



УДК 519.8

© 2014 г. С.Я. Пак, канд. техн. наук,

А.И. Абакумов, д-р физ.-мат. наук

(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток;
Дальневосточный федеральный университет, Владивосток)

МОДЕЛЬНЫЙ СПОСОБ ВОССТАНОВЛЕНИЯ СОСТОЯНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ВЕРТИКАЛЬНОМ СТОЛБЕ ВОДЫ ПО СПУТНИКОВЫМ ДАННЫМ О ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ

Предложены модели функционирования фитопланктона в неподвижном столбе воды. На основании численного решения одной из предложенных моделей и данных дистанционного зондирования представлено вертикальное распределение биомассы фитопланктона, построена многолетняя динамика усредненных показателей первичной продукции во всем фотическом слое, произведен оценочный расчет годовой первичной продукции акватории Японского моря.

Ключевые слова: математическая модель, фитопланктон, спутник, дистанционное зондирование, первичная продукция, ассимиляционная функция.

Введение

Одним из индикаторов экологического состояния некоторого водного объекта является показатель его продуктивности. Продуктивность в целом определяется первичной продукцией, т.е. объемами ее выработки продуцентами, находящимися на нижних трофических уровнях. Для морских и водных экосистем основным таким продуцентом является фитопланктон. Изучение биологических механизмов, лежащих в основе его жизнедеятельности, представляет собой этап, без которого построение оценок и прогнозов продуктивности водной составляющей биосферы вряд ли возможно. Нам представляется, что вникнуть в суть упомянутых механизмов можно лишь при тесной интеграции биологической и математической науки. Большое количество работ посвящено моделированию биологических процессов, подкрепленных результатами натуральных измерений или экспериментов, в том числе лабораторного характера [1]. Ценность этих исследований велика, но, к сожалению, нельзя не обратить внимания на то, что данные, полученные искусственными или контактными методами, носят ограниченный, локальный характер. Распространение выработанных в результате методик на значительные по площади природные водные объекты вызывает большие, подчас неразрешимые, сложности.

Перспективным представляется направление, связанное с разработкой ма-

тематических моделей функционирования фитопланктонных сообществ, основанное на данных дистанционного зондирования [2 – 4]. Методы получения спутниковой информации уступают подспутниковым измерениям в характеристиках точности, но обладают несомненным преимуществом в плане охвата наблюдаемых территорий и количества данных, получаемых в единицу времени. Это открывает огромные дополнительные возможности для изучения растительных водных сообществ и значительно расширяет спектр разрабатываемых математических моделей.

Помимо проблем преодоления не всегда удовлетворительного уровня точности данных, полученных с околоземных спутников, встает задача, заложенная в самой природе методов дистанционного зондирования. Связана она с тем, что посредством применения космических спектрорадиометров осуществляется мониторинг больших по площади территорий, в том числе и водных объектов, но фиксируемая информация касается исключительно поверхностного слоя [2, 4]. Процессы, происходящие в толще воды, остаются доступными для исследования либо контактными методами, либо с помощью математического аппарата, нацеленного на построение модели биологических процессов таким образом, чтобы параметры ее решения удовлетворяли условию использования спутниковой информации в качестве начальных или краевых условий [5 – 9].

Как известно, продуктивность водного района напрямую зависит от концентрации хлорофилла «а» [10]. Носителем этого пигмента является фитопланктон, который неоднородно распределен по глубине. Это распределение носит выраженный сезонный характер, что обусловлено динамикой распределения минеральных веществ, освещенности и температуры воды по глубине, особенно в летние месяцы. Кроме того, немалое значение имеет видовой состав фитопланктона. Основная доля растительной биомассы локализуется на глубине, где создается благоприятное для доминирующих видов соотношение содержания минеральных веществ, освещенности и температуры. Такая локализация не всегда происходит в приповерхностном слое, следовательно, хлорофилл, который синтезируется в фитопланктоне, сконцентрированном на более низких горизонтах, может не регистрироваться со спутника. Вертикальные модели распределения фитопланктона позволяют восстановить весь объем его удельной биомассы под единицей площади. Полученное решение, в свою очередь, делает возможным построение оценок содержания хлорофилла в фитопланктоне, на которых базируются расчеты первичной продукции в районах, доступных для обработки методами дистанционного зондирования.

Материалы и методы

Интерпретация спутникового сигнала представлена числовыми массивами, в которых содержится информация о концентрациях хлорофилла «а», температуре и фотосинтетически активной радиации в поверхностном слое воды. Данные за пятилетний период, с 2008 г. по 2012 г., предоставлены Центром коллективного пользования регионального спутникового мониторинга окружающей среды ИА-ПУ ДВО РАН, Владивосток [3]. В ходе численного исследования вертикальной

модели были использованы литературные данные о сезонных вариациях концентраций биогенов в Татарском проливе Японского моря [11]. Для моделирования значений минеральных веществ на остальной акватории предложена некоторая функция, зависящая от координат наблюдаемой точки (широта и долгота). При выборе функции мы руководствовались общей теоретической концепцией обогащения фотосинтетического слоя биогенными элементами [12], согласно которой «...прибрежные районы с дивергенцией проходящих вблизи течений являются наиболее насыщенными минеральным питанием» [1, с.70]. Для Японского моря – это северо-западная часть вдоль побережья России, где проходит холодное Приморское течение. Восточные и южные районы характеризуются более выраженным дефицитом минерального питания.

Модели динамики биомасс

Базовый вариант модели имитирует основные механизмы жизнедеятельности фитопланктона в неподвижном вертикальном одномерном столбе воды. В реальности этот столб воды в водоеме перемещается, искажается и перемешивается с другими. Тем не менее описание данных процессов намеренно не включено в систему балансовых уравнений, поскольку гидрофизические эффекты искажают картину функционирования собственно планктона. Модель не учитывает явления направленного переноса и базируется, главным образом, на эффекте микротурбулентной диффузии [13, 14]. Уравнения модели отражают динамику биомассы фитопланктона $y(t,x)$ в зависимости от минерального питания – $z(t,x)$, фотосинтетически активной радиации (ФАР) – $I(t,x)$ и температуры водной среды – $\theta(t,x)$. Эти величины зависят от момента времени t , измеряемого в сутках, и глубины x , измеряемой в метрах. Базовый вариант модели имеет следующий вид [9]:

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

Функция μ описывает удельную скорость роста биомассы фитопланктона, основанную на гипотезе о независимости выделенных влияющих факторов. Она имеет вид:

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

Здесь $\mu_z(z) = \frac{z}{(z_0 + z)}$ – зависимость скорости репродукции фитопланктона от плотности минеральных веществ [15]; $\mu_I(I) = \frac{I}{(I_0 + I)}$ – зависимость скорости от освещенности [16]; $\mu_\theta(\theta) = \exp\left(-\frac{(\theta - \theta_{opt})^2}{2\tau^2}\right)$ – зависимость ее от температуры

среды, в которой происходит воспроизводство растительных организмов [9]. Функция $e(y)$ выражает скорость элиминации фитопланктона и в простейшем случае имеет вид: $e(y) = e_0$. Параметры z_0 и I_0 выражают собой константы полусыщения по минеральному питанию и освещенности соответственно, θ_{opt} имеет смысл оптимальной для фитопланктона температуры, τ характеризует среднеквадратичный разброс приемлемых температур.

В свою очередь, динамика биогенных элементов зависит от того, какую долю составляют учтенные минеральные вещества в растительных организмах – параметр γ , а также какова скорость возврата их в систему после бактериального разложения – параметр β .

Удельная скорость $\alpha(y, z)$ ослабления освещенности линейно учитывает влияние общей мутности воды и затенение планктоном, минеральными веществами: $\alpha(y, z) = \alpha_0 + \alpha_1 y + \alpha_2 z$.

Стационарная модель

Для восстановления состояния фитопланктона в вертикальном столбе воды по спутниковым данным о поверхности используем стационарный вариант модели (1). В предположении зависимости y, z, I, θ только от глубины x , а не от времени t получаем следующую систему уравнений:

$$\begin{cases} \frac{d^2 y}{dx^2} = \frac{1}{k} [e(y) - \mu(z, I, \theta)] y, \\ \frac{d^2 z}{dx^2} = \frac{\gamma}{k} [\mu(z, I, \theta) - \beta e(y)] y, \\ \frac{dI}{dx} = -\alpha(y, z) I. \end{cases} \quad (3)$$

Модель превращается в систему обыкновенных дифференциальных уравнений второго и первого порядка. Тогда спутниковую информацию о поверхностных значениях y, I и θ можно использовать для формирования левых граничных условий в виде:

$$I(0) = I_0, \quad y(0) = y_0, \quad \left. \frac{\partial y}{\partial x} \right|_{x=0} = 0, \quad \left. \frac{\partial z}{\partial x} \right|_{x=0} = 0.$$

Наличие минеральных веществ на нижней границе становится правым граничным условием: $z(\bar{x}) = \tilde{z}_0$. Таким образом, возникает краевая нелинейная задача, решение которой связано с теоретическими и вычислительными трудностями [17].

Модель на основе функции приспособленности

Базовая модель (1) основана на балансовых уравнениях. Стратегия ее решения состоит, главным образом, в поиске некоторого равновесного состояния и выделении условий, при котором равновесие достижимо [9, 17]. Такого рода ис-

следования значительно осложняются тем, что параметры равновесных состояний во многом определяются начальными и краевыми условиям функционирования системы. Определить исходные значения большинства параметров, как правило, очень сложно, как и достичь удовлетворительной точности при их определении. Поэтому основной акцент в решении данной задачи приходится на изучение модельных особенностей поведения системы.

На базе модели (1) можно построить модель, основанную не на балансовом подходе, а на оптимизации функции приспособленности, а также на гипотезе об обратном влиянии плотности биомассы фитопланктона на концентрацию биогенных элементов.

Учитывая стремление фитопланктонного сообщества занять максимально благоприятную нишу для жизнедеятельности, введем функцию приспособленности, совпадающую в данном случае с удельной скоростью роста (2). Такая стратегия моделирования имеет то основание, что функция удельной скорости может быть интерпретирована как скорость роста сообщества. Аналогичные функции известны в теории динамических моделей сообществ с учетом генетических структур [18, 19]. Затухание светового потока будем считать сообразным последнему уравнению модели (1). Кроме того, станем придерживаться гипотезы об обратном влиянии фитопланктона на плотность массы минерального питания в процессе фотосинтеза.

Тогда модель принимает вид:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dy}{dx} / y = v \frac{d\mu}{dx}, \\ \frac{dz}{dx} / z = wp(y, y_0), \\ \frac{dI}{dx} / I = -\alpha(y, z). \end{array} \right. \quad (4)$$

Функция p убывает по переменной y , мы выбираем ее в виде

$$p(y, y_0) = \frac{y_0}{y + y_0}$$

классической зависимости Михаэлиса-Ментен [15].

Поскольку эта функция весьма «мягко» учитывает влияние фитопланктона, то в целом модель (4) дает нам оценку сверху для содержания фитопланктона и первичной продукции.

Применение модели: Японское море

Японское море, со 127^0 по 142^0 восточной долготы и с 34^0 по 47^0 северной широты, было разбито на зоны в соответствии с его физико-географическим описанием [20] (рис. 1).

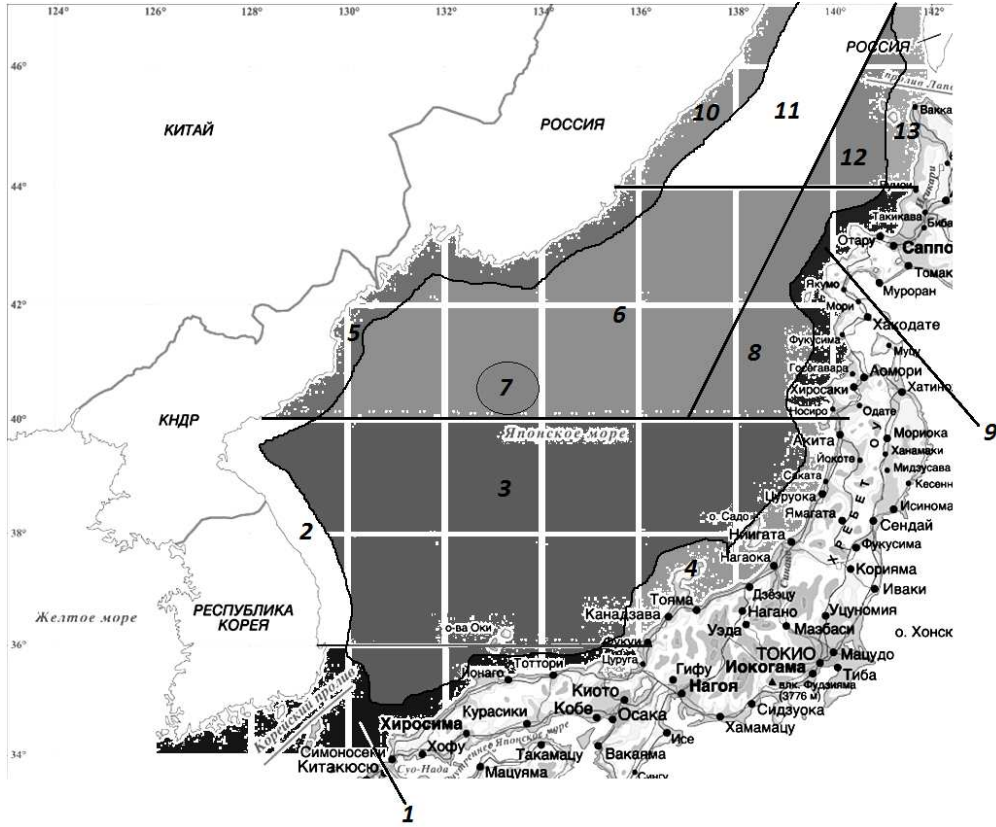


Рис. 1. Условное деление на зоны акватории Японского моря.

Для учета биогеографической дифференциации Японского моря введем функцию $\varphi(x; x_1, x_2, y_1, y_2) = y_1 + (y_2 - y_1) \frac{x - x_1}{x_2 - x_1}$ и переменную $\eta = \lambda - \zeta$, где λ и ζ – соответственно долгота и широта исследуемой точки в Японском море.

Основным направлением изменения условий обитания считаем направление с северо-запада на юго-восток [20]. Пусть $T = 365$ – полный год в сутках. Обозначим температуру на глубине $x = 100$ м через θ_b и определим ее для $t \in [0, T]$ в виде: $\theta_b(t, \eta) = \varphi(\eta; \eta_1, \eta_2, \varphi(\min\{t, \frac{5}{3}(T-t)\}; 0, \frac{5}{8}T, 0, 2), 8)$.

Величина η_1 соответствует северо-западной точке (наименьшее возможное значение η), а η_2 – юго-восточной (наибольшее возможное значение η).

Здесь и ниже учтено, что пик летних температур приходится на август:

$$\theta(t, x) = \begin{cases} \theta_0(t), & 0 \leq x \leq x_1^\theta(t, \eta), \\ \varphi(x; x_1^\theta(t, \eta), x_2^\theta(t, \eta), \theta_0(t), \theta_d), & x_1^\theta(t, \eta) \leq x \leq x_2^\theta(t, \eta), \\ \theta_b, & x_2^\theta(t, \eta) \leq x \leq \bar{x}, \end{cases}$$

где $\theta_0(t)$ – температура на поверхности, а границы изменения температуры по глубине описываются функциями:

$$x_1^\theta(t, \eta) = \varphi(\eta; \eta_1, \eta_2, \varphi(\min\{t, \frac{5}{3}(T-t)\}; 0, \frac{5}{8}T, 0, 15), 0);$$

$$x_2^\theta(t, \eta) = \varphi(\eta; \eta_1, \eta_2, \varphi(\min\{t, \frac{5}{3}(T-t)\}; 0, \frac{5}{8}T, 100, 50), 100);$$

$$\theta_{opt}(\eta) = \varphi(\eta; \eta_1, \eta_2, 5, 15), \quad \tau = 15.$$

Таким образом, мы определили функцию изменения температуры по глубине в зависимости от сезона и географического местоположения наблюдаемой зоны Японского моря. Значения прочих параметров системы взяты в соответствии с [7, 13].

Данные дистанционного зондирования несут информацию о концентрациях хлорофилла в поверхностном водном слое. Но хлорофилл составляет лишь некоторую долю в массе фитопланктона, которая, строго говоря, не постоянна [21]. Тем не менее, эта доля варьирует в ограниченных пределах и может быть интерпретирована как случайная величина, имеющая бета-распределение на интервале от 0.0005 до 0.04. Выбрав долю хлорофилла в фитопланктоне из данного промежутка случайным образом, можно рассчитать приблизительную массу фитопланктона, опираясь на концентрации поверхностного хлорофилла, зафиксированного спутником. Получив исходные значения для функции y , решаем задачу Коши для системы (4), используя также показатели освещенности и температуры в начальной точке по данным дистанционного зондирования. На рис. 2 приведены варианты распределений массы хлорофилла по глубине для некоторых зон Японского моря в различные периоды годового цикла.

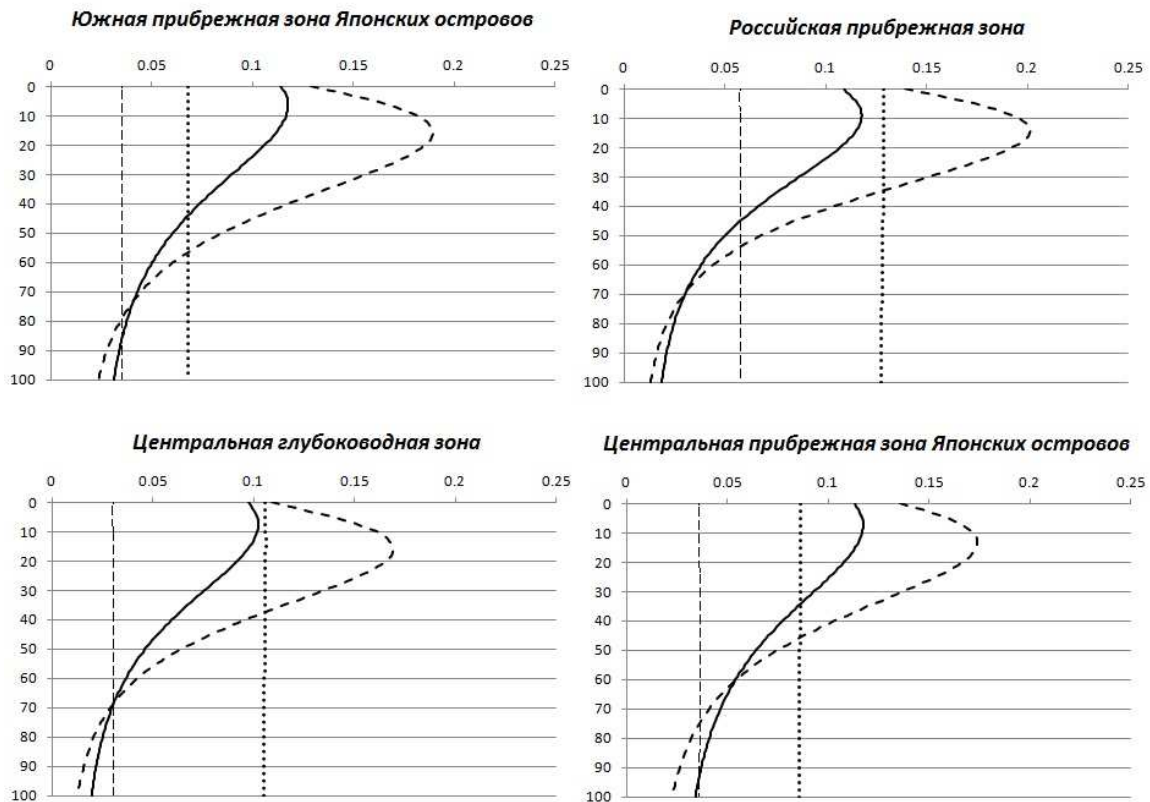


Рис. 2. Вертикальное распределение фитопланктона (горизонтальная ось, $г/м^3$) для ряда зон Японского моря в различные периоды годового цикла (по вертикальным осям – глубина в м).

Решение задачи Коши позволяет рассчитать интегральную массу фитопланктона во всем столбе воды. Предполагая, что хлорофилл занимает в нем уже известную нам долю, можно перейти к интегральной массе хлорофилла, а значит, построить некоторые оценки первичной продукции во всем водном объеме. Решая эту задачу, мы воспользовались общепринятой концепцией: $P = B \times P^B$, где P – первичная продукция на единицу объема; B – масса хлорофилла; P^B – ассимиля-

ционная функция. Для вычисления P^B была использована зависимость Платта [22, 23], а также данные работы [24] – для уточнения параметров ассимиляционной функции, которая принимает следующий вид:

$$P^B(t, z, \theta, I) = \psi(t) P_m^B(z, \theta) \left[1 - \exp\left(-\alpha^B I / P_m^B(z, \theta)\right) \right],$$

где $P_m^B(z, \theta) = P_r^B g(z) f(\theta)$; $g(z) = \mu_z(z)$; $f(\theta) = \exp(k\theta)$; $k = 0.12$; $P_r^B = 0.8400$ гС (гChla) $^{-1}$ час $^{-1}$; $\alpha^B = \alpha_r^B g(z) f(\theta)$; $\alpha_r^B = 0.08854$ гС (гХла) $^{-1}$ час $^{-1}$ (Ем $^{-2}$ сут $^{-1}$) $^{-1}$; $\psi(t)$ – продолжительность светового дня в часах.

Единицы измерения связаны с производством продукции в граммах углерода (гС) на единицу массы хлорофилла «а» (гХла) в час и измерением освещенности в эйнштейнах (Е) на единицу площади (м $^{-2}$) в сутки.

Многолетняя динамика показателей удельного объема первичной продукции для некоторых зон Японского моря представлена на рис. 3.

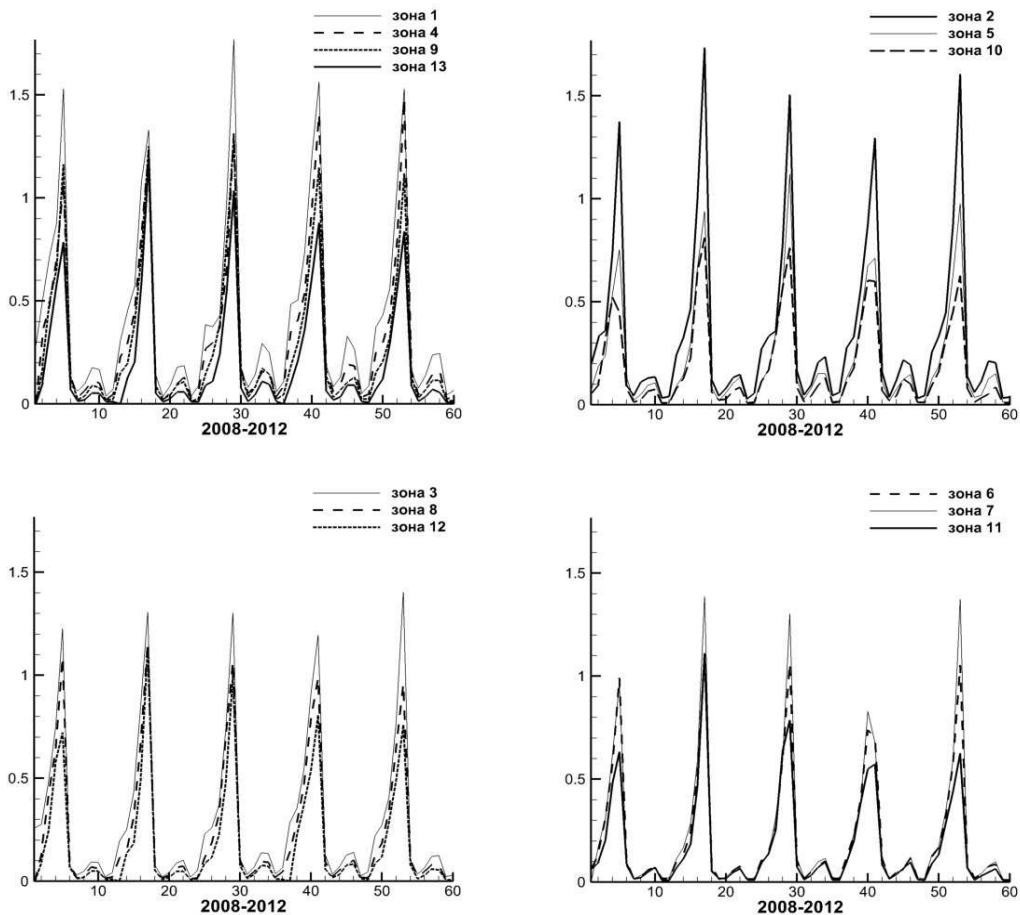


Рис. 3. Усредненные по каждой зоне показатели первичной продукции в гСм $^{-2}$ сут. $^{-1}$ в стометровом столбе воды за период с 2008 по 2012 гг. (по горизонтальной оси – время в месяцах).

Помимо изменения средней динамики показателей первичного продуцирования в течение годового цикла, модель (4) позволяет построить оценки суммарной годовой продукции на всей акватории, доступной спутниковому наблюдению. Визуально эти расчеты представлены на рис. 4.

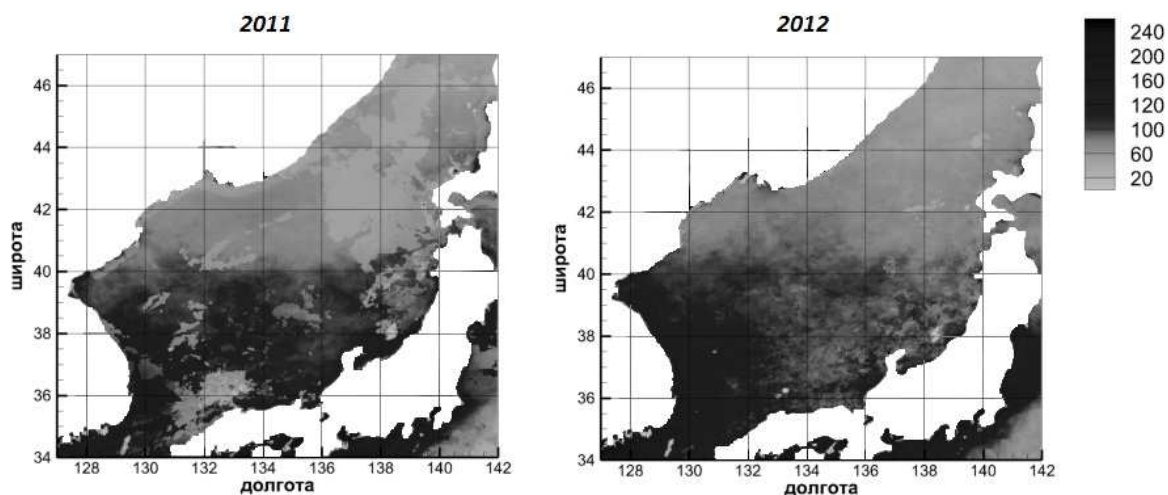


Рис. 4. Оценки годовой первичной продукции Японского моря ($\text{гСм}^{-2}\text{год}^{-1}$).

Заключение

Предложена модель (4), основанная на использовании функции приспособленности. Модель нацелена на восстановление содержания фитопланктона и хлорофилла, с учетом распределения в воде по глубине. Это позволило, в частности, оценить скорость первичного продуцирования водной экосистемы и ее продуктивность в целом. Модель использована для анализа спутниковой информации о Японском море, сделаны оценки распределения фитопланктона и хлорофилла по глубине, рассчитана динамика суточной и годовой первичной продукции. Построена приблизительная динамика изменения интегральной массы первичной продукции, усредненная по каждой географической зоне Японского моря за период с 2008 г. по 2012 г. Приведены годовые оценки первичной продукции для всей акватории Японского моря.

Сравнение рассчитанных модельным способом показателей первичной продукции с аналогичными исследованиями [1, 4, 5] свидетельствует в пользу возможности применения модели (4) для прогнозных оценок первичной продукции Японского моря на основе данных дистанционного зондирования. Распределения фитопланктона по глубине соответствуют теоретическим представлениям и экспериментальным результатам [1].

Более качественные результаты могут быть получены при условии сбора подробных данных о содержании минеральных веществ в том или ином регионе наблюдения, а также уточнении интервалов погрешностей, которые допускают стандартные алгоритмы интерпретирования спутниковой информации.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Моисеев П. А.* Биологические ресурсы Мирового океана. – М.: Агропромиздат, 1989.
2. *Пелевин В. Н.* Исследование морей России дистанционными средствами с судов и космических носителей: оценка экологического состояния вод // Информационный бюллетень РФФИ. – 1998. – Т. 6, № 5. – С. 351.
3. *Левин В.А., Алексанин А.И., Алексанина М.Г. и др.* Разработка технологий спутникового мониторинга окружающей среды по данным метеорологических спутников // Открытое образование. – 2010. – № 5. – С.41-49.

4. *Fu G., Baith K. S., McClain C. R.* SeaDAS: The SeaWiFS Data Analysis System // Proceedings of the 4th Pacific Ocean Remote Sensing Conference. – Qingdao, China, 1998. – P. 73-79.
5. *Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я.* Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием спутникового сканера цвета SeaWiFS // Морський екологічний журнал. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 81-106.
6. *Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. – М.: Изд-во МГУ, 1993.
7. *Tanaka Y., Manoа H.* Functional traits of herbivores and food chain efficiency in a simple aquatic community model // Ecological Modelling. – 2012. – Vol. 237-238. – P. 88-100.
8. *Smith S.L., Pahlow M., Merico A., Wirtzd K.W.* Optimality-based modeling of planktonic organisms // Limnology and Oceanography. – 2011. – Vol. 56, № 6. – P. 2080-2094.
9. *Абакумов А. И., Израильский Ю. Г.* Влияние условий среды на распределение фитопланктона в водоеме // Математическая биология и биоинформатика. – 2012. – Т. 7, № 1. – С. 274-283.
10. *Williams P.J.B.* Phytoplankton productivity. – Wiley, 2007.
11. *Пищальник В.М., Леонов А.В., Архипкин В.С., Мелкий В.А.* Математическое моделирование условий функционирования экосистемы Татарского пролива. – Южно-Сахалинск: СахГУ, 2011.
12. *Svedrup H.U.* The place of physical oceanography in oceanographic research // Journal Marine Research. – 1955. – Vol. 14, № 4. – P. 287-294.
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. *Chorin A.J., Marsden J.E.* A mathematical introduction to fluid mechanics. Third edition. – Springer, 1992.
15. *Monod J.* The growth of bacterial cultures // Annual Review of Microbiology. – 1949. – Vol. 111, № 2. – P. 371-394.
16. *Jørgensen S.E.* Lake management. Water development, supply and management. – Oxford: Pergamon Press, 1980. – V. 14.
17. *Филиппов А.Ф.* Введение в теорию дифференциальных уравнений. Учебник. – Изд. 2-е, испр. – М.: КомКнига, 2007.
18. *Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А.* Динамические модели экологических систем. – Л.: Гидрометеоздат, 1980.
19. *Фрисман Е.Я., Жданова О.Л.* Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 9. – С. 1277-1286.
20. *Добровольский А. Д., Залогин Б. С.* Моря СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1982.
21. *Сиделев С. И., Бабаназарова О. В.* Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // Журнал Сибирского федерального университета. Серия «Биология». – 2008. – Т. 1, №2. – С. 162-177.
22. *Platt T., Gallegos C.L., Harrison W.G.* Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton // Journal Marine Research. – 1980. – Vol. 38, № 4. – P. 687-701.
23. *Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S.* Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic // Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012). – 1991. – Vol. 96, Is. C8. – P. 15147-15159.
24. *Grangere K., Lefebvre S., Menesguen A., Jouenne F.* On the interest of using field primary production data to calibrate phytoplankton rate processes in ecosystem models // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2009. – Vol. 81. – P. 169-178.

E-mail:

Абакумов Александр Иванович – abakimov@iacp.dvo.ru;

Пак Светлана Яковлевна – packsa@iacp.dvo.ru.