

УДК: 51-76

Влияние условий среды на распределение фитопланктона в водоеме

©2012 Абакумов А.И. *, Израильский Ю.Г. **

*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
Владивосток, 690041, Россия*

Аннотация. Представлена модель распределения фитопланктона в слое воды по глубине под влиянием факторов внешней среды: минерального питания, фотосинтетически активной радиации и температуры. Минеральное питание и освещенность оказывают противоречивое влияние на пространственное распределение фитопланктона. Приведены результаты численных экспериментов, указана перспектива использования модели для восстановления состояния фитопланктона в толще воды по спутниковым данным о поверхностном слое.

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

ВВЕДЕНИЕ

Функционирование водных экосистем во многом определяется нижними трофическими уровнями. Биологическая продуктивность системы основана на продуктивности фитопланктона [1]. Изучение фитопланктона представляет собой важную и интересную задачу. Сообщества микроорганизмов и, в частности, фитопланктон, исследуются весьма интенсивно, в том числе и средствами математического моделирования [2–4].

Существенное значение для фитопланктона имеет его пространственное распределение, которое обладает высокой степенью неоднородности [1,5]. Эта неоднородность определяется как внутри- и межвидовыми отношениями в фитопланктоне, так и условиями внешней среды. Среди влияющих факторов специалисты выделяют минеральное питание, то есть те минеральные вещества, которые используются растительным организмом для создания органического вещества в процессе фотосинтеза [4, 6, 7]. Перечень этих веществ обширен, но основную роль играют соединения на основе углерода, азота, фосфора и кремния [3, 4, 8]. Математические модели динамики биомасс микроорганизмов на основе изучения процесса потребления минеральных веществ имеют разную природу [1, 4, 8, 9]. В частности, мы рассматривали модели минерального питания фитопланктона на основе концепции «клеточной квоты» М. Друпа [6, 9, 10, 11].

Дистанционные методы зондирования поверхности океана дают в руки исследователей и наблюдателей богатый материал для изучения [12]. Значительная часть рассматриваемых с применением этого материала проблем связана с живой составляющей водной среды. Спутниковая информация содержит данные о концентрации хлорофилла и его флуоресценции, освещенности и температуре,

* abakumov@iacp.dvo.ru

** izrailsky@iacp.dvo.ru

мутности воды и ряде других характеристик поверхностного слоя океана [5, 13, 14]. Эти данные уточняются и дополняются другими дистанционными и контактными методами [15]. Основная информация, однако, касается поверхностного слоя. А для исследования водных экосистем надо иметь данные обо всем водном слое обитания живого. Поэтому существенное значение имеет проблема восстановления состояния фитопланктона в толще воды по спутниковым данным о поверхностном слое. Это задача определения того состояния фитопланктона в его распределении по глубине, которое «обеспечивает» наблюдаемые со спутника характеристики поверхностного слоя. Решение этой задачи требует сосредоточения на особенностях жизнедеятельности фитопланктона, связанных с его распределением в толще воды. Этому посвящена предлагаемая статья.

Работа поддержана грантом РФФИ, проект № 11-01-98517-р_восток_a, и грантом ДВО РАН № 12-I-П15-02 по программе «Информационные, управляющие и интеллектуальные технологии и системы» фундаментальных исследований Президиума РАН.

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ. МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ БИОМАСС

Мы рассматриваем 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, в первую очередь, турбулентная [16]. Фитопланктон и минеральные вещества пассивно перемещаются вследствие молекулярной и турбулентной диффузии. Турбулентная диффузия играет основную роль, так как коэффициенты турбулентной диффузии на несколько порядков больше, чем молекулярной [16].

От пространственного распределения фитопланктона существенно зависит 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 [1, 2, 4]. 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 [4, 5]. Определенную регулирующую роль для жизненных процессов играет температура воды [5]. 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. Вектор плотности массы групп видов фитопланктона по глубине x обозначен $y(t, x) \in G \subset R_+^m$. Фитопланктон разбит на группы по сходству реакций на условия внешней среды. Множество G предполагается инвариантным относительно всех операций над вектором $y(t, x)$. 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^3 , освещенность и температура нормированы и измеряются в условных единицах.

Те или иные варианты моделей динамики биомасс фитопланктона предлагаются и исследуются регулярно [17,18]. Наша модель имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial y_i}{\partial t} = k_i^{(y)} \frac{\partial^2 y_i}{\partial x^2} + \mu_i(t, x, z, I) y_i - e_i(y) y_i \\ \frac{\partial z}{\partial t} = k^{(z)} \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} - \sum_{i=1}^n \gamma_i \mu_i(t, x, z, I) y_i + \sum_{i=1}^m \beta_i \gamma_i e_i(y) y_i, \quad i = 1, \dots, m. \\ \frac{\partial I}{\partial x} = -\alpha(t, x, y, z) I \end{cases}$$

Минеральные вещества и планктон пассивно перемещаются за счет диффузии с коэффициентами диффузии $k_i^{(y)}$, $k^{(z)}$. Параметр α означает удельную скорость падения освещенности в водной среде. Функционирование фитопланктона описывается параметрами удельной скорости μ_i роста биомассы фитопланктона за счет потребленных минеральных веществ и удельной скорости e_i элиминации биомассы фитопланктона из-за выедания зоопланктоном и иных причин смертности. Параметры β_i характеризуют долю возвращаемых минеральных веществ при отмирании органики после бактериального разложения, а γ_i – усредненную долю учтенных минеральных веществ в растительных организмах.

Вид функции удельной скорости роста на основе гипотезы о независимости выделенных влияющих факторов приобретает вид: $\mu_i(t, x, z, I) = \mu_i^{(0)} \cdot \mu_i^{(z)}(z) \cdot \mu^{(I)}(I) \cdot \mu_i^{(\theta)}(\theta(t, x))$. Зависимость от минеральных веществ представляется классической гиперболой Михаэлиса-Ментен $\mu_i^{(z)}(z) = \frac{z}{z_i^{(0)} + z}$ [8].

Зависимость от освещенности принята в экспоненциальном виде с применением аналога интервала толерантности $\mu^{(I)}(I) = I \exp(-\delta I)$ без учета видоспецифичности для фитопланктона. Функция $\mu^{(I)}$ несколько отличается от часто используемой при моделировании процессов фотосинтеза [19], но содержит минимальное число параметров и достаточно хорошо аппроксимирует используемую функцию.

Зависимость скорости роста от температуры представлена в экспоненциальном виде $\mu_i^{(\theta)}(\theta) = \exp\left(-\frac{(\theta - \theta_i^{(0)})^2}{2\tau_i^2}\right)$ с применением понятия интервала толерантности видового предпочтения температур [1, 4]. Удельная скорость элиминации линейно зависит от плотности вида: $e_i(y) = e_{i0} + e_{i1}y$. Удельная скорость $\alpha(t, x, y, z)$ убывания освещенности линейно учитывает влияние общей мутности воды и затенение планктоном, минеральными веществами: $\alpha(t, x, y, z) = \alpha_0 + \sum_{i=1}^m \alpha_{i1} y_i + \alpha_2 z$.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ГОДОВОГО ЦИКЛА

Рассматривается годовой цикл ($t \in [0, T]$, $T = 365$ суток) жизнедеятельности сообщества из трех групп видов фитопланктона в вертикальном стометровом столбе воды $x \in [0, \bar{x}]$, $\bar{x} = 100$. Предполагаем, что в стометровом слое вмещается фотическая зона, то есть фотосинтез фитопланктона происходит не ниже стометровой глубины. Температура и освещенность измеряются в условных единицах, эти показатели

неотрицательны, нормированы и изменяются в промежутке $[0, 1]$. Три группы фитопланктона выделены по признакам толерантности к определенным диапазонам температур. Диапазон возможных температур воды разбит на три равных по длине промежутка. В первую группу входят виды холодолюбивого планктона, приверженного низким температурам. Во вторую группу входят виды планктона, приверженные средним температурам. В третью группу входят виды теплолюбивого планктона, приверженного промежутку высоких температур.

Динамика температур описывается функциональным образом, моделируется унимодальным распределением по вертикали $\theta(t, x) = \theta_1(t) \exp\left(-\frac{(x - x^{(0)}(t))^2}{2\sigma^2(t)}\right)$ с

сезонным смещением точки максимума температуры $x^{(0)}(t)$, изменением величины $\theta_1(t)$ максимума температуры и разброса температур $\sigma(t)$. Последние три функции заданы кусочно-линейными функциями с соблюдением максимальной близости к известным качественным описаниям распределения температур в море по вертикали [5, 20].

Освещенность $I(t, 0)$ поверхности водоема также меняется с учетом изменения долготы дня и высоты солнца над горизонтом. Граничные условия в базовом варианте

записаны как отсутствие обмена океана с атмосферой $\left. \frac{\partial y_i}{\partial x} \right|_{x=0} = 0$, $\left. \frac{\partial z}{\partial x} \right|_{x=0} = 0$, наличие

минеральных веществ на нижней границе $z(t, \bar{x}) = \bar{z}_0$ и отсутствие миграции

фитопланктона на нижней границе $\left. \frac{\partial y_i}{\partial x} \right|_{x=\bar{x}} = 0$. 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.

РАСЧЕТЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ

Моделируется годовой цикл жизнедеятельности фитопланктона с учетом сезонных изменений условий среды обитания. Рассматривается сообщество из трех групп видов планктона. На рисунках ниже по осям буквой t обозначено время в годах, буквой x – глубина в метрах. Рассматривается стометровый столб воды, в который, как правило, вмещается подавляющая масса фитопланктона. По времени представлен пятилетний промежуток, за который устанавливается уравновешенное устойчивое состояние системы.

Модельное распределение температуры демонстрирует летнюю зону скачка (термоклин) и более равномерное распределение температуры в остальное время года (рис. 1). Освещенность, в отличие от температуры, зависит от состояния фитопланктона из-за затенения им света. На рис.1 представлена освещенность для базового расчета (см. рис. 2–4). Освещенность поверхности также сезонно меняется в течение года.

На всех рисунках показан стометровый столб воды, хотя нижняя его значительная часть зачастую выглядит однородной. Но в ней тоже есть (иногда, отчетливо, как на рис. 2, а чаще - слабо) изменяющиеся характеристики, поэтому мы не стали делать усечения рисунков.

На рис. 1–4 представлен базовый расчет установления уравновешенного состояния в сезонно меняющихся условиях внешней среды. На остальных рисунках указаны последствия тех или иных вариаций среды обитания.

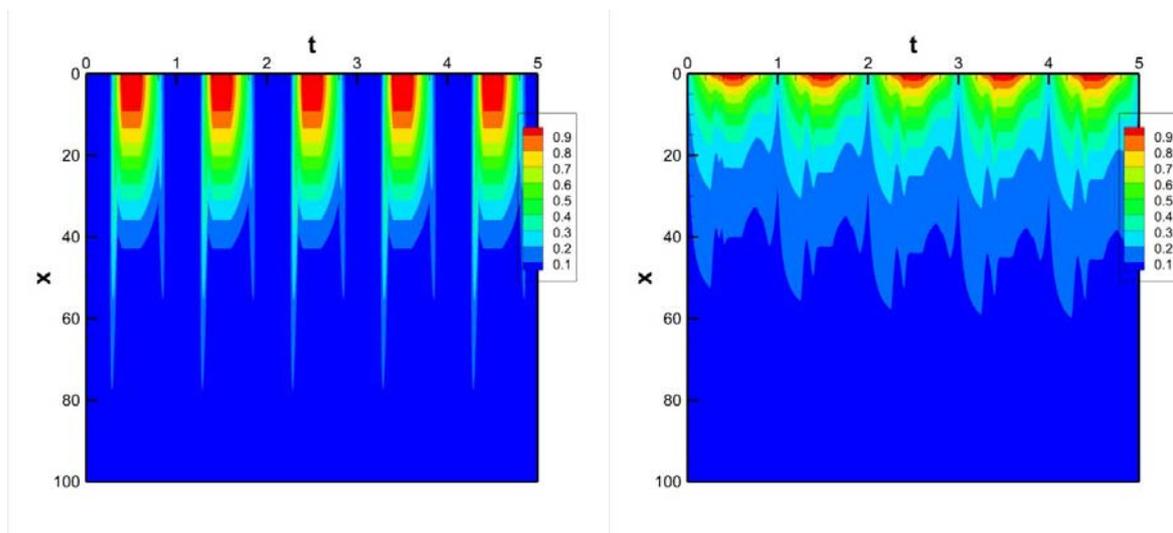


Рис. 1. Температура (слева) и освещенность (справа) в относительных единицах.

Вначале задано достаточное количество минеральных веществ (рис. 2, слева), со временем по мере установления уравновешенного состояния концентрации веществ снижаются, особенно у поверхности, где они потребляются планктоном.

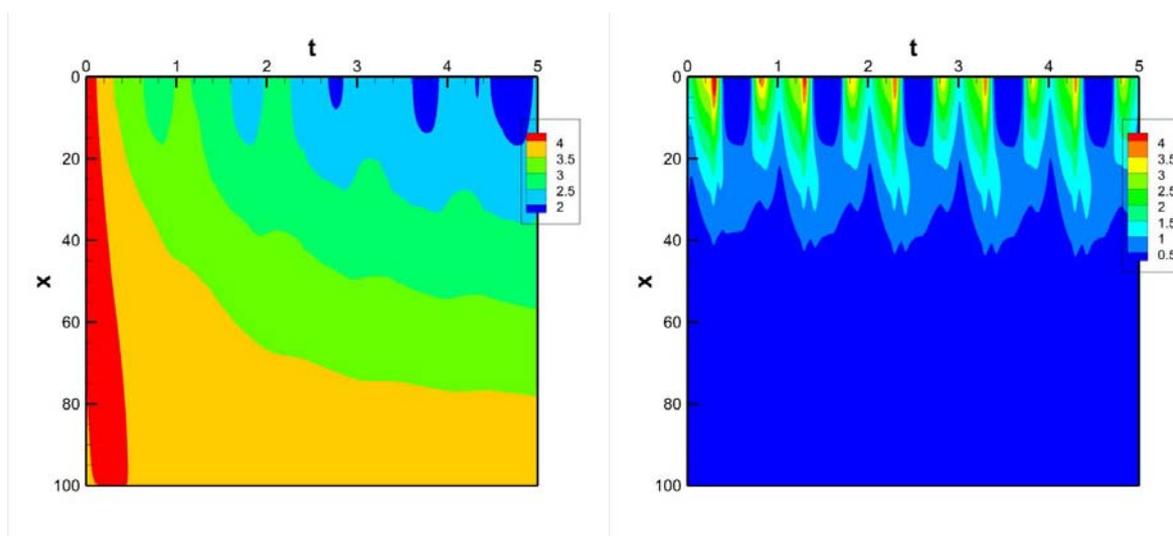


Рис. 2. Концентрация минеральных веществ (слева) и плотность биомассы холодолюбивого фитопланктона (справа), в г/м^3 .

При этом холодолюбивый планктон имеет «вспышки» плотности у поверхности весной и осенью, сохраняя высокую плотность у поверхности и зимой. Вероятно, именно эта группа планктона может «цвести» зимой в морях подо льдом. Летом планктон первой группы, в основном, держится на глубине 20 метров и глубже (рис. 2, справа).

Вторая и третья группы планктона доминируют у поверхности летом (рис. 3). При этом третья группа теплолюбивых видов доминирует у поверхности летом, имея очень низкие концентрации по всей толще воды зимой.

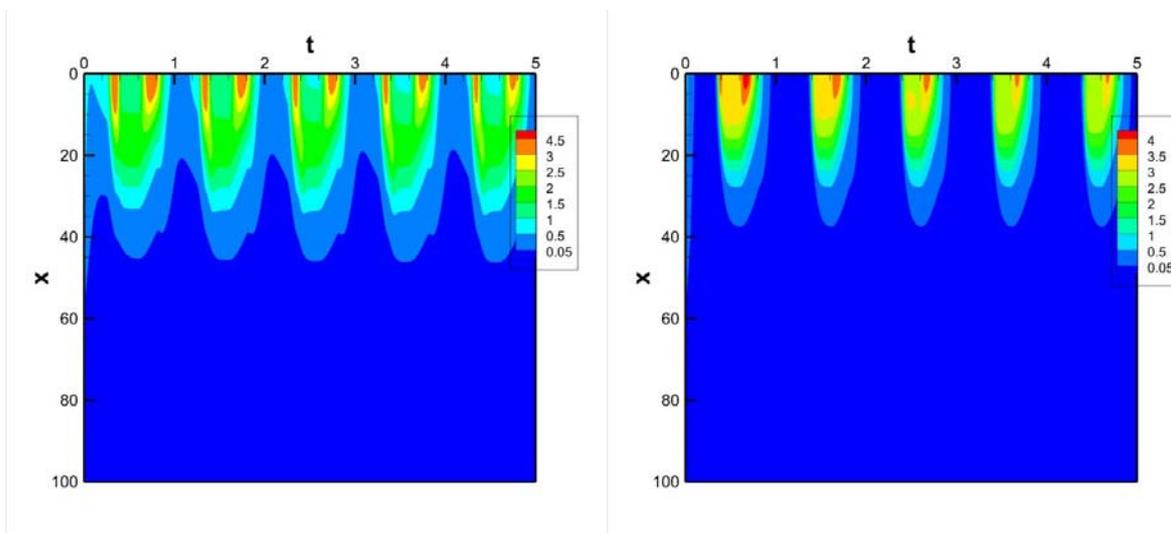


Рис. 3. Плотность биомасс второй (слева) и третьей (справа) групп фитопланктона, в $\text{г}/\text{м}^3$.

Суммарная плотность фитопланктона складывается из плотностей трех выделенных групп. В стационарных условиях среды наблюдается установление устойчивого уравновешенного состояния (рис. 4).

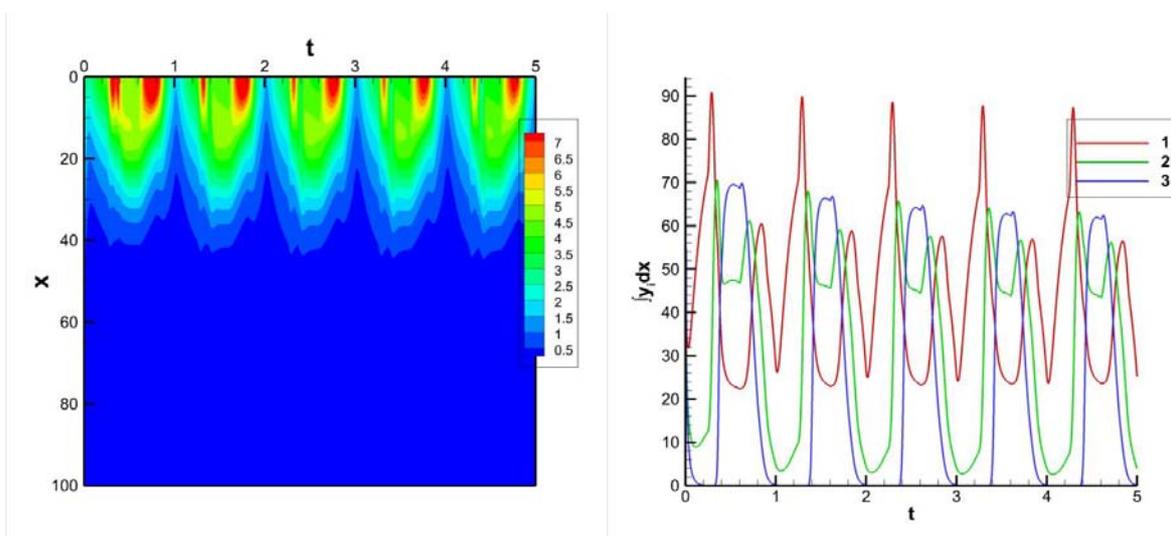


Рис. 4. Плотность биомассы фитопланктона (слева, $\text{г}/\text{м}^3$), биомасса под единицей поверхности (справа, $\text{г}/\text{м}^2$).

Весеннюю «вспышку» плотности биомассы обеспечивает холодолюбивый планктон. Осенняя «вспышка» обеспечивается первыми двумя группами планктона. Летом значительную плотность имеет теплолюбивый планктон. Все это в целом обеспечивает высокое содержание общей биомассы в столбе воды в вегетативный период времени (рис. 4).

Что же происходит с планктоном при иных изменениях условий среды?

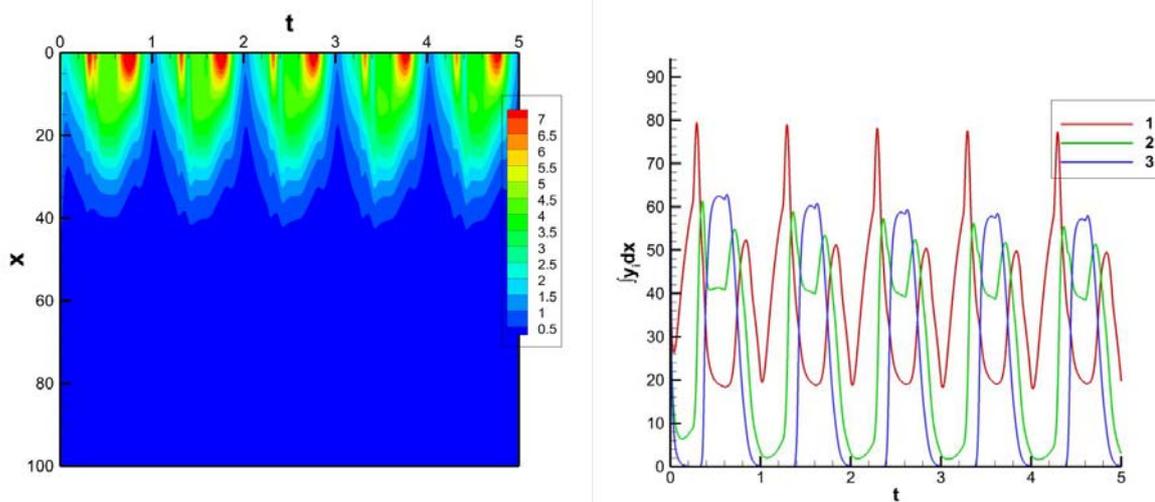


Рис. 5. Плотность биомассы фитопланктона (слева, $\text{г}/\text{м}^3$), биомасса под единицей поверхности (справа, $\text{г}/\text{м}^2$) при снижении освещенности на 20%.

Уменьшение освещенности (рис. 5) снижает биомассу всех групп планктона. Понижение же температуры воды оказывает негативное воздействие лишь на вторую и третью группы планктона (рис. 6).

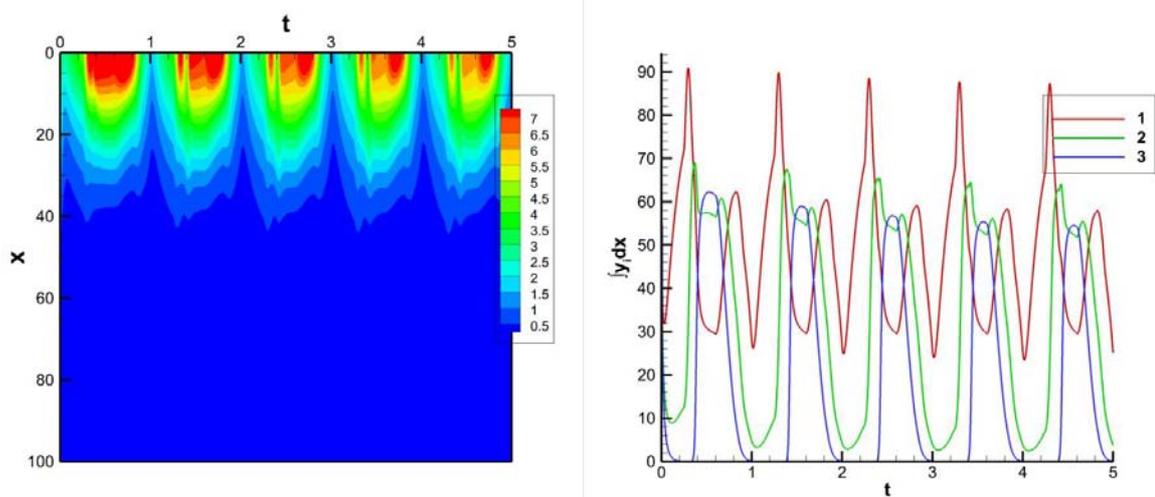


Рис. 6 Плотность биомассы фитопланктона (слева, $\text{г}/\text{м}^3$), биомасса под единицей поверхности (справа, $\text{г}/\text{м}^2$) при понижении температуры на 20%.

При этом снижение биомассы меньше (10-12%), чем снижение освещенности или температуры (20%). Это говорит об устойчивости планктонного сообщества по отношению к вариации условий среды обитания.

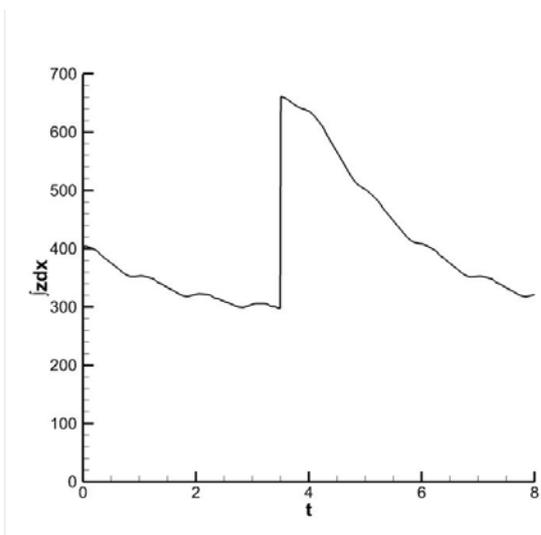


Рис. 7. Количество минеральных веществ под единицей площади ($\text{г}/\text{м}^2$) при осадке на поверхность водоема.

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 содержанию этих веществ во всем столбе воды (рис. 7).

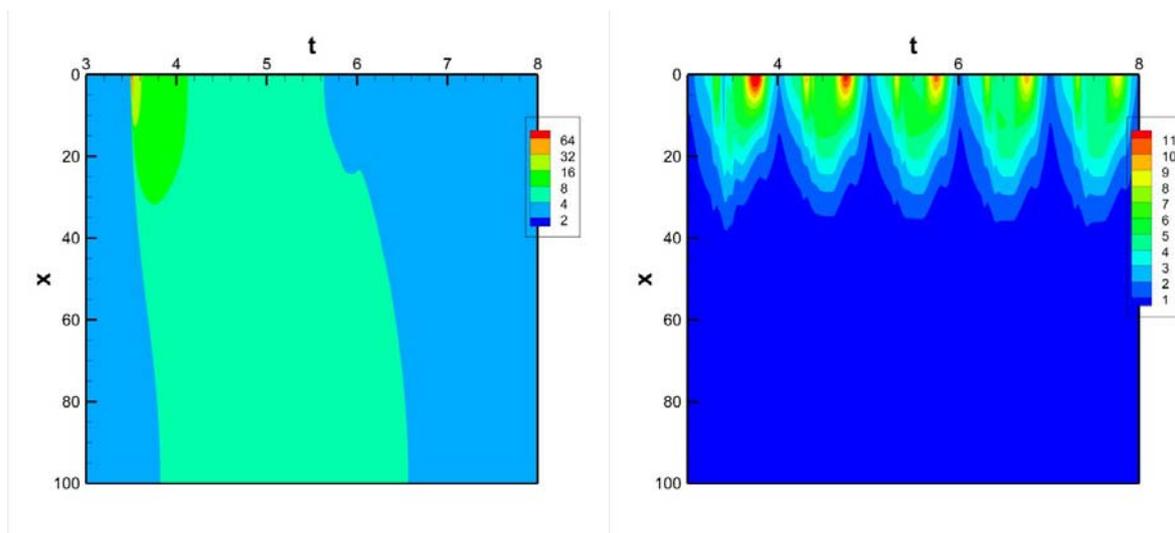


Рис. 8. Концентрация минеральных веществ (слева) и плотность биомассы фитопланктона (справа) в $\text{г}/\text{м}^3$ при осадке на поверхность водоема.

Этот осадок оказывает воздействие на планктон в течение трех лет (рис. 8). Но в целом планктонное сообщество резко реагирует на повышение концентрации веществ лишь локально у поверхности, а в целом биомасса меняется незначительно (рис. 9). Если в отдельных местах локально плотность биомассы увеличивается в полтора раза (рис. 8, справа), то биомасса в столбе воды увеличивается лишь на 2-3% (рис. 9).

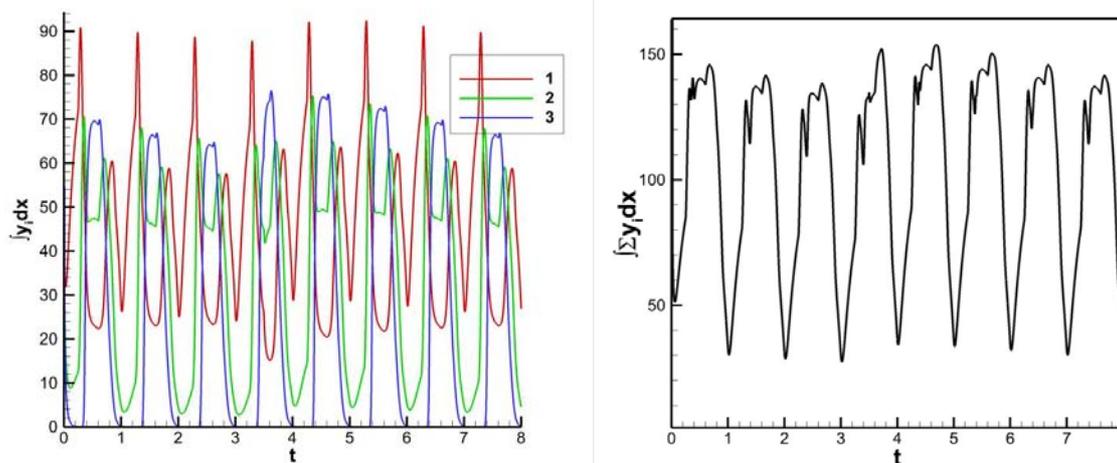


Рис. 9. Биомасса фитопланктона в граммах под 1 м^2 поверхности при осадке минеральных веществ для каждой группы планктона (слева) и в общей биомассе (справа).

Таким образом, фитопланктон, весьма стабилен по отношению к внешним воздействиям, в том числе в виде значительного повышения концентрации питательных веществ на поверхности. В наибольшей степени стабильность обеспечивается пространственной распределенностью планктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе моделируется жизнь фитопланктона в толще воды. Исследуется влияние трех основных внешних факторов: солнечного света, температуры и питания на динамику биомассы фитопланктона. Найдено базовое вычислительно стабильное уравновешенное состояние фитопланктона. Вариации освещенности и температуры воды показывают, что фитопланктон реагирует на изменения условий среды, но эта реакция не так велика, как можно было ожидать. Пространственное распределение фитопланктона оказывает демпфирующее воздействие на вариации этих параметров, стабильность планктонного сообщества оказывается значительной. Еще ярче стабилизирующая роль пространственного распределения проявляется в экспериментах по импульсному увеличению количества минеральных питательных веществ в поверхностном слое. Двукратное увеличение количества питательных веществ приводит к локальному росту плотности биомассы фитопланктона, тогда как биомасса во всем слое воды меняется незначительно.

Построенная модель пригодна для восстановления состояния фитопланктона по глубине на основе известных спутниковых данных о поверхностном слое. Такие расчеты позволяют уточнять оценки биопродуктивности водоемов, в первую очередь, морей и океанов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. *Физическое и математическое моделирование экосистем*. С.-Петербург: Гидрометеоиздат, 1992. 366 с.
2. Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. *Экологические генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов*. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. 333 с.
3. Адамович В.В., Рогозин Д.Ю., Дегерменджи А.Г. Поиск критерия регулирования в непрерывной культуре микроорганизмов. *Микробиология*. 2005. Т. 74. № 1. С. 5–16.

4. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Математические модели биологических продукционных процессов*. М.: Изд-во МГУ, 1993. 301 с.
5. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Гагарин В.И., Дьяконов В.Ю., Лебедева Л.П., Незлин Н.П. Оценка продуктивности, скорости обмена, трофодинамики, а также запасов планктонных организмов в разнопродуктивных районах океана на основании спутниковых и экспедиционных наблюдений. *Информационный бюллетень РФФИ*. 1997. Т. 5. № 4. С. 278.
6. Силкин В.А., Хайлов К.М. *Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре*. Л.: Наука, 1988. 230 с.
7. Силкин В.А., Абакумов А.И., Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Часовников В.К., Лукашева Т.А. Сосуществование черноморских и чужеродных видов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря. Анализ гипотез вселения. *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. № 3. С. 24–35.
8. Monod J. The growth of bacterial cultures. *Ann. Rev. Microbiology*. 1949. V. 111. № 2. P. 371–394.
9. Абакумов А.И., Пак С.Я., Симонов А.С. Модель минерального питания фитопланктона. *Информатика и системы управления*. 2011. № 1 (27). С. 17–26.
10. Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1974. V. 54. P. 825–855.
11. Абакумов А.И. Модельные исследования водных экосистем. *Вестник ДВО РАН*. 1994. № 5–6. С. 107–111.
12. Dierssen H.M. Perspectives on empirical approaches for ocean color remote sensing of chlorophyll in a changing climate. *Proceedings of the national academy of sciences of the united states of America*. 2010. V. 107. Iss. 40. P. 17073–17078.
13. Barbini R., Colao F., Dominici L., Fantoni R., Fiorani L., Palucci A., Artamonov E.S. Analysis of simultaneous chlorophyll measurements by lidar fluorosensor, Modis and SeaWiFS. *International journal for remote sensing*. 2004. V. 25. № 11. P. 2095–2110.
14. Шокин Ю.И., Пестунов И.А., Смирнов В.В., Синявский Ю.Н., Скачкова А.П., Дубров И.С., Левин В.А., Алексанин А.И., Алексанина М.Г., Бабяк П.В., Громов А.В., Недолужко И.В. Распределенная информационная система сбора, хранения и обработки спутниковых данных для мониторинга территорий Сибири и Дальнего Востока. *Журнал Сибирского федерального университета*. 2008. Т. 1. № 4. С. 291–314. (Серия: Техника и технологии).
15. 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.
16. Озмидов Р.В. Диффузия примесей в океане. Ленинград: Гидрометеиздат, 1986. 280 с.
17. Taylor J.R., Ferrari R. Shutdown of turbulent convection as a new criterion for the onset of spring phytoplankton blooms. *Limnological Oceanography*. 2011. V. 56. № 6. P. 2293–2307.
18. Mei L., Zhang X. On a nonlocal reaction-diffusion-advection system modeling phytoplankton growth with light and nutrients. *Discrete and continuous dynamical systems-series B*. 2012. V. 17. Iss. 1. P. 221–243.
19. Platt T., Gallegos C.L., Harrison W.G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal Marine Research*. 1980. V. 38. № 4. P. 687–701.
20. 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.

Материал поступил в редакцию 11.04.2012, опубликован 26.04.2012.