой динамики, объясняемому математической моделью.

Для построения модели взаимодействия каких-либо компонент сообщества живых организмов традиционно используются балансовые соотношения экологии [1]. Суть этих уравнений состоит в отображении изменения во времени некоторого элемента экосистемы в зависимости от прочих ее компонент. Для построения такого рода соотношений, как правило, используют аппарат дифференциальных уравнений, от обыкновенных до уравнений в частных производных и интегро-дифференциальных уравнений. При моделировании динамики биомассы фитопланктона скорость роста микроорганизмов, как правило, лимитируется гиперболической зависимостью  $\mu = \frac{\mu_{\max} S}{K_s + S}$  согласно уравнению Михаэлиса—Ментен [2]. Здесь

$s$  — концентрация биогенного соединения (далее часто будем употреблять термин «биоген»),  $\mu_{\max}$  — максимально возможная скорость поглощения его фитопланктоном,  $k_s$  — константа полунасыщения, представляющая собой концентрацию биогена, при которой скорость роста фитопланктона равна половине максимальной. Для прояснения сути моделируемого механизма мы сознательно отойдем от этого классического описания к иным зависимостям. К этому нас принуждает логика построения модели.

## 1. Описание модели

Водная экосистема предусматривает достаточно обширное видовое многообразие растительных организмов и биогенных соединений. В качестве индексов для типов биогенных соединений выберем элементы некоторого множества  $A$ , а для видов фитопланктона — элементы некоторого множества  $B$ . Множества  $A, B$  включены в пространство с удобными для исследования свойствами. В примере ситуация будет упрощена до  $A = B = [0; 1] \subset R$  ( $R$  — множество действительных чисел), но в иных случаях может потребоваться более сложная конструкция.

Обсудим уравнение динамики масс биогенных веществ. Следуя [3], агрегировано опишем потребление биогенов фитопланктоном в процессе фотосинтеза и возврат минеральных веществ в результате разложения отмершей органики. Поскольку этот процесс разложения мы не учитываем, в уравнении динамики массы биогенных соединений присутствует только коэффициент возврата доли биогенов после разложения определенного вида фитопланктона и соответствующая скорость вымирания данного вида. Кроме того, балансовое соотношение учитывает коэффициент интенсивности потребления определенного биогенного соединения некоторым видом фитопланктона, а также значение массы соответствующего биогена, поступающего извне. В результате получаем следующее балансовое уравнение:

$$\frac{\partial x(t, \alpha)}{\partial t} = \int_B l(\theta, \alpha, \beta) m(\theta, \beta) y(t, \beta) d\beta - \int_B \omega(\theta, \alpha, \beta) x(t, \alpha) y(t, \beta) d\beta + Q(\theta, \alpha). \quad (1)$$

Здесь  $l(\theta, \alpha, \beta)$  — коэффициент пополнения биомассы биогенного элемента  $\alpha$  в результате вымирания фитопланктона вида  $\beta$  и переработки отмершей органики,  $m(\theta, \beta)$  — удельная скорость вымирания данного вида,  $y(t, \beta)$  — концентрация этого же вида в момент времени  $t$ . Параметр

$\theta = \theta(t)$  нормирован и означает состояние окружающей среды (например, нормированную температуру). При этом  $\omega(\theta, \alpha, \beta)$  — удельная скорость потребления биогенного соединения  $\alpha$  видом  $\beta$ ,  $x(t, \alpha)$  и  $y(t, \beta)$  — концентрации биогенного соединения  $\alpha$  и фитопланктона вида  $\beta$  в момент времени  $t$  соответственно. Через  $Q(\theta, \alpha)$  обозначена скорость поступления извне массы биогена  $\alpha$ .

Далее рассмотрим балансовое соотношение концентрации фитопланктона. Потребление биогена  $\alpha$  видом  $\beta$  фитопланктона происходит с удельной скоростью  $\omega(\theta, \alpha, \beta)$ . Тогда количество биогенов, потребляемых определенным видом фитопланктона, можно выразить через

$$\int_A k(\theta, \alpha, \beta) \omega(\theta, \alpha, \beta) x(t, \alpha) d\alpha.$$

Функция  $k(\theta, \alpha, \beta)$  обозначает долю биогена  $\alpha$ , идущую на рост биомассы фитопланктона вида  $\beta$ . Будем считать, что скорость прироста биомассы фитопланктона зависит только от температурного фона и от количества потребляемых биогенных элементов. Кроме того, на величину удельной биомассы влияет не только скорость ее роста, но и потери, неизбежно возникающие в процессе функционирования звена «фитопланктон — биогены» в общей экосистеме водоема. Помимо доли фитопланктона, отчуждаемой в результате естественной смертности, часть биомассы устраняется вследствие конкурентных взаимоотношений между различными видами фитопланктона. Таким образом, уравнение динамики концентрации фитопланктонных организмов вида  $\beta$  имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial y(t, \beta)}{\partial t} = & \int_A k(\theta, \alpha, \beta) \omega(\theta, \alpha, \beta) x(t, \alpha) y(t, \beta) d\alpha - \\ & - \int_B v(\theta, \beta, \gamma) y(t, \beta) y(t, \gamma) d\gamma - m(\theta, \beta) y(t, \beta). \end{aligned} \quad (2)$$

Здесь  $v(\theta, \beta, \gamma)$  — коэффициент конкуренции фитопланктона видов  $\beta$  и  $\gamma$  между собой.

## 2. Расчеты и результаты

Итак, общая концепция модели состоит в том, чтобы представить основные этапы взаимодействий биогенного комплекса с сообществом фитопланктона посредством балансовых соотношений (1) и (2). Численным

расчетом мы хотим прояснить, можно ли описать этой моделью характерную наблюдаемую сезонную динамику концентрации фитопланктона в дальневосточных морях (рис. 2). Эта динамика характеризуется двумя или тремя максимумами концентрации в течение вегетативного периода. Забегая вперед, можно сказать, что нам это удалось.

Прежде, чем перейти непосредственно к численному решению представленной системы интегро-дифференциальных уравнений, выясним аналитический вид коэффициентов, входящих в состав подинтегральных функций. Множества  $A$  и  $B$  выбираем в простом виде:  $A = B = [0; 1] \subset R$ . Время  $t$  измеряется в годах, расчет делается на один год:  $t \in [0; 1]$ ; цель состоит в имитации наблюдаемых сезонных особенностей динамики биомассы фитопланктона.

Функции  $l(\theta, \alpha, \beta)$  и  $k(\theta, \alpha, \beta)$  для простоты численного эксперимента выбраны тождественно равными единице. Это не противоречит их содержательному смыслу.

Коэффициент смертности  $\beta$  вида фитопланктона есть функция  $m$ , которая, помимо  $\beta$ , вообще говоря, зависит и от показателя температурных условий  $\theta$ . Тем не менее, мы посчитали допустимым пока пренебречь такого рода зависимостью, и аппроксимировать поведение функции естественной смертности параболой вида:

$$m(\theta, \beta) = m(\beta) = m_0 (\beta - \beta_0)^2 + \tilde{m}, \quad (3)$$

где  $\beta_0$  — некоторый вид фитопланктона, обладающий наименьшим показателем смертности,  $m_0$  — постоянный коэффициент,  $\tilde{m} \neq 0$  — постоянный показатель некоторой минимальной смертности, присущей всем видам фитопланктона.

Параметр  $\theta(t)$  имитирует изменение температурного фона в течение годового цикла. Следовательно, именно эта величина обеспечивает «сезонность» в общей динамике системы. Учитывая тот факт, что репродуктивная активность фитопланктона наблюдается не постоянно, а лишь на протяжении некоторого вегетативного периода, можно предположить, что функция  $\theta$  будет иметь параболическую или кусочно-линейную динамику. Считая  $\theta$  нормированной величиной, аппроксимируем ее динамику параболой вида:

$$\theta(t) = \theta_0 (t - t_1)^+ (t_2 - t)^+. \quad (4)$$

Функция  $\omega(\theta, \alpha, \beta)$  имитирует скорость потребления биогена  $\alpha$  фитопланктоном  $\beta$  при температурных условиях  $\theta$ . Будем считать, что пе-

ременные  $\alpha$  и  $\beta$  распределены таким образом, что чем ближе их значения друг к другу, тем выше скорость поглощения биогена  $\alpha$  фитопланктоном вида  $\beta$ . Тогда

$$\omega(\theta, \beta) = \omega_0(\theta, \beta)e^{-\omega_1(\alpha-\beta)^2}. \quad (5)$$

Здесь  $\omega_1$  — коэффициент, а  $\omega_0(\theta, \beta)$  — функция, имитирующая степень толерантности фитопланктона вида  $\beta$  к текущему показателю температурного фона  $\theta$ . Допустим, каждому виду фитопланктона соответствует диапазон значений  $\theta$ , равный  $[\theta_1(\beta); \theta_2(\beta)]$ , благоприятных для интенсивного роста. Тогда функцию толерантности  $\omega_0(\theta, \beta)$  можно аппроксимировать параболой вида

$$\omega_0(\theta, \beta) = \tilde{\omega}_0 \cdot (\theta - \theta_1(\beta))^+ (\theta_2(\beta) - \theta)^+, \quad (6)$$

где  $\tilde{\omega}_0$  — некоторый постоянный коэффициент,

$$\theta_j(\beta) = \theta_{j0}\beta + \theta_{j1}, \quad \theta_{j0} = \frac{1}{2}, \quad \theta_{11} = 0, \quad \theta_{21} = \frac{1}{2}, \quad j = \overline{1, 2}.$$

В формулах (4), (6) применено обозначение  $a^+ = \max\{0, a\}$  — индекс «+» вводится из тех соображений, что при попадании  $\theta$  за пределы диапазона благоприятных температур, рост соответствующего вида фитопланктона прекращается. Формулой (6) учитываем температурные предпочтения фитопланктона.

При моделировании функции притока биогенов извне  $Q(\theta, \alpha)$  целесообразно также пренебречь зависимостью от показателя температурных условий  $\theta$ , и в этом случае

$$Q(\theta, \alpha) = Q(\alpha) = Q_0(\alpha - \alpha_0)^2, \quad (7)$$

где  $Q_0$  — постоянная величина,  $\alpha_0$  — биоген, обладающий наименьшим показателем пополнения извне.

Вид коэффициента конкуренции  $v(\theta, \beta, \gamma)$  выбирается аналогично  $\omega$ :

$$v(\theta, \beta, \gamma) = v_0 \cdot e^{-v_1(\beta-\gamma)^2}. \quad (8)$$

Здесь  $v_0, v_1$  — постоянные коэффициенты.

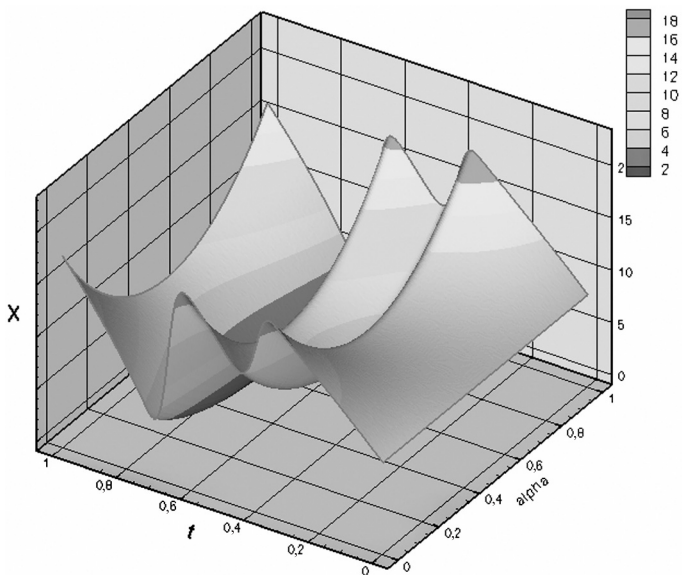


Рис. 1. Сезонная динамика масс биогенных соединений

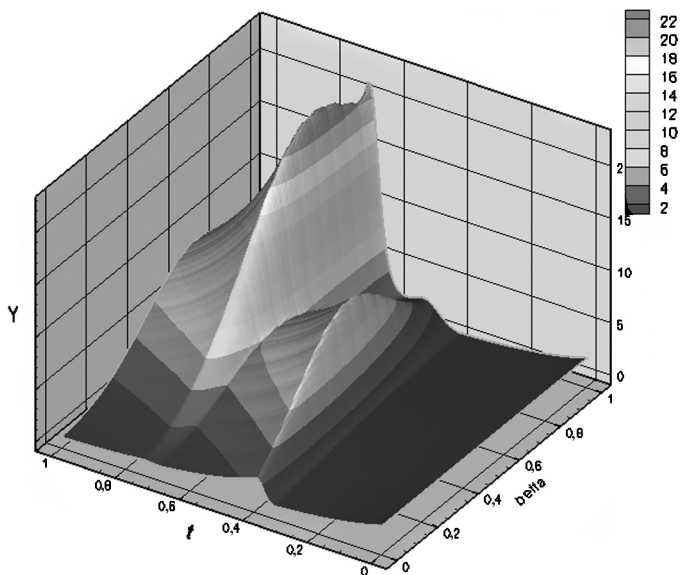


Рис. 2. Сезонная динамика биомасс фитопланктона

Исходными данными для расчетов являются начальные суммарные концентрации биомассы видов фитопланктона и концентраций биогенных соединений.

На рисунках 1, 2 приведен результат численного решения модели (1)–(2). Начальное приближение концентраций фитопланктона и биогенов выбрано в условных единицах:  $x(0, \alpha) = x_0(\alpha) \equiv 8$ ,  $y(0, \beta) = y_0(\beta) \equiv 2$ .

Значения констант в выражениях (3)–(8) выбраны из общих содержательных соображений:  $\alpha_0 = \beta_0 = 0.5$ ,  $m_0 = 10$ ,  $\omega_1 = 1$ ,  $\tilde{\omega}_0 = 100$ ,  $\nu_0 = 0.1$ ,  $\nu_1 = 1$ . Для функции  $\theta(t)$  (формула (4)) выбираем параметры  $t_1 = 1/3, t_2 = 3/4$  и для нормированности  $\theta(t)$  единицей берем  $\theta_0 = (24/5)^2$ . Величина  $Q_0 = 100$  означает значительный приток биогенов извне, что часто наблюдается в вегетативный период в действительности.

Из приведенных формул следует, что биогены со «средними» значениями  $\alpha$  потребляются больше, чем с «крайними» (рис. 1). В модели можно прописать и иные варианты потребления биогенов фитопланктоном.

В середине года максимум биомассы фитопланктона достигается за счет холоднлюбивых видов, во второй половине года — за счет теплолюбивых (рис. 2). Падение биомассы фитопланктона определяется дефицитом биогенов и межвидовой конкуренцией.

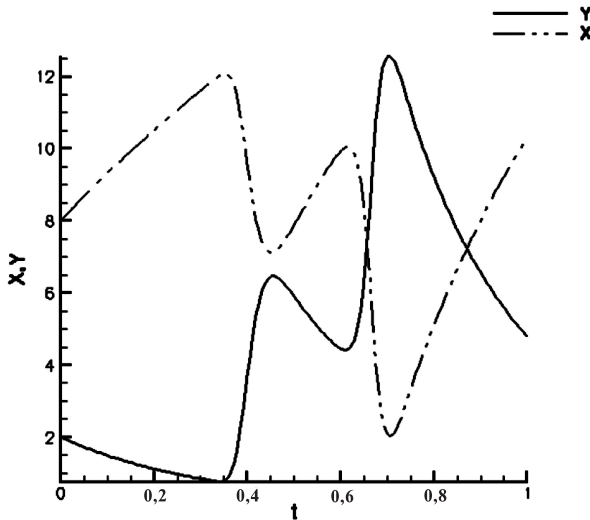


Рис. 3. Интегральная сезонная динамика масс биогенных соединений и фитопланктона

При возрастании биомассы фитопланктона масса биогенов уменьшается, а затем возрастает (рис. 3). Это связано с возрастанием потребления биогенов и последующим возрастанием притока биогенов за счет минерализуемой отмирающей органики. Дефицит биогенов и межвидовая конкуренция приводят к падению биомассы фитопланктона.

### 3. Заключение

Рис. 3 наглядно демонстрирует возможность объяснить сезонную динамику фитопланктона в водной экосистеме влияниями и взаимодействиями, учтенными в нашей модели (1)–(2). Эти факты следующие.

- Фитопланктон состоит из многих видов, имеющих различные интервалы толерантности по температуре. Есть холоднолюбивые виды, есть теплолюбивые. Этот факт является основой для появления нескольких максимумов биомассы в течение вегетативного периода.
- К ограничению биомасс и их спаду приводят лимитирование минеральными веществами (биогенами), конкуренция между видами и внутри видов фитопланктона.

Наши расчеты демонстрируют, что указанные причины могут приводить к наблюдаемой в природе динамике биомассы фитопланктона аналогичной той, что показана на рис. 3. При этом первый максимум биомассы фитопланктона возникает за счет холоднолюбивых видов, а второй — за счет теплолюбивых (рис. 2). Масса биогенов в целом уменьшается в течение вегетативного периода, но это уменьшение немонотонно из-за сложного и разнонаправленного взаимовлияния фитопланктона и биогенов. Введение бактериального блока позволит учесть время минерализации. Возможно, это позволит уточнить модельное описание процессов жизнедеятельности фитопланктона. Наше внимание к фитопланктону объясняется его определяющим значением для оценок биопродуктивности морей и их отдельных районов.

### Литература

1. *Абросов Н. С., Боголюбов А. Г.* Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1988. 333 с.
2. *Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г.* Физическое и математическое моделирование экосистем. С.-Петербург: Гидрометеоиздат, 1992. 363 с.
3. *Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.