



УДК 004.657 УДК 519.8

© 2013 г. **А.И. Абакумов**, д-р физ.-мат. наук,  
**Ю.Г. Израильский**, канд. техн. наук

(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток)

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ГОДОВОГО ЦИКЛА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА В ОКЕАНЕ\*

Модель распределения фитопланктона в слое воды по глубине построена на основе уравнения «реакция-диффузия», учитывает основные влияющие факторы: минеральное питание, освещенность и температуру. Исследована динамика плотности биомассы фитопланктона при сезонных изменениях и других вариациях характеристик среды обитания.

**Ключевые слова:** математическая модель, фитопланктон, турбулентная диффузия, минеральное питание, освещенность, температура.

### Введение

Функционирование водных экосистем во многом определяется нижними трофическими уровнями. Биологическая продуктивность системы основана на продуктивности фитопланктона. Изучение фитопланктона представляет собой важную и интересную задачу. Сообщества микроорганизмов, и в частности фитопланктон, исследуются весьма интенсивно, в том числе и средствами математического моделирования [1].

Существенное значение для фитопланктона имеет его пространственное распределение, которое обладает высокой степенью неоднородности в воде и по горизонтали, и по вертикали [2]. Эта неоднородность определяется как внутри- и межвидовыми отношениями в фитопланктоне, так и условиями внешней среды. Среди влияющих факторов специалисты выделяют минеральное питание, т.е. те минеральные вещества, которые используются растительным организмом для создания органического вещества в процессе фотосинтеза. Перечень этих веществ обширен, но основную роль играют соединения на основе углерода, азота, фосфора и кремния [3]. Математические модели динамики биомасс микроорганизмов на основе изучения процесса потребления минеральных веществ имеют разную природу [1]. В частности, мы рассматривали модели минерального питания фитопланктона на основе концепции «клеточной квоты» М. Друпэ [4].

---

\* Работа поддержана грантом РФФИ, проект № 11-01-98517-р\_восток\_а, и грантом ДВО РАН, проект № 12-И-П15-02 по программе фундаментальных исследований Президиума РАН.

## Постановка задачи. Модель динамики биомасс

Рассматривается жизнедеятельность фитопланктона в вертикальном одномерном столбе воды, без ее направленного движения. В реальности этот столб воды в водоеме перемещается, искажается и перемешивается с другими. Все эти процессы мы оставили в стороне для анализа влияния экологических условий среды на жизнедеятельность фитопланктона. Гидрофизические эффекты в этом случае только искажают картину функционирования планктона. Оставив в стороне направленный перенос, считаем, что основную роль при перемещении веществ в воде играет диффузия. Фитопланктон и минеральные вещества пассивно перемещаются вследствие молекулярной и микротурбулентной диффузии. Микротурбулентная диффузия играет основную роль, коэффициенты турбулентной диффузии на несколько порядков больше, чем молекулярной [5]. От пространственного распределения фитопланктона существенно зависят первичная продукция и биопродуктивность водоема. В свою очередь, продуктивность фитопланктона в значительной мере определяется процессом потребления минеральных веществ при строительстве растительного организма в ходе фотосинтеза [6, 7]. Фотосинтез зависит от освещенности, точнее, фотосинтетически активной радиации (ФАР). Часто утверждается, что солнечного света для фотосинтеза всегда достаточно, но его ослабление в воде может быть разным, а это во многом определяет распределение фитопланктона в воде по глубине. Определенную регулирующую роль в жизненных процессах играет температура воды. Таким образом, из факторов окружающей среды мы учитываем минеральное питание, освещенность и температуру.

Модель описывает динамику биомасс основных видов фитопланктона в зависимости от условий внешней среды и при учете пространственного распределения по глубине в столбе воды. Рост массы фитопланктона происходит в процессе фотосинтеза. Энергия солнца и минеральные вещества в водной среде – основные источники пополнения биомассы. Поэтому мы учитываем освещенность поверхности океана и ее распределение  $I(t,x)$  по глубине  $x$ . Все процессы рассматриваются во времени  $t$ . Через  $z(t,x)$  обозначена плотность массы минеральных веществ. Плотность биомассы фитопланктона по глубине  $x$  обозначена  $y(t,x)$ . Изменение биомассы фитопланктона зависит и от температуры  $\theta(t,x)$  водной среды. Глубина измеряется в метрах, время – в сутках, плотности веществ и организмов – в г/м<sup>3</sup>, освещенность измеряется в (моль фотонов)/(м<sup>2</sup> сутки), температура – в градусах Цельсия. Различные варианты моделей динамики биомасс фитопланктона предлагаются и исследуются регулярно [8, 9]. Наша модель основана на уравнении «реакция-диффузия» [10] и является нелинейной в своей функциональной части:

$$\begin{cases} \frac{\partial y}{\partial t} = k \frac{\partial^2 y}{\partial x^2} + \mu(z, I, \theta)y - e(y)y, \\ \frac{\partial z}{\partial t} = k \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} - \gamma\mu(z, I, \theta)y + \beta\gamma e(y)y, \\ \frac{\partial I}{\partial x} = -\alpha(y, z)I. \end{cases} \quad (1)$$

Минеральные вещества и планктон перемещаются за счет микротурбулентной диффузии с коэффициентом  $k$ . Параметр  $\alpha(y,z)$  означает удельную скорость затухания света в воде. Функционирование фитопланктона описывается параметрами удельной скорости  $\mu(z,I,\theta)$  роста биомассы фитопланктона за счет потребленных минеральных веществ и удельной скорости  $e(y)$  элиминации биомассы фитопланктона из-за выедания зоопланктоном и иных причин смертности. Параметр  $\beta$  характеризует долю возвращаемых минеральных веществ при отмирании органики после бактериального разложения, а параметр  $\gamma$  – усредненную долю учтенных минеральных веществ в растительных организмах.

Функция удельной скорости роста на основе гипотезы о независимости выделенных влияющих факторов приобретает вид:

$$\mu(z, I, \theta) = \mu_0 \cdot \mu_z(z) \cdot \mu_I(I) \cdot \mu_\theta(\theta). \quad (2)$$

Зависимость от минеральных веществ представляется классической гиперболой Михаэлиса-Ментен  $\mu_z(z) = \frac{z}{(z_0 + z)}$  [11]. Зависимость от освещенности принята в аналогичном виде:  $\mu_I(I) = \frac{I}{(I_0 + I)}$  [3].

Зависимость скорости роста от температуры представлена в экспоненциальном виде  $\mu_\theta(\theta) = \exp\left(-\frac{(\theta - \theta_{opt})^2}{2\tau^2}\right)$ . Эта формула отражает концепцию «интервала толерантности» зависимости роста биомассы фитопланктона от температуры [3]. Удельная скорость элиминации фитопланктона принята постоянной:  $e(y) = e_0$ , что соответствует общим взглядам на описание естественной смертности особей в популяциях [12]. Удельная скорость  $\alpha(t, x, y, z)$  ослабления освещенности учитывает влияние общей мутности воды, а также затенение планктоном и минеральными веществами:  $\alpha(t, x, y, z) = \alpha_0 + \alpha_1 y + \alpha_2 z$ .

### Моделирование годового цикла

Рассматривается годовой цикл ( $t \in [0, T]$ ,  $T = 365$  суток) жизнедеятельности фитопланктона в вертикальном столетровом столбе воды  $x \in [0, x_m]$  при  $x_m = 100$  м. В таблице приведены численные значения основных параметров модели. В основном они взяты из работ [13, 14], а значения приемлемых и оптимальных температур выбраны на основе данных о дальневосточных морях [15 – 17].

Предполагаем, что в столетровом слое вмещается фотическая зона, т.е. фотосинтез фитопланктона происходит не ниже столетровой глубины. Это соответствует приведенному в таблице коэффициенту ослабления света [13].

Годовой ход температур на поверхности моря моделируется функцией:  $\theta_1(t) = \frac{\theta_{min} - \theta_{max}}{2} \cos \frac{2\pi t}{T} + \frac{\theta_{min} + \theta_{max}}{2}$  при  $\theta_{max} = 16$ ,  $\theta_{min} = 4$ . Это соответствует зимней температуре  $4^\circ\text{C}$  и летней температуре  $16^\circ\text{C}$  в поверхностном слое воды. При моделировании распределения температуры по глубине мы ориентировались на публикацию [18], где указан профиль температур.

Обозначение	Наименование	Единицы измерения	Значение
$x_m$	Глубина фотического слоя	м	100
$K$	Коэффициент турбулентной диффузии	$\text{м}^2 \text{сут}^{-1}$	10.0
$\mu_0$	Максимальная удельная скорость роста фитопланктона	$\text{сут}^{-1}$	0.96
$e_0$	Удельная смертность фитопланктона	$\text{сут}^{-1}$	0.1
$z_0$	Константа полунасыщения для питательных веществ	$\text{г м}^{-3}$	4.0
$I_0$	Константа полунасыщения для освещенности	моль фотонов $\text{м}^{-2} \text{сут}^{-1}$	6.0
$\gamma$	Доля учтенных минеральных веществ в фитопланктонных организмах	–	0.2
$\beta$	Доля возвращаемых после минерализации веществ	–	0.75
$\alpha_0$	Ослабление света	$\text{м}^{-1}$	0.045
$\alpha_1$	Ослабление света фитопланктоном	$\text{г}^{-1} \text{м}^2$	0.018
$\alpha_2$	Ослабление света минеральными веществами	$\text{г}^{-1} \text{м}^2$	0.010
$\Theta_{max}$	Температура на поверхности моря летом	град. С	16
$\Theta_{min}$	Температура на поверхности моря зимой	град. С	4
$\Theta_{opt}$	Оптимальная температура для фитопланктона	град. С	12
$\tau$	Допустимое среднеквадратичное отклонение температуры от оптимальной	град. С	12

При кусочно-линейной аппроксимации это приводит к функции:

$$\theta(t, x) = \begin{cases} \theta_1(t), & 0 \leq x \leq x_1(t), \\ \theta_{\min} + \frac{x_2(t) - x}{x_2(t) - x_1} (\theta_1(t) - \theta_{\min}), & x_1(t) \leq x \leq x_2(t), \\ \theta_{\min}, & x_2(t) \leq x \leq \bar{x}. \end{cases}$$

Границы для переходов определяются формулами:

$$x_1(t) = \frac{\bar{x} - x_0}{2} \cos \frac{2\pi t}{T} + \frac{\bar{x} + x_0}{2}, \quad x_2(t) = \frac{\bar{x} - \tilde{x}_0}{2} \cos \frac{2\pi t}{T} + \frac{\bar{x} + \tilde{x}_0}{2},$$

при  $x_0 = 20$  и  $\tilde{x}_0 = 30$ .

Такое описание функции температуры определяет максимальную температуру в верхнем слое и минимальную – в глубине. В то же время зимой максимальная и минимальная температуры совпадают, а летом возникает термоклин. В нашем случае он моделируется скачком температур на глубинах 20 – 30 м.

Сезонные изменения освещенности поверхности водоема также моделируются с ориентацией на средние широты северного полушария:

$$I_0(t) = I_{\min} + (I_{\max} - I_{\min}) \cdot 4(t/T)(1 - t/T),$$

при  $I_{\min} = 20$ ,  $I_{\max} = 60$ . Последние значения взяты из океанографических описаний и данных спутникового зондирования для районов дальневосточных морей России [15 – 17]. Учтено также, что суточная освещенность зимой примерно в три раза меньше летней за счет сокращения дня и более низкого положения солнца над горизонтом.

Граничные условия в базовом варианте записаны как отсутствие обмена океана с атмосферой  $\left. \frac{\partial y}{\partial x} \right|_{x=0} = 0$ ,  $\left. \frac{\partial z}{\partial x} \right|_{x=0} = 0$ , наличие минеральных веществ на нижней границе ( $z(t,x)=z_m$  при  $z_m=2$ ) и отсутствие миграции фитопланктона через нижнюю границу  $\left. \frac{\partial y}{\partial x} \right|_{x=x_m} = 0$ . Таким образом, минеральные вещества поступают снизу, а также появляются в толще воды после минерализации отмершей органики. Они, как и планктон, пассивно перемещаются вследствие диффузии. При имитации выпадения минеральных веществ из атмосферы на поверхность водоема граничные условия соответствующим образом модифицируются описанием потока поступающего вещества.

Моделируется годовой цикл жизнедеятельности фитопланктона с учетом сезонных изменений условий среды обитания. На рисунках ниже по осям буквой  $t$  обозначено время в годах, буквой  $x$  – глубина в метрах. Единицы измерения других характеристик приведены в таблице (стр. 17). Временной промежуток – пять лет, за который устанавливается сбалансированное устойчивое состояние системы.

Модельное распределение температуры демонстрирует летнюю зону скачка (термоклин) и более равномерное распределение температуры вне термоклина и в остальное время года (рис. 1). Освещенность в отличие от температуры зависит от состояния фитопланктона из-за затенения им света. На рис. 1 показана освещенность для расчета (рис. 2, 3). Освещенность поверхности также сезонно меняется в течение года. На рис. 1 – 3 представлен базовый расчет установления сбалансированного состояния в сезонно меняющихся условиях внешней среды.

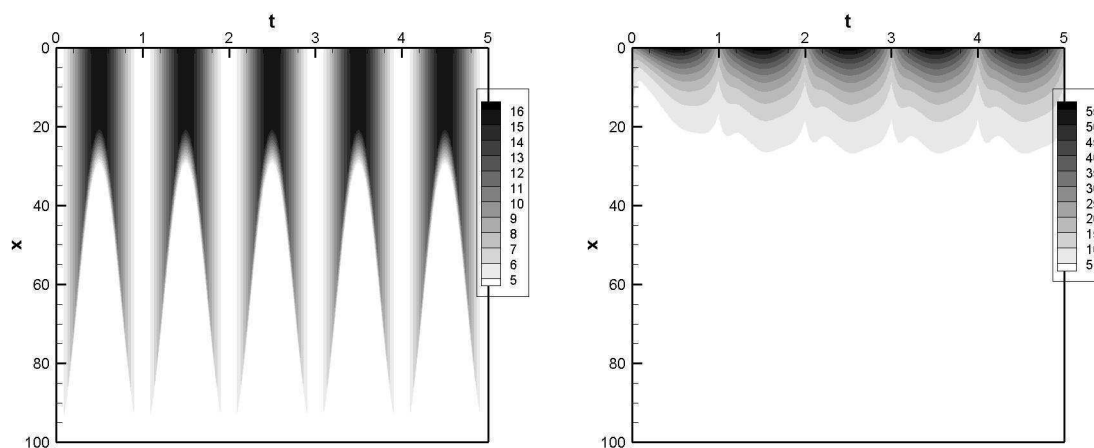


Рис. 1. Распределение температуры (слева) и освещенности (справа) по глубине.

Достаточный для фотосинтеза уровень освещенности наблюдается до глубины около 30 м. Это приводит к тому, что фитопланктон располагается не глубже 30-40 м (рис. 2, справа). Температура незначительно лимитирует развитие фитопланктона, так как ее влияние согласно функции толерантности по температуре невелико и с весны до осени прогрев вод по глубине достаточен (рис. 1, слева). Вначале задано избыточное количество минеральных веществ по всей глубине (рис. 2, слева), со временем, по мере установления сбалансированного состояния,

концентрации веществ снижаются, особенно у поверхности, где они интенсивно потребляются планктоном.

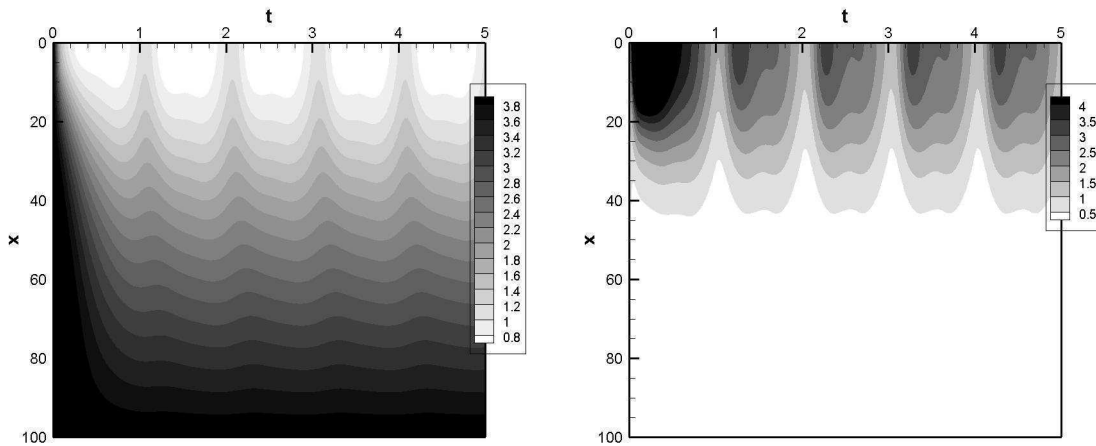


Рис. 2. Концентрация минеральных веществ (слева) и плотность биомассы фитопланктона (справа).

В установившемся режиме фитопланктон имеет повышенные концентрации весной и осенью, а летом и зимой наблюдается уменьшение его концентраций (рис. 1, справа, рис. 3, слева). Зимой это связано с низкими температурами (рис. 1, справа), а летом – с дефицитом питательных веществ в верхнем слое воды. Дефицит питательных веществ в приповерхностном слое до глубины в 20 м определяет локальный минимум концентраций фитопланктона летом (рис. 3, справа). Заметные концентрации фитопланктона наблюдаются до глубин 30 – 40 м. Такие ограничения связаны с недостатком света на больших глубинах (рис. 1, справа).

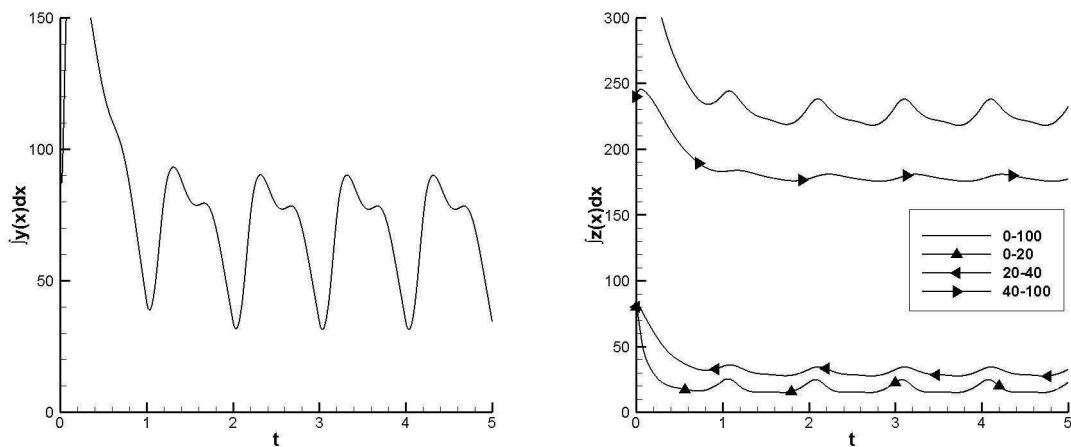


Рис. 3. Биомасса фитопланктона под единицей поверхности (слева,  $г/м^2$ ) и масса минеральных веществ под единицей поверхности для глубин 0 — 20 м, 20 – 40 м и 40 – 100 м (справа,  $г/м^2$ ).

Установившуюся динамику основных параметров моделируемых процессов для последнего года расчетов назовем базовой. Дальнейшие вариативные расчеты будем проводить в сравнении с этой базовой динамикой сезонных изменений за один год.

Далее проведем ряд модельных экспериментов как с параметрами, характеризующими влияние внешней среды, так и с изменением характеристик среды. Результаты будем сравнивать с последним пятым годом (рис. 1 – 3), показывающим

установившийся режим. Результаты экспериментов тоже будем демонстрировать для устанавливающегося режима одного года.

### Модельные эксперименты. Вариации параметров

Все параметры модели определены с некоторой погрешностью. Кроме того, для разных географических зон сложившийся фитопланктонный комплекс имеет разные характеристики. При этом, конечно, варьируют и условия среды. Поэтому рассмотрим в компьютерных экспериментах реакции решений в модели (1) на изменения некоторых параметров. Наиболее слабо определимыми являются параметры  $\alpha$  ослабления освещенности. В литературе можно найти оценки коэффициентов затухания света в воде с различием на порядок [13, 19]. Мы сделали небольшую вариацию коэффициентов затухания света и получили нетривиальный эффект. При уменьшении коэффициента затухания в два раза свет проникает глубже, и наибольшие концентрации фитопланктона наблюдаются весной на глубинах 30 – 50 м (рис. 4, слева). Здесь становится достаточно света для фотосинтеза и в то же время больше, чем при поверхности, питательных веществ. Нам неизвестно, наблюдается ли такой эффект в природе, но он весьма вероятен. При увеличении параметров  $\alpha$  в два раза концентрации фитопланктона уменьшаются, и он остается группирующимся в приповерхностной зоне (рис. 4, справа).

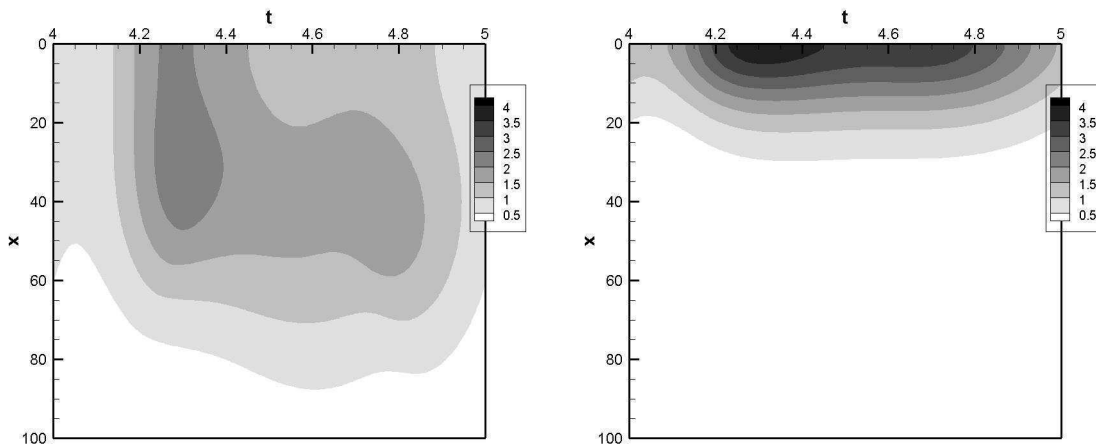


Рис. 4. Концентрации фитопланктона при уменьшении (слева) и увеличении (справа) параметров  $\alpha$  в два раза.

Следующий эксперимент связан с вариацией зависимости от температуры. Ослабим зависимость функционирования фитопланктона от температуры воды: параметр  $\tau$  уменьшим и увеличим в два раза. Это означает увеличение и уменьшение в два раза интервала толерантности по температуре (рис. 5). Оптимум  $\theta_{opt}$  температуры для фитопланктона меньше максимальной годовой температуры. На вопрос, что же будет, если эти характеристики совпадут, отвечает рис. 6. Проведенные вариативные расчеты показывают, что поведение моделируемой системы соответствует качественным описаниям для океанических районов. Изменение концентраций фитопланктона по глубине соответствует известным качественным описаниям для Мирового океана [2].

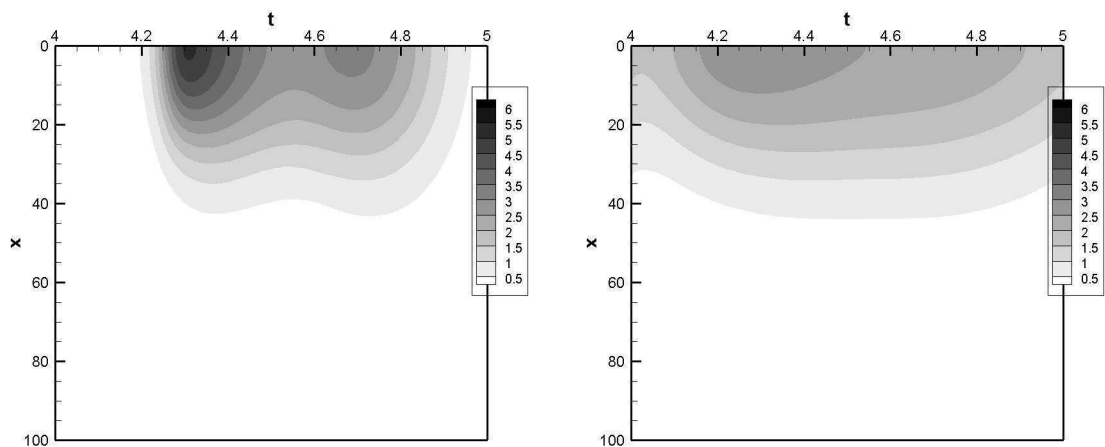


Рис. 5. Интервал толерантности по температуре уменьшен (слева) и увеличен (справа) в два раза по сравнению с базовым расчетом.

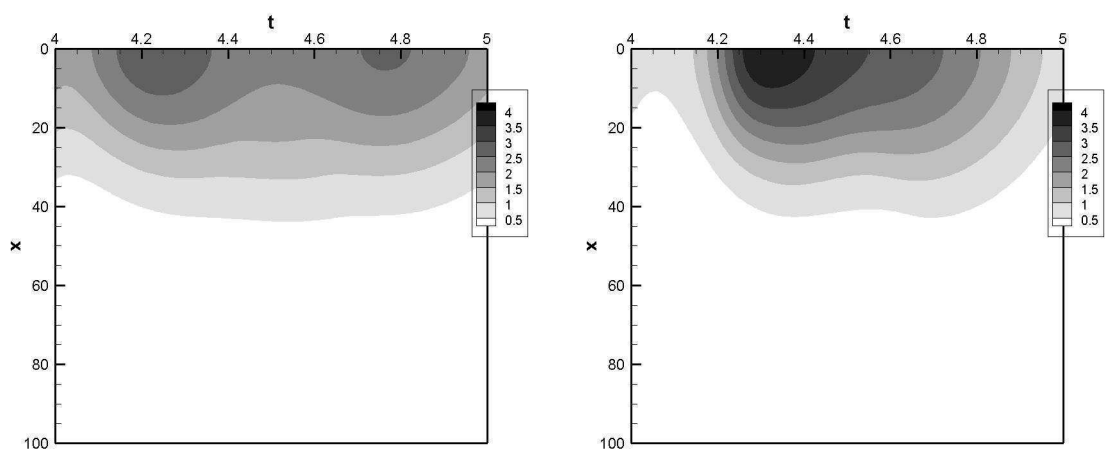


Рис. 6. Температурный годовой максимум  $\theta_{opt}$  равен температурев  $8^{\circ}\text{C}$  (слева) и  $16^{\circ}\text{C}$  (справа).

### Анализ влияния внешней среды

Проанализируем влияние вариаций среды обитания на динамику концентраций фитопланктона в течение года по сравнению с базовой динамикой (рис. 1 – 3, последний год расчета).

Предположим, из-за какого-либо природного или техногенного явления уменьшилась прозрачность атмосферы. Уменьшение освещенности на 20% и даже 50% оказывает незначительное воздействие на плотность биомассы фитопланктона в течение года. Это означает, что света на поверхности всегда достаточно, существенен вопрос о распределении освещенности по глубине.

Следующий эксперимент связан с вариацией температуры. Эта вариация отражает происходящее повышение температуры на Земле. Оказалось, что увеличение наибольшей годовой температуры  $2^{\circ}$  и даже на  $4^{\circ}$  приводит к незначительному изменению плотности биомассы фитопланктона.

Ввиду незначительности изменений эксперименты с освещенностью и температурой мы не снабдили рисунками. Картина сезонных изменений почти не отличается от базового расчета. Это говорит об устойчивости системы по отношению к возможным вариациям параметров среды обитания.



Следующий эксперимент описывает выпадение летом из атмосферы осадка минеральных веществ. По сценарию в течение недели летом четвертого года на поверхность моря оседает значительное количество минеральных веществ. Это количество веществ приблизительно равно 25% содержания их во всем столбе воды (рис. 7).

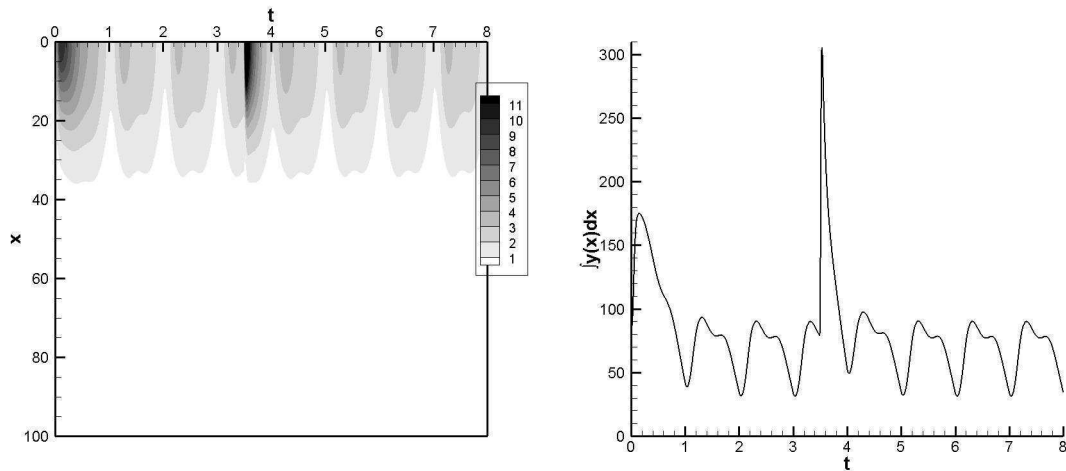


Рис. 7. Плотность распределения (слева) и количество (справа) фитопланктона при осадке на поверхность водоема минеральных веществ (осадок равен  $100 \text{ г/м}^2$ , или 25% первоначального содержания минеральных веществ в столбе воды).

Фитопланктон оказывается весьма стабильным по отношению к внешним воздействиям, в том числе в виде значительного повышения концентрации питательных веществ на поверхности. Весьма значительный вброс из атмосферы на поверхность минеральных веществ приводит к локальной по времени и пространству вспышке концентраций фитопланктона. Затем динамика возвращается к базовой (см. рис. 1 – 3).

### Заключение

При исследовании пространственно-временной динамики фитопланктона нами учитывались основные влияющие факторы: минеральное питание, освещенность поверхности водоема и температура воды. Минеральное питание является плотностно-зависимым фактором, его влияние особенно отчетливо проявляется летом: именно питание ограничивает рост концентрации фитопланктона. Дефицит питательных веществ летом определяет спад содержания фитопланктона в верхних слоях воды. Свет удерживает фитопланктон в верхних слоях, где возможен фотосинтез. Температура является пассивно влияющим, контролирующим фактором среды. Существенно на жизнедеятельность фитопланктона в норме она не влияет, но в экстремальных условиях может оказать значимое воздействие.

Рассчитанная базовая динамика концентраций фитопланктона и других параметров системы служит ориентиром для сравнения и оценки возможных последствий для системы при вариациях условий среды. Модель предназначена для анализа жизнедеятельности фитопланктона с использованием разнородных данных о среде обитания. С помощью модели проведен анализ откликов фитопланктона на состояние среды обитания.

Обнаруженная устойчивость результатов к вариациям параметров модели и характеристик внешней среды свидетельствует о достаточной грубости модели. В наибольшей степени ее грубость обеспечивается пространственной распределенностью планктона. Дальнейшие исследования должны показать, адекватна ли эта устойчивость реальной стабильности фитопланктона в природных условиях или она лишь отражение свойств модели (1). В условиях неопределенности и неточности данных о водных экосистемах грубость модели – необходимое условие ее работоспособности.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Murray J.D.*. Mathematical Biology. An Introduction. – New York: Springer, 2002.
2. *Мусеев П.А.* Биологические ресурсы Мирового океана. – М.: Агропромиздат, 1989.
3. *Йоргенсен С.Э.* Управление озерными системами. – М.: Агропромиздат, 1985.
4. *Droop M.R.* The nutrient status of algal cells in continuous culture // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* – 1974. – Vol.54. – P. 825-855.
5. *Озмидов Р.В.* Диффузия примесей в океане. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1986.
6. *Williams P.J.B.* Phytoplankton productivity. – New York: J. Wiley and Sons Ltd., 2007.
7. *Силкин В.А., Абакумов А.И., Паутова Л.А.* Математическая модель структуры фитопланктонного сообщества северо-восточной части Черного моря // *Наука Кубани.* – 2010. – № 4. – С. 35 – 39.
8. *Allen J.I., Polimene L.* Linking physiology to ecology: towards a new generation of plankton models // *Journal of plankton research.* – 2011. – Vol. 33, N 7. – P. 989–997.
9. *Wallhead P.J., Martin A.P. and Srokosz M.A.* Spatially implicit plankton population models: transient spatial variability // *Journal of Theoretical Biology.* – 2008. – Vol. 253, N 3. – P. 405-423.
10. *Cantrell R.S., Cosner C.* Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. – Chichester: J. Wiley and Sons Ltd., 2003.
11. *Monod J.* The growth of bacterial cultures // *Ann. Rev. Microbiology.* – 1949. – Vol. 111, N 2. – P. 371-394.
12. *Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978.
13. *Ryabov A.B., Rudolf L., Blasius B.* Vertical distribution and composition of phytoplankton under the influence of an upper mixed layer // *Journal of Theoretical Biology.* – 2010. – Vol. 263. – P. 120-133.
14. *Tanaka Y., Mano H.* Functional traits of herbivores and food chain efficiency in a simple aquatic community model // *Ecological Modelling.* – 2012. – Vol. 237-238. – P. 88-100.
15. *Добровольский А.Д., Залогин Б.С.* Моря СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1982.
16. *Шокин Ю.И., Пестунов И.А., Смирнов В.В. и др.* Распределенная информационная система сбора, хранения и обработки спутниковых данных для мониторинга территорий Сибири и Дальнего Востока // *Журнал Сибирского федерального университета. Серия "Техника и технологии".* – 2008. – Т. 1, № 4. – С. 291-314.
17. *Fu G., Baith K.S., McClain C.R.* SeaDAS: The SeaWiFS DataAnalysis System // *Proceedings of "The 4th Pacific Ocean Remote Sensing Conference".* – Qingdao, 1998. – P. 73-79.
18. *Thorpe S.A.* Encyclopedia of Ocean Sciences: Elements of Physical Oceanography. – London: Academic Press, 2009.
19. *Mann K.H., Lazier J.R.N.* Dynamics Of Marine Ecosystems Biological–Physical Interactions in the Oceans. – Oxford UK: Blackwell Publishing, 2006.

*E-mail:*

*Абакумов Александр Иванович – abakimov@iacp.dvo.ru;*  
*Израильский Юрий Григорьевич – izrailsk@iacp.dvo.ru.*