

УДК 519.7

© 2011 г. **А.И. Абакумов**, д-р физ.-мат. наук,

С.Я. Пак, канд. техн. наук,

А.С. Симонов

(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток)

МОДЕЛЬ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА¹

Рассматривается модель динамики биомассы фитопланктона в зависимости от минерального питания. Функции роста и питания планктона представлены в двух вариантах на основе концепций стехиометрических соотношений и «клеточной квоты» Друпа. Изучены свойства решений, проведены вычислительные эксперименты с учетом изменчивости среды обитания.

Ключевые слова: математическая модель, фитопланктон, минеральное питание, динамика биомассы.

Введение

Динамика численности или биомассы фитопланктона определяется процессами фотосинтеза, состоящими в построении органического вещества из минеральных соединений. При этом используется солнечная энергия, происходит обмен кислородом и углекислотой с окружающей средой, растительные клетки выделяют продукты своей жизнедеятельности – разного рода метаболиты. В свою очередь метаболиты влияют на фитопланктон и другие живые организмы, являясь носителями информации и непосредственно представляя собой вредные или полезные для жизни различных организмов вещества. Фитопланктон активно выедается зоопланктоном, переходя этим и некоторыми другими путями в состояние отмершей органики (детрита). Детрит минерализуется бактериями, пополняя запас питательных веществ.

Из всего многообразия происходящих процессов своим влиянием на динамику биомассы планктона выделяются потребление минеральных питательных веществ и изменение их состава во внешней среде. Именно этому посвящена представленная модель.

Построение модели

Виды минерального питания разбиваются на группы соответственно информации о них и целям моделирования. Аналогичным образом фитопланктон подразделяется на группы видов по сходству основных таксономических харак-

¹ Работа поддержана грантом ДВО РАН, проект № 09-I-П2-02.

теристик. В модели выделены блоки фитопланктона, минеральных питательных веществ (биогенов) и отмершей органики (детрита).

Собственно процесс обмена между питательной средой и живой клеткой фитопланктона нуждается в более подробном рассмотрении. Очевидно, что направлен он на удовлетворение потребности клетки конкретного вида (или группы видов) в том или ином минеральном веществе. Однако однозначного представления о том, что считать потребностью клетки в некотором элементе питания, к настоящему времени не сложилось [1].

Известно, что зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата в среде описывается формулой Михаэлиса–Ментен:

$$m(x) = m^{(0)} \frac{x}{k + x}. \text{ Здесь } \mu^{(0)} - \text{максимальная скорость роста, } k - \text{константа полунасыщения, представляющая собой концентрацию субстрата } x, \text{ при которой скорость роста фитопланктона равна половине максимальной [2].}$$

Балансовые соотношения, построенные на этой зависимости, в простейшем случае подразумевают равенство скоростей прямой и обратной ферментативной реакции, а следовательно, – постоянство клеточного состава растительных организмов. Иная концепция связана с появлением данных, свидетельствующих о непостоянстве клеточного состава живых организмов [3]. Такой подход приводит к другой мере зависимости воспроизводства фитопланктона от количества минерального вещества (биогена), участвующего в реакции, а именно – от его количества в единице биомассы или в клетке фитопланктона.

Пусть биогены представлены M групп сходных веществ, на такое же количество групп делится отмершая органика. Фитопланктон представлен N групп биологически близких видов. Наличие биогенов в клетках фитопланктона описываем внутриклеточным содержанием (концентрацией) q_{ij} биогена группы i в клетке планктона группы j . За счет клеточной квоты мы можем отследить динамику питательных минеральных веществ по выделенным M группам. Скорость роста отдельного вида согласно принципу Либиха [2] ограничена скоростью роста наименее производительного субстрата (биогена). Потребление биогенов фитопланктоном осуществляется с удельной скоростью $v_{ij}(x, q)$, а рост фитопланктона происходит с удельной скоростью $\mu_j(q)$ в зависимости от вектора $x = (x_i)_{i=1}^M$ концентраций биогенов во внешней среде и вектора $q = (q_{ij})_{i,j=1}^{M,N}$ концентраций питательных веществ в клетках растений.

Модель минерального питания фитопланктона приобретает вид:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x}_i = r_i(z_i) - \sum_{j=1}^N v_{ij}(x, q) y_j \\ \dot{x}_j = m_j(q) y_j - m_j(y) y_j \\ \dot{y}_i = \sum_{j=1}^N m_j(y) q_{ij} y_j - r_i(z_i) \\ \dot{q}_{ij} = v_{ij}(x, q) - m_j(q) \cdot q_{ij} \end{array} \right. \text{ для } i = 1, \dots, M; j = 1, \dots, N. \quad (1)$$

Через y_j обозначена концентрация фитопланктона группы j . Вид уравнения динамики клеточной квоты в зависимости от скоростей роста фитопланктона и поглощения минерального вещества предложен в [4], формула $m_j(q) = \min_i m_{ij}(q_{ij})$ реализует принцип Либиха. Функции $m_j(y)$ описывают удельную скорость выбывания фитопланктона. Имеется в виду выедание фитопланктона (в основном, зоопланктоном) и другие процессы, переводящие фитопланктон в отмершую органику. Функции $r_i(z_i)$ описывают скорость деструкции органики до минеральных соединений бактериями-разлагателями.

Качественное исследование модели

Для понимания свойств модели (1) исследуем вопросы существования и устойчивости равновесных решений. Модель (1) замкнута по веществу: количество биогенных веществ каждой группы не меняется в процессе функционирования системы. Это условие налагает дополнительные связи на правые части систем дифференциальных уравнений. Получаются множества равновесных решений.

Утверждение. Пусть функции μ_{ij} , ν_{ij} , m_j , r_i определены и непрерывно дифференцируемы на множествах неотрицательных значений своих аргументов. Пусть, кроме того, функции μ_{ij} , m_j , r_i строго возрастают по своим аргументам, а функции ν_{ij} строго возрастают по x и строго убывают по q .

Тогда модель (1) имеет непустое множество положительных равновесных решений, определяемых системой

$$\left\{ \begin{array}{l} x_i + \sum_{j=1}^N q_{ij} y_j + z_i = c_i \\ m_j(q) - m_j(y) = 0 \\ \sum_{j=1}^N m_j(y) q_{ij} y_j - r_i(z_i) = 0 \\ \nu_{ij}(x, q) - m_j(q) \cdot q_{ij} = 0 \end{array} \right. , \quad (2)$$

координаты равновесий являются функциями вектора положительных параметров $c=(c_1, \dots, c_m)$.

Все эти равновесия локально устойчивы. При заданном начальном состоянии вблизи множества равновесий траектория системы асимптотически притягивается единственной, определенной этим начальным состоянием, точкой равновесия.

Иными словами, система уравнений (2) определяет аттрактор [5] для модели (1). Доказательство существования равновесий осуществляется преобразованием получаемых из системы (1) условий равновесности. При этом используются свойства замкнутости модели. Устойчивость равновесий доказывается линеаризацией правой части системы (1) в окрестности любого равновесия с последующим применением к матрице линеаризованного отображения необходимых и достаточных условий знак-устойчивости матрицы (теорема Квирка-Рупперта с нарушением цветового теста [6]).

Детализация модели

В зависимости от того, каким образом описан механизм пополнения клеточного состава биогенными веществами, возможны варианты детализации модели. Общими для них являются зависимости удельных скоростей поглощения минерального питания от содержания веществ во внешней среде

$$n_{ij}(q, x) = \bar{n}_{ij}(q) \frac{x_i}{k_{ij} + x_i} \quad (3)$$

(формула Михаэлиса-Ментен) и удельных скоростей отмирания фитопланктона

$$m_j(y) = m_j^{(0)} + m_j^{(1)} y_j \quad (4)$$

от его концентраций. Последняя формула отражает традиционные процессы естественной смертности и конкуренцию за неучтенные в моделях ресурсы жизнеобеспечения.

А теперь перейдем к двум вариантам дальнейшей детализации.

1. Стехиометрия. Первый вариант позволяет описать механизм клеточного обмена биогенным веществом во взаимодействии «фитопланктон – внешняя среда», сохраняя в качестве основополагающей зависимость Моно. Он основан на каноническом представлении о том, что в любой живой клетке молекулы различных химических элементов находятся в определенной пропорции, или в стехиометрических отношениях. Эти соотношения для M химических элементов можно обозначить $s_1:s_2:\dots:s_M$. Например, углерод, кремний, азот и фосфор соотносятся в веществе океанического планктона в среднем как 106:23:16:1. То есть на 1 атом фосфора приходится 16 атомов азота, 23 атома кремния и 106 атомов углерода. Это соотношение называют «соотношением Редфилда» («Redfield ratio») по имени американского океанолога А. Редфилда, выявившего его еще в 1930-х гг. [7,8]. Заметим, что группы питательных веществ в модели основываются на тех же химических элементах. Наша гипотеза состоит в том, что эти пропорции не являются инвариантными во времени, как указывалось выше, но клетки фитопланктона в ходе ферментативной реакции «стремятся» к их сохранению.

Скорости $\mu_{ij}(q)$ роста фитопланктона выбираем согласно формуле Михаэлиса-Ментен. Скорость $\bar{n}_{ij}(q)$ поглощения минеральных веществ должна обеспечивать стремление клеток поддержать стехиометрическое соотношение: $q_{1j}:q_{2j}:\dots:$

$q_{Mj} = s_1:s_2:\dots:s_M$. При этом $\sum_{i=1}^M s_i = 1$. Тогда при соблюдении этих соотношений

выполняются условия $\frac{q_{ij}}{s_i} = \frac{q_{kj}}{s_k} = l_j$ и $q_{ij} = l_j s_i$, $l_j = \sum_{i=1}^m q_{ij} = q_j$. При $q_{ij} = q_j s_i$

скорость $\bar{n}_{ij}(q)$ должна быть некоторой средней и убывать в окрестности. Такая средняя скорость должна предусматривать физиологическое насыщение:

$\bar{n}_{ij}(q) \Big|_{q_{ij}=q_j s_i} = n_j^0 \frac{(\bar{q}_j - q_j)}{\bar{q}_j}$. Здесь $\bar{q}_j = \sum_{i=1}^m q_{maxij}$ при q_{maxij} – максимальной концен-

трации биогенного вещества, которое может накопиться в клетке конкретной

группы видов. Убывание по q_{ij} гарантируется множителем $\frac{q_j s_i}{q_{ij}}$. Отсюда получаем формулы:

$$m_{ij}(q) = m_{ij}^{(0)} \frac{q_{ij}}{q_{ij}^{(0)} + q_{ij}}, \quad \bar{n}_{ij}(q) = v_j^{(0)} \frac{s_i}{q_{ij}} q_j \frac{(\bar{q}_j - q_j)}{\bar{q}_j}, \quad (5)$$

где $q_j = \sum_{i=1}^m q_{ij}$, $\bar{q}_j = \sum_{i=1}^m q_{\max ij}$.

Модель с зависимостями (5) далее будем называть *стехиометрической*.

2. Подход Друпа. В конце 60-х – начале 70-х гг. XX в. М.Друп предложил концепцию «клеточной квоты», на основе которой возникло иное формульное описание роста биомассы фитопланктона в зависимости от содержания питательных веществ в клетках [9]. Им же сформулированы соотношения, позволяющие отдельно описывать прямую и обратную реакции взаимодействия фитопланктона с биогенными элементами. Наблюдения и ряд лабораторных экспериментов [3] свидетельствуют о наличии в природе некоторого механизма самовосстановления клеточной квоты, который позволяет поддерживать рост фитопланктона в условиях биогенного «голодания» за счет внутриклеточного резерва или свободного пула того или иного вещества. Поскольку и этот запас исчерпаем, естественно ожидать гибели организма после его использования. Тем не менее, если свободный пул биогена достаточно велик, этого можно избежать, так как при отмирании части биомассы происходит ее разложение и выделение биогенных элементов обратно в среду, т.е. пополнение внешнего запаса питательных элементов. Очевидно, работой этого же механизма обуславливается феномен избыточного потребления биогенов, когда фитопланктон, «предвидя» возможный дефицит питания, сначала поглощает из среды почти весь запас субстратного вещества, а только потом начинается прирост биомассы.

Величины, фигурирующие при описании зависимости скорости роста от внутриклеточного содержания биогенных элементов, как правило, следующие: q – текущее содержание биогенного вещества в клетке, т.е. собственно клеточная квота, q_{\min} – минимальное содержание этого вещества в клетке. При достижении q_{\min} скорость роста биомассы становится нулевой: $m = m^{(0)} \frac{q - q_{\min}}{k + (q - q_{\min})}$. Коэффициенты $\mu^{(0)}$ и k имеют смысл максимальной скорости роста фитопланктона и константы полунасыщения соответственно.

Общепринятой зависимостью Друпа считают последнюю формулу, которая упрощается в связи с предположением, что минимальное клеточное содержание определенного биогенного элемента и константа полунасыщения по этому биогену равны [9]: $m = m^{(0)} \frac{q - q_{\min}}{q}$.

Функция, описывающая скорость поглощения биогенного вещества i клеткой фитопланктона группы j , зависит от внутриклеточных характеристик последнего, а также от концентрации соответствующего биогенного элемента в среде

(зависимость Моно). Вид этой функции предложен С.Э. Йоргенсенем [10]. Здесь, помимо минимального значения количества биогенного вещества, необходимого клетке, используется другая величина, а именно – максимальное количество элемента питания, которое может в ней накопиться – q_{max} . Конечный вид формул модели следующий:

$$m_{ij}(q) = m_{ij}^{(0)} \left(1 - \frac{q_{min\ ij}}{q_{ij}}\right), \quad \bar{n}_{ij}(q) = n^{(0)} \frac{q_{max\ ij} - q_{ij}}{q_{max\ ij} - q_{min\ ij}}. \quad (6)$$

Модель с зависимостями (6) далее будем называть моделью *Друпа*.

Влияние внешней среды

При исследовании влияния среды рассматриваем годовой промежуток времени. Введем функцию зависимости скорости роста планктона от условий внешней среды в одном из применяемых видов j $j(\theta, y) = j_0(\theta - \theta_1)^+(\theta_2 - \theta)^+$ (здесь и далее используется обозначение $a^+ = \max\{0, a\}$). Эту функцию часто называют функцией толерантности [8] к условиям среды, которые характеризуются обобщенным показателем $\theta \in [0; 1]$. Такая функция означает, что при попадании θ за пределы диапазона благоприятных условий рост соответствующего вида фитопланктона прекращается. В частности, θ может быть нормированным показателем температуры воды. При учете зависимости от условий среды функция j входит во все модели множителем при функциях роста μ .

В свою очередь изменение условий внешней среды опишем функцией $\theta(t) = \theta_0(t - t_1)^+(t_2 - t)^+$, где θ_0 – нормирующий множитель, а $[t_1; t_2]$ – временной промежуток благоприятных условий среды в течение года.

Параметрическое согласование моделей. Вычислительные эксперименты

Наша цель состоит в анализе свойств решений. Поэтому мы имитируем распространенное число групп планктона – три, а также минимальное количество групп минерального питания – две.

Численный эксперимент построен таким образом, чтобы выявить, как внутриклеточные характеристики растительных организмов влияют на динамику их биомассы. Взяты три условные группы фитопланктона, так чтобы рост первой из них лимитировался фосфором (P), второй – азотом (N), а третьей – предусматривал смену лимитирования в зависимости от состояния питательной среды. Формально это означает, что выбранная группа видов фитопланктона характеризуется большими максимальными и минимальными квотами по лимитирующим биогенным элементам. Третий же вид имеет наибольшие максимальные и наименьшие минимальные квоты по всем биогенным элементам. Такое описание лимитирования осуществлено на языке параметров модели Друпа. Для стехиометрической модели существенна только сумма максимальных квот, в остальном поведение диктуется стремлением к соблюдению стехиометрического соотношения $N:P = 16:1$. При этом первая группа видов планктона толерантна к низким значениям показателя θ состояния среды, вторая – к средним, третья – к высоким.

Согласование моделей определяется связями параметров. Формулы пересчета от стехиометрической (s) к модели Друпа (d) основаны на равенстве средних удельных скоростей роста $m_{ij}^{(s)}(\tilde{q}_{ij}) = m_{ij}^{(d)}(\tilde{q}_{ij})$ и средних для группы планктона удельных скоростей поглощения $\sum_{i=1}^m n_{ij}^{(ms)}(\tilde{q}_{ij}) = \sum_{i=1}^m n_{ij}^{(md)}(\tilde{q}_{ij})$ при средних значениях $\tilde{q} = 0.5(q_{\max} + q_{\min})$ клеточных квот. Единицы измерения: время – в сутках; концентрации – в г/м³; клеточные квоты – в г ресурса/г сырой биомассы планктона. На рис. 1 и 2 случаи а), б), в) соответствуют разным соотношениям азота и фосфора во внешней среде в начале эксперимента.

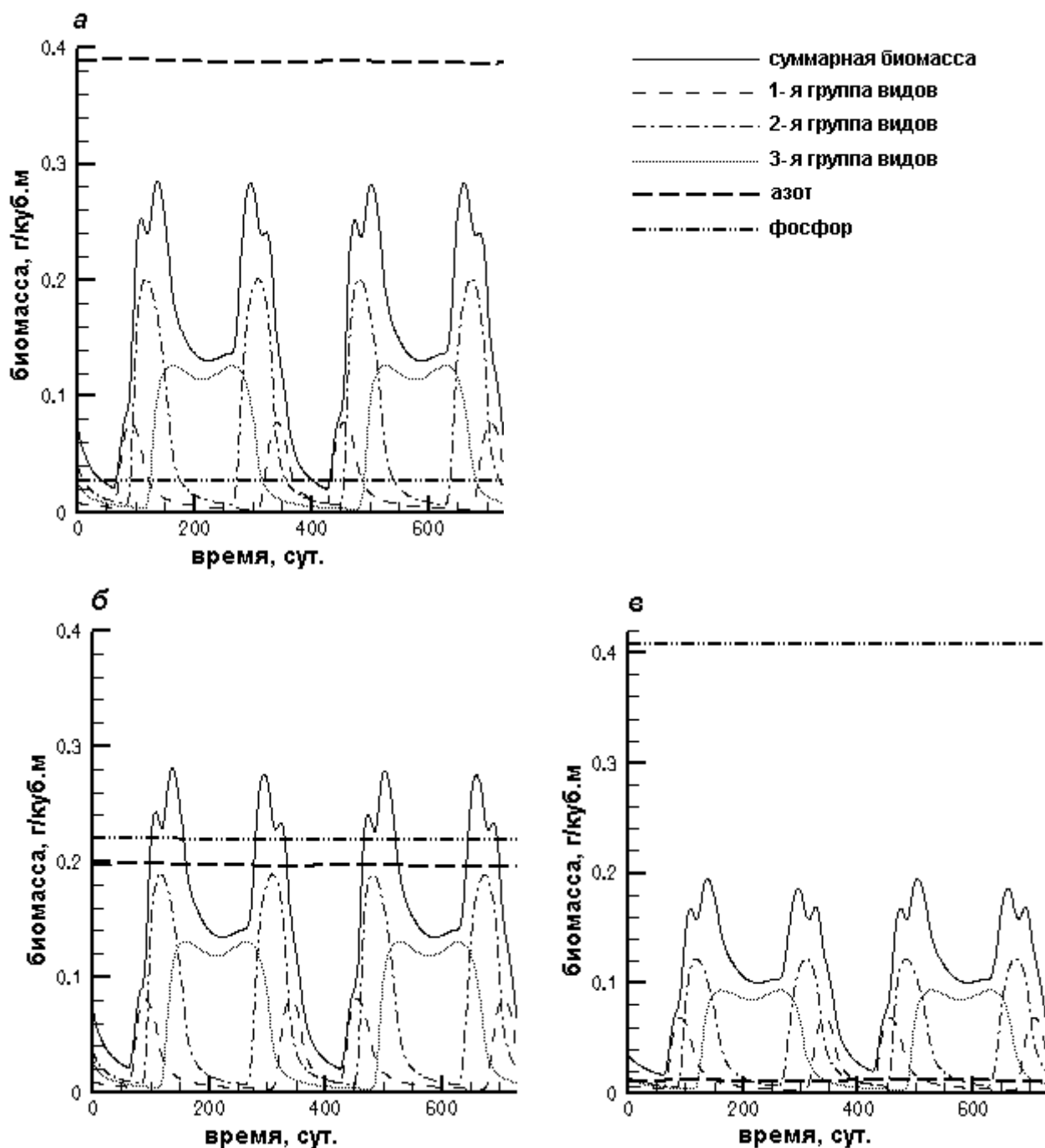


Рис. 1. Динамика биомасс трех групп видов фитопланктона и биогенных элементов в стехиометрической модели.

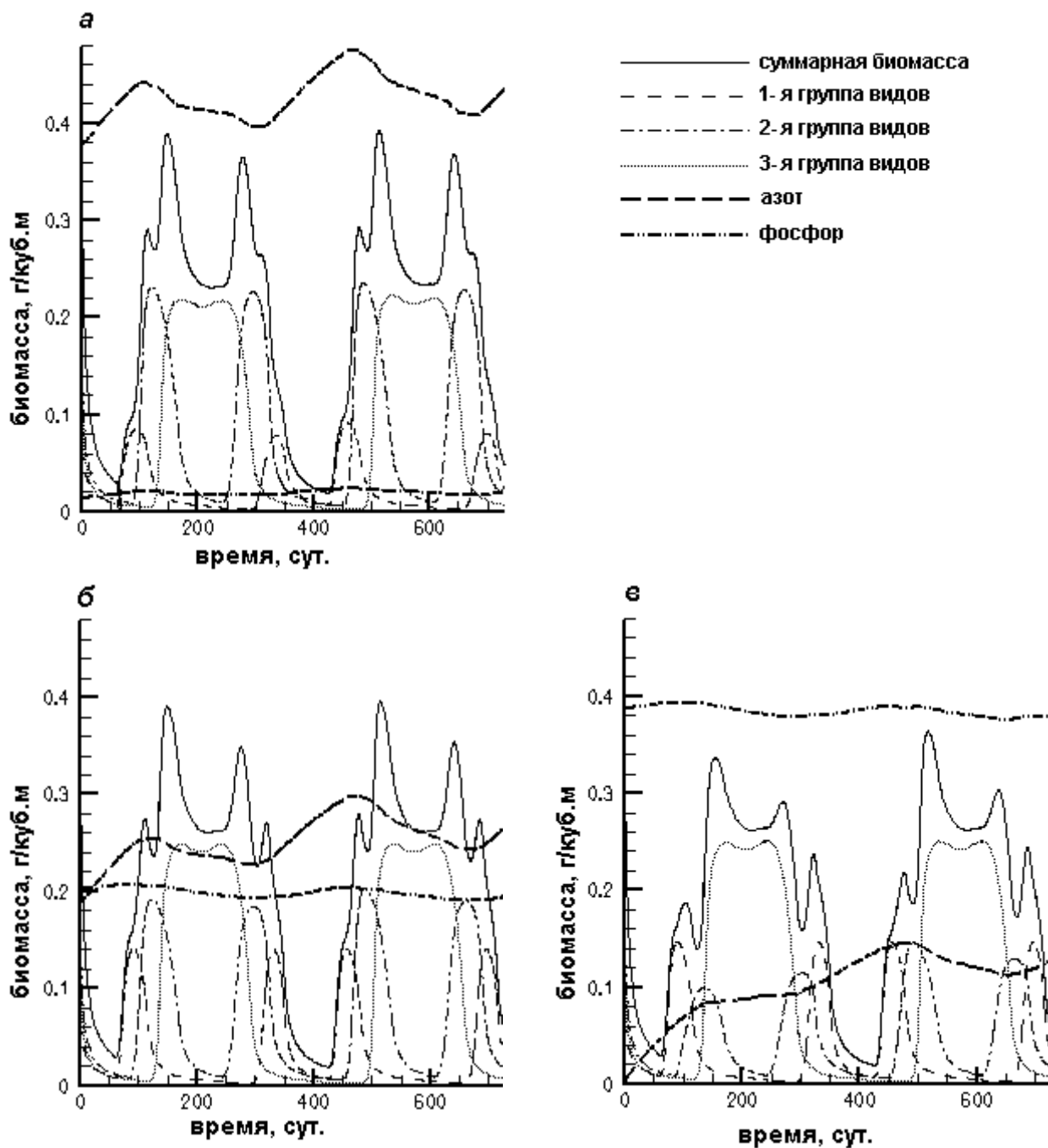


Рис.2. Динамика биомасс трех групп видов фитопланктона и биогенных элементов в модели Друпа.

В случае а) соотношение азотных и фосфорных веществ соответствует стехиометрическому, в случае б) оба элемента присутствуют в приблизительно равных количествах, а случай в) описывает ситуацию дефицита азотных соединений. На динамику групп видов фитопланктона влияет состояние среды, имеющее зимой низкие значения показателя θ , летом – высокие, с промежуточными значениями весной и осенью.

С учетом влияния внешней среды как стехиометрическая модель, так и модель Друпа демонстрируют два всплеска биомассы фитопланктона, соответствующие началу (ранняя весна) и завершению (середина осени) вегетативного пе-

риода. Но в условиях смены преобладающего питательного элемента стехиометрическая модель (рис. 1) сохраняет доминирование групп фитопланктонных видов. В ситуации в) азотного «голодания» наблюдается явное падение общей биомассы фитопланктона, поскольку толерантная к азоту группа видов не может потребить достаточное количество биогенного вещества из-за его дефицита во внешней среде, а виды, предпочитающее фосфорное питание, «стремятся» не нарушить стехиометрические пропорции. Если обратиться к динамике клеточных квот (здесь рисунок не приведен), то это им удастся лишь частично. И в природе стехиометрические пропорции чаще всего не соблюдаются [8]. Расчеты в стехиометрической модели показывают, что в значительной степени это может объясняться влиянием внешней среды и конкуренцией за питание

Модель Друпа (рис. 2) снимает подобные ограничения. Представленная динамика свидетельствует о том, что в условиях избытка определенного элемента питания доминирует вид, имеющий по данному элементу наибольшую максимальную и минимальную клеточные квоты. В условиях же, когда баланс масс всех элементов питания примерно одинаков, «побеждает» та группа видов, у которой степень превосходства максимальных квот над соответствующими минимальными – наибольшая. Это дает возможность сохранить некоторый уровень общей биомассы фитопланктона, хотя определенное ее снижение все же имеет место в условиях дефицита азота.

Большая гибкость модели Друпа определяет более высокие по сравнению со стехиометрической моделью концентрации планктона.

Заключение

Варианты динамической модели основаны на канонических представлениях о соотношениях веществ в составе клетки фитопланктонных организмов и на более поздних экспериментальных данных об изменении клеточного состава в процессе воспроизводства фитопланктона. Полученные результаты свидетельствуют о том, что механизм клеточного обмена минеральным веществом, описанный Друпом, играет стабилизирующую роль в развитии фитопланктонных сообществ, позволяя популяции в целом приспосабливаться к изменениям в характере минерального питания и реагировать на возникающий дефицит того или иного биогенного элемента. В этом смысле модель Друпа представляется более гибкой для описания динамики биомасс растительных организмов, нежели стехиометрическая модель. Тем не менее модель, основанная на концепции стехиометрических соотношений, может быть использована не менее эффективно для описания экосистем с устойчивым характером минерального питания.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Левич А.П., Булгаков Н.Г.* Потребности планктонных водорослей в субстратных и энергетических ресурсах среды: концепция и измерение. Эл.ресурс. [Дата обращения: 8.10.09]. URL: http://www.chronos.msu.ru/RREPORTS/levich_optimiz_structury_korm/3/Mon3.htm.
2. *Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.* Физическое и математическое моделирование экосистем. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1992.



3. *Фурсова П.В., Левич А.П.* Математическое моделирование в экологии сообществ // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов (обзорная информация ВИНТИ). Эл.ресурс [Дата обращения: 15.01.09]. URL: http://www.chronos.msu.ru/RREPORTS/fursova_matematicheskoe/fursova_matematicheskoe.
4. *Силкин В.А., Хайлов К.М.* Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука, 1988.
5. *Бабин А.В., Вишик М.И.* Аттракторы эволюционных уравнений. – М.: Наука, 1989.
6. *Логофет Д.О., Ульянов Н.Б.* Необходимые и достаточные условия знак-устойчивости матриц // Доклады АН СССР. –1982. – Т.264, №3. – С.542-546.
7. Комплексные исследования экосистемы Охотского моря / под ред. В.В.Сапожникова. – М.: ВНИРО, 1997.
8. *Йоргенсен С.Е.* Управление озерными системами. – М.: Агропромиздат, 1985.
9. *Droop M.R.* The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1974. – V.54. – P. 825-855.
10. *Jørgensen S.E.* A eutrophication model for a lake // J. Ecol. Model. – 1976. – Т.2. – P.147-165.

E-mail:

Пак С.Я. - packsa@iacp.dvo.ru

УДК 62-501

© 2011 г. **А.С. Девятисильный**, д-р техн.наук,

К.А. Числов, канд. техн. наук

(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток)

СПОСОБ ПОСТРОЕНИЯ ДВУХКОМПОНЕНТНОЙ ГРАВИИНЕРЦИАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ НА ОСНОВЕ ПРИНЦИПА Д’АЛАМБЕРА¹

Дано теоретико-механическое обоснование двухкомпонентного метода инерциальной навигации и приведены результаты численного исследования построенной на ее базе модели гравиинерциальной системы.

Ключевые слова: гравиметрия, инерциальная навигация, ньютонометр, гироскоп, вейвлет.

Введение

В настоящей статье в рамках общности теоретико-механических представлений о задачах инерциальной навигации и гравиметрии [1] предложена модель гравиинерциальной системы (ГИС/GIS), реализуемая на основе двухкомпонент-

¹ Работа выполнена при частичной поддержке грантами РФФИ-ДВО №09-01-98503-р_восток_a; ДВО РАН(№09-III-A-03-066 и №09-1-П29-02).