

УДК: 51.76

Моделирование динамики фитопланктона с учетом механизмов эктокринного регулирования

Жданова О.Л.^{*1,3}, Абакумов А.И.^{1,2}**

¹*Институт автоматизации и процессов управления Дальневосточного отделения Российской академии наук, 690041, Владивосток, Россия*

²*Дальневосточный федеральный университет, 690091, Владивосток, Россия*

³*Институт комплексного анализа региональных проблем Дальневосточного отделения Российской академии наук, 679016, Биробиджан, Россия*

Аннотация. В работе предложены и исследованы модели, учитывающие различные механизмы эктокринной регуляции роста фитопланктона: с нелинейной зависимостью скорости роста фитопланктона от концентрации метаболита в среде; с метаболитом, который увеличивает одновременно скорость роста и смертность фитопланктона; с двумя различными метаболитами, один из которых увеличивает скорость роста фитопланктона, а второй – уменьшает. Рассматриваемые модели являются модификацией классической пространственно-временной модели динамики фитопланктона, связывающей изменение его плотности и концентрацию биогенных веществ в пространстве и во времени, не учитывающей механизм эктокринной регуляции роста. Модельно показано, что выделяемые водорослями метаболиты способны стабилизировать рост фитопланктона в условиях избыточного поступления биогенных веществ.

Ключевые слова: математическое моделирование, фитопланктон, популяционная динамика, эктокринная регуляция, устойчивость, неоднородность.

ВВЕДЕНИЕ

Фитопланктон присутствует по всей площади океана в его фотическом слое. Фотический слой имеет глубину до 250 метров в тропических широтах и до 100–150 метров в средних широтах. Основная масса фитопланктона обитает на глубинах до 50 метров, но не глубже 100 метров. Фитопланктон состоит из разнообразных видов микроскопических растений (главным образом водорослей), пассивно передвигающихся под влиянием морских и океанских течений. Он является основным первичным продуцентом в водных экосистемах и служит пищей для других форм жизни, населяющих океан. Кроме того, по некоторым оценкам в настоящее время фитопланктон поглощает половину углекислого газа, поступающего в атмосферу, наряду с растениями суши, которые также поглощают углекислый газ из воздуха и используют его для получения углерода, необходимого для их роста. Поэтому роль фитопланктона в изъятии углекислого газа из атмосферы огромна, он помогает уменьшить накопление CO₂ в атмосфере, и способен смягчать последствия глобального

*axanka@iacp.dvo.ru

**abakumov@iacp.dvo.ru

потепления [1]. Снижение же биомассы фитопланктона означает непереносимое снижение и популяций других морских обитателей, особенно рыб и морских ракообразных.

Количественное исследование и математическое моделирование динамики фитопланктона насчитывает уже более чем полувековую историю ([2–5] и др.), и этот исследовательский интерес, безусловно, не случаен, он объясняется важнейшей ролью фитопланктона в функционировании водной экосистемы.

Классические пространственно-временные модели динамики фитопланктона [3, 6] связывают изменение его плотности $x(r, t)$ и концентрации биогенных веществ $s(r, t)$ в пространстве и во времени:

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t} = D^x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2} + x(\alpha s - \delta), \\ \frac{\partial s}{\partial t} = D^s \frac{\partial^2 s}{\partial r^2} - \alpha x s + c(r, t), \end{cases} \quad (1)$$

где D^x и D^s – коэффициенты диффузии для фитопланктона и биогенов; α – удельная скорость роста фитопланктона при единичной концентрации биогенов; δ – удельная смертность; $c(r, t)$ – скорость поступления биогенов; t – время; r – пространственная горизонтальная координата.

Здесь рассматривается простейшая ситуация, когда развитие фитопланктона лимитируется единственным биогенным элементом (например, азотом или фосфором), а внешние факторы поддерживаются вблизи оптимальных для данного вида значений. Модель (1) имеет единственное однородное по пространству стационарное решение: $\{s = \delta/\alpha, x = c/\delta\}$, которое устойчиво при любых биологически допустимых значениях параметров. Примеры динамики модели (1) представлены на рис. 1.

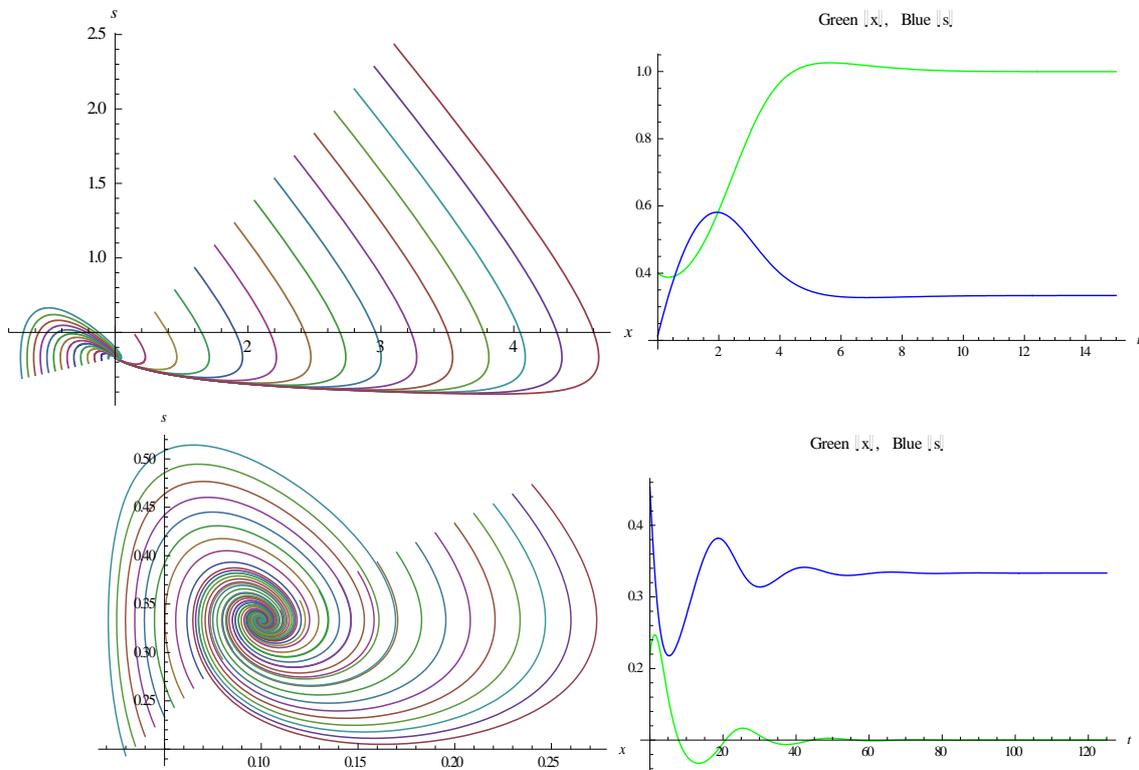


Рис. 1. Приближение к равновесию. Слева – фазовые портреты системы (1); справа – динамика показателей нераспределенной модели. Значения параметров: $\delta = 0.5$, $\alpha = 1.5$. Рисунок сверху и снизу отличаются только скоростью поступления биогенов: $c = 0.5$ (верх); $c = 0.05$ (низ).

Модели вида (1) позволяют описать многие особенности поведения фитопланктона и в некоторых случаях довольно точно имитировать изменение плотности конкретных планктонных популяций [7]; тем не менее, они не учитывают важнейшую особенность гидробиологической системы – механизм эктокринного регулирования.

Способность водорослей выделять в окружающую среду при жизни различные внеклеточные вещества отмечают многие авторы, в том числе [2, 8, 9]. К таким метаболитам водорослей относятся продукты азотного и углеводного обмена, высокоспециализированные вещества типа витаминов, ростовых веществ, антибиотиков и др., которые обладают иногда высокой биологической активностью, являясь ингибиторами или стимуляторами роста [10]. Наиболее изучено выделение антибиотических веществ у сине-зеленых водорослей [11], а ингибирование одних видов водорослей другими – на примере фитопланктона [12].

Интересные результаты получены в работе Ю.А. Домбровского и Г.С. Маркмана [7]. При введении в модель (1) даже одного биологически активного метаболита (2), выделяемого фитопланктоном с интенсивностью, пропорциональной его биомассе, и влияющего на скорость роста особей линейно (3), появляются устойчивые пространственно неоднородные режимы:

$$\frac{\partial M}{\partial t} = D^M \frac{\partial^2 M}{\partial r^2} + \beta x - \varepsilon M, \quad (2)$$

$$\alpha = \alpha_0 + \gamma M, \quad (3)$$

где $M(r,t)$ – плотность метаболита, D^M – диффузионный коэффициент, β – коэффициент экскреции, ε – коэффициент распада метаболита, α_0 – скорость роста в отсутствие метаболита, γ – параметр воздействия (очевидно, $\gamma > 0$ соответствует стимулирующему, а $\gamma < 0$ – угнетающему воздействию).

«Пятнистость» пространственного распределения фитопланктона является одной из важнейших качественных особенностей его динамики; причем колебания плотности столь велики, что не могут быть объяснены случайными флуктуациями, и визуальная картина такова, что сравнительно небольшие площади высокой плотности («пятна», «облака») разделены пространствами с низкими плотностями [13]. Особенно ярко это явление выражено в водоёмах и районах океана, бедных биогенными элементами, где равномерное распределение фитопланктона не обеспечивало бы интенсивности первичного продуцирования, достаточного для развития высших трофических уровней.

Одной из попыток объяснения парадокса стабильности «пятен», вопреки сглаживающему действию диффузионных процессов, стало предположение об активном передвижении гетеротрофных организмов (зоопланктона) в направлении градиента «пищи», что обеспечивает закрепление пространственной неоднородности биогенных веществ в водной среде [14]. С другой стороны, устойчивая неоднородность пространственного распределения может возникать даже в условиях однородно-распределенного биогенного вещества и равномерного «отмирания» фитопланктона, благодаря механизму эктокринного регулирования, т.е. регулирования скорости роста фитопланктона посредством выделения в среду биологически активных метаболитов [7].

К настоящему времени появились и другие экспериментально подтвержденные концепции, объясняющие феномен «пятнистости» в распределении фитопланктона. Данные наблюдений свидетельствуют о том, что на пространственных масштабах от десяти километров и более пятнистость планктонного распределения определяется в основном неоднородностью соответствующих физико-химических полей [15]. Для фитопланктона часто можно установить прямое соответствие между неоднородностью его распределения и физическими (абиотическими) факторами среды как по вертикали

(явления в термоклине, конвективный перенос, апвеллинг) [16], так и по горизонтали (воздействие ветра, фронты и синоптические вихри) [17–21].

Таким образом, к настоящему времени вопрос о роли выделяемых фитопланктоном биологически активных метаболитов в образовании пятнистости его пространственного распределения остается неясным. С другой стороны, совершенно ясно, что метаболиты играют важнейшую регуляторную роль в образовании гидробиоценоза. Биологические исследования показывают, что продукты метаболизма, высвобождающиеся из клетки фитопланктона, могут изменяться в зависимости от фазы ее роста так же, как и их суммарное количество. Количественный и качественный состав метаболитов в среде, являясь для клетки источником информации о состоянии всей популяции, может выступать регулятором плотности сообщества по принципу обратной связи. Весьма вероятно, что такая регуляция метаболитами численности слагающих фитопланктон популяций оказывается основным механизмом формирования его структуры, более важным, чем пищевая конкуренция [22, 23]. Подводя итог краткому рассмотрению только некоторых работ в этой, уже достаточно обширной, области гидробиологических исследований, можно констатировать, что метаболиты, высвобождаемые во внешнюю среду гидробионтами, составляют важную часть этой среды как для самих выделивших их особей, так и для других членов сообщества. Для существования гидробиоценоза на той или иной стадии его развития характерен свой определенный химический состав среды – химический фон, который формируется прежде всего в результате жизнедеятельности массовых видов водорослей и беспозвоночных. Этот фон не является стационарным. Он может иметь существенный временной тренд за счет абиотических (прежде всего гидродинамических) факторов, процессов накопления выделяемых организмами веществ, их взаимодействия с образованием новых веществ и разложения сложных веществ на относительно простые составляющие. В связи с этим будет меняться и отношение гидробионтов к нему или отдельным его компонентам. Можно отметить и тот факт, что на современном этапе развития математического моделирования водных экосистем опосредованные – химические – взаимодействия практически не принимаются во внимание. Подавляющее же число работ связано с исследованием механизмов прямых трофических взаимодействий, трансформации вещества и энергии в экосистемах с помощью имитационных моделей разной степени сложности [24].

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА С УЧЕТОМ ЭФФЕКТОВ ЭКТОКРИННОГО РЕГУЛИРОВАНИЯ

Модель с одним метаболитом, который в небольших концентрациях увеличивает рост фитопланктона, а в больших – подавляет

Для того чтобы учесть изменения в качественном составе химического фона среды, формируемого метаболитами, заменим линейную зависимость удельной скорости роста фитопланктона от концентрации метаболита в уравнении (3) на параболическую:

$$\alpha = \alpha(M) = \alpha_{\max} - (M - M_{opt})^2, \quad (4)$$

где α_{\max} – это удельная скорость роста фитопланктона при единичной концентрации биогенов и оптимальном уровне (M_{opt}) метаболита в среде.

Нелинейный вид зависимости скорости роста фитопланктона от концентрации метаболита (4) представляется нам более реалистичным, поскольку позволяет учесть изменения, происходящие в химическом составе среды и, как следствие, изменение реакции гидробионтов.

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t} = D^x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2} + x((\alpha_{\max} - (M - M_{opt})^2)s - \delta), \\ \frac{\partial s}{\partial t} = D^s \frac{\partial^2 s}{\partial r^2} - x(\alpha_{\max} - (M - M_{opt})^2)s + c, \\ \frac{\partial M}{\partial t} = D^M \frac{\partial^2 M}{\partial r^2} + \beta x - \varepsilon M. \end{cases} \quad (5)$$

Далее перейдем к исследованию динамических режимов модели роста фитопланктона, учитывающей процесс эктокринного регулирования с нелинейной реакцией (5).

Модель (5) имеет единственное однородное по пространству решение:

$$\begin{cases} x = c / \delta \\ s = \delta / (\alpha_{\max} - (\beta c / \delta \varepsilon - M_{opt})^2), \\ M = \beta c / \delta \varepsilon \end{cases} \quad (6)$$

которое корректно, если равновесные значения x , s и M положительные. Для этого необходимо, чтобы выполнялось неравенство $\alpha_{\max} > (\beta c / \delta \varepsilon - M_{opt})^2$; или в равновесии $M < \sqrt{\alpha_{\max}} + M_{opt}$, т.е. количество метаболита в среде не должно превышать уровня, при котором скорость роста фитопланктона остается неотрицательной.

Исследуем однородное решение (6) на устойчивость. Собственные значения данного равновесия определяются из уравнения:

$$c\delta\varepsilon + \lambda(c(\delta + \varepsilon/s) + 2sx\beta(M_{opt} - M)) + \lambda^2 c(\delta + \varepsilon/s) + \lambda^3 = 0. \quad (7)$$

Используя критерий Гурвица для системы третьего порядка и учитывая естественные ограничения модели ($x \geq 0, s \geq 0, M \geq 0$), получим достаточное условие устойчивости однородного равновесия:

$$c(\delta + \varepsilon/s)(c(\delta + \varepsilon/s) + 2sx\beta(M_{opt} - M)) - c\delta\varepsilon > 0. \quad (8)$$

Анализ параметрических областей устойчивости показывает, что все разнообразие динамики модели (5) вблизи однородного равновесия (6) можно представить в виде трех типовых вариантов:

1. Если скорость поступления биогенов недалеко от «оптимальной», то однородное равновесие локально устойчиво и фазовые траектории нераспределенной модели приближаются к нему (пример на рис. 2);

2. При недостаточной скорости поступления биогенов однородное равновесие оказывается неустойчивым и динамика плотности фитопланктона, а вместе с ней концентрации биогенных веществ и метаболитов характеризуется незатухающими колебаниями (рис. 3).

3. Слишком большая скорость поступления биогенов также приводит к потере устойчивости однородного равновесия; при этом рост фитопланктона ограничивается метаболитом и значения двух переменных (x и M) фиксируются на некоторых постоянных уровнях, а третья переменная модели s бесконечно растет. Эта ситуация позволяет наблюдать эффект именно эктокринного регулирования роста фитопланктона, когда в условиях избыточного поступления питательных веществ биогены уже не являются ограничителями роста фитопланктона. На рис. 4,а – пример динамики модели (5); на начальных стадиях все показатели системы флуктуируют, при этом появляются пространственно неоднородные распределения (рис. 4,б); затем происходит стабилизация переменных x и M .

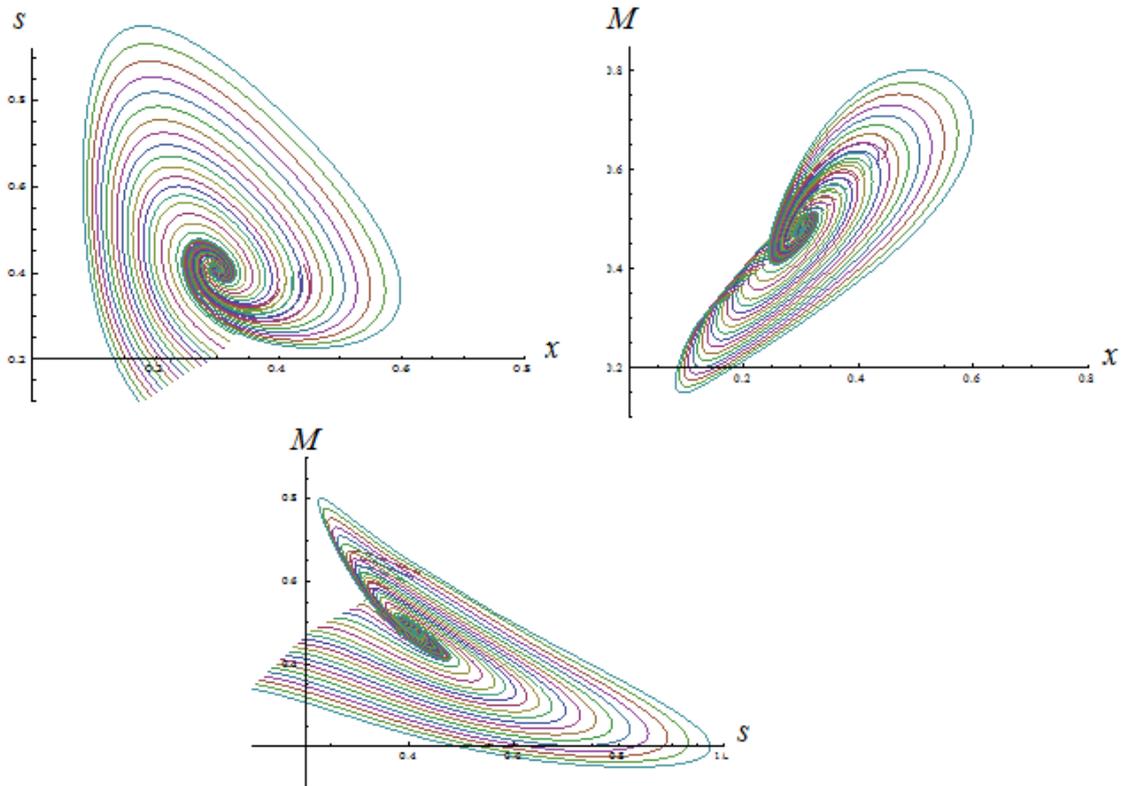


Рис. 2. Проекция фазового портрета системы (5) на координатные плоскости. Значения параметров: $\varepsilon = 0.5$, $c = 0.15$, $\delta = 0.5$, $\alpha_{max} = 1.5$, $M_{opt} = 1$, $\beta = 0.8$. Фазовые траектории приближаются к равновесию: $x = 0.3$, $s = 0.21$, $M = 0.48$.

x - зеленый s - голубой M - красный

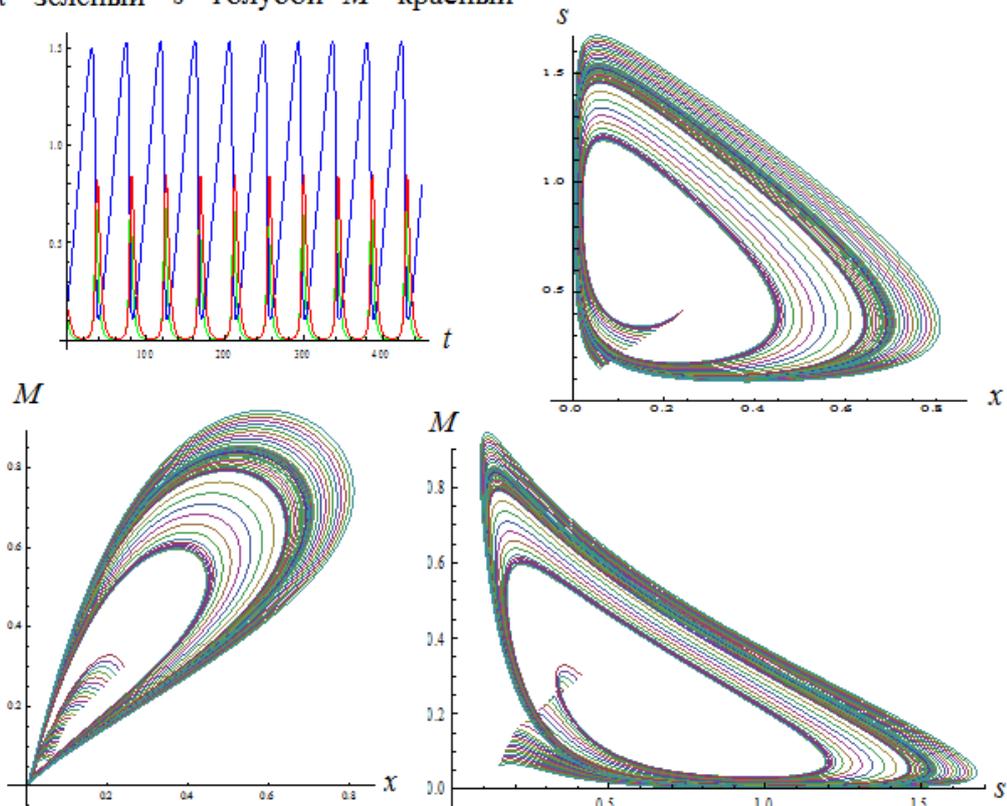


Рис. 3. Незатухающие колебания плотности фитопланктона x , концентрации биогенных веществ s и метаболита M (рисунок в верхнем левом углу). Проекция фазового портрета модели (5) на координатные плоскости. Значения параметров: $\varepsilon = 0.5$, $c = 0.05$, $\delta = 0.5$, $\alpha_{max} = 1.5$, $M_{opt} = 1$, $\beta = 0.8$.

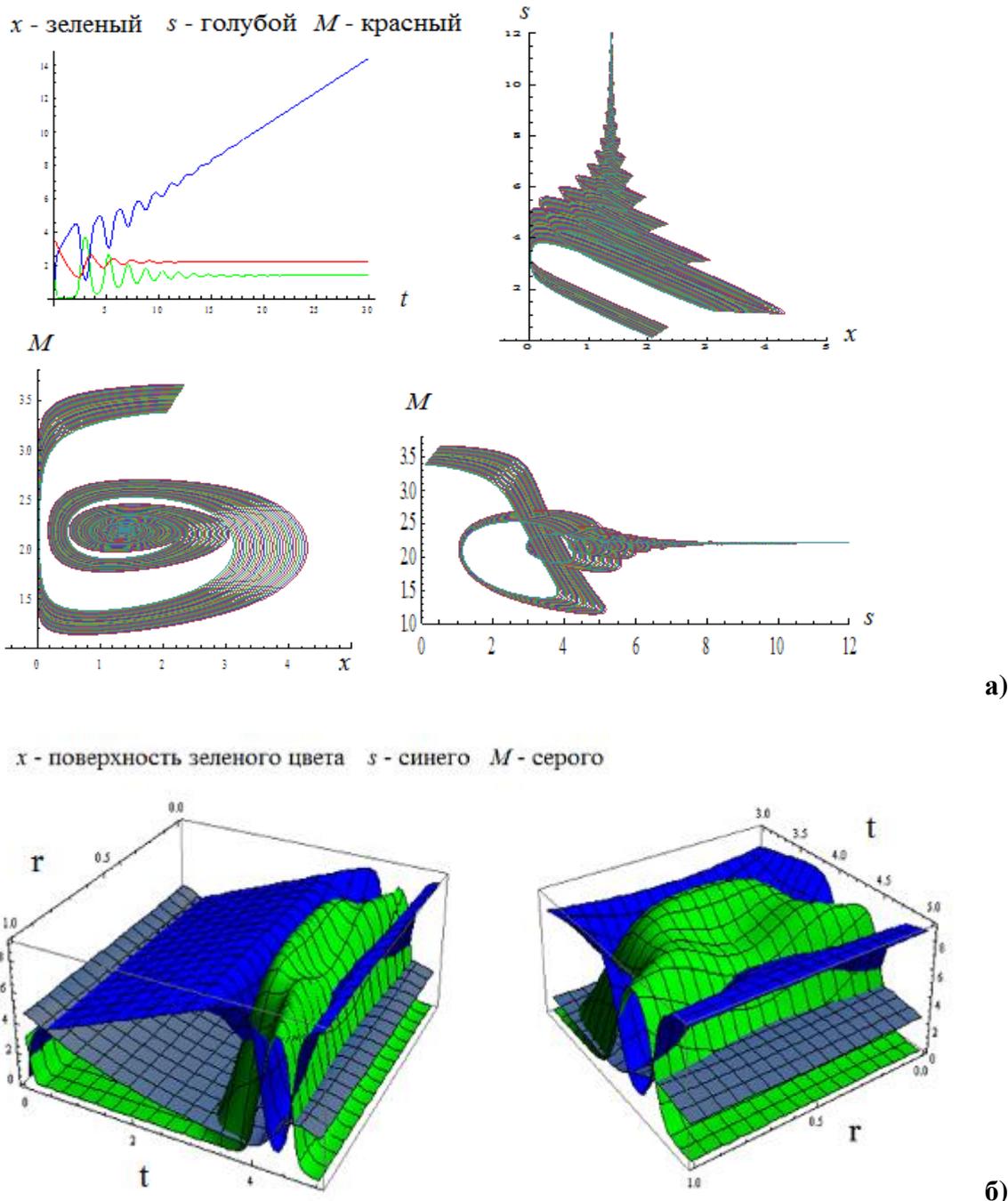


Рис. 4. Контроль фитопланктона метаболитом, а не питанием. (а) Проекция фазового портрета системы (5) на координатные плоскости и динамика показателей (рисунок в верхем левом углу). Фазовые траектории переменных x и M приближаются к равновесию: $x = 2.2$, $M = 3.52$; а концентрация биогенных веществ s бесконечно растет. (б) Пространственные распределения модели; в качестве граничных условий на краях отрезка $[0,1]$ взяты решения нераспределенной модели. Значения параметров: $\varepsilon = 0.5$, $c = 1.1$, $\delta = 0.5$, $\alpha_{max} = 1.5$, $M_{opt} = 1$, $\beta = 0.8$, $D^x = 0.15$, $D^s = 0.35$, $D^M = 0.35$.

Пространственная неоднородность, полученная в распределенной модели (рис. 4,б) со временем исчезает. Уменьшение коэффициентов диффузии D^x , D^s , D^M до 10^{-5} – 10^{-6} позволяет наблюдать легкую неоднородность распределений модели в области 1 (т.е., когда скорость поступления биогенов недалеко от «оптимальной») (рис. 5).

Введение нелинейного вида зависимости скорости роста фитопланктона от концентрации метаболита в модель эктокринного регулирования динамики фитопланктона дает вполне адекватную динамику отдельного вида фитопланктона и позволяет описать способность метаболитов контролировать рост фитопланктона даже

в условиях избытка биогенных веществ, что соответствует наиболее современным представлениям о функционировании гидробиоценоза. При этом в рамках данной модели не удастся получить ярко выраженных устойчивых пространственно неоднородных распределений фитопланктона.

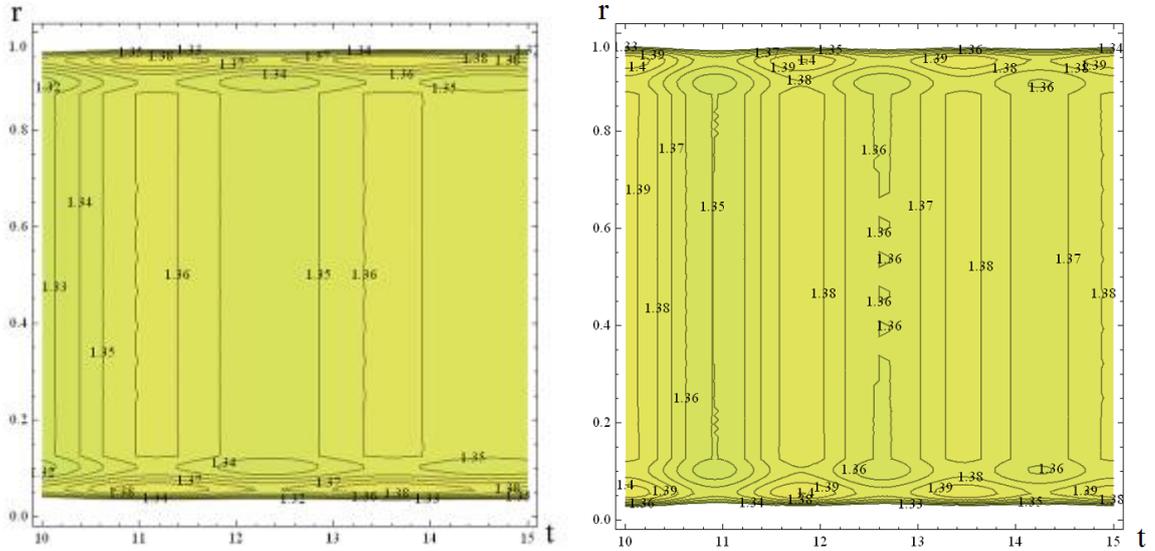


Рис. 5. Пространственные распределения модели (5); в качестве граничных условий на краях отрезка $[0,1]$ взяты решения нераспределенной модели. Значения параметров: $\varepsilon = 0.5$, $\delta = 0.5$, $\alpha_{max} = 1.5$, $M_{opt} = 1$, $\beta = 0.8$, $D^x = 0.0000015$, $D^s = 0.0000035$, $D^M = 0.0000035$. Слева $c = 0.25$, справа $c = 0.45$.

Модель с одним метаболитом, который увеличивает как скорость роста фитопланктона, так и его смертность

Если предположить, что выделяемый фитопланктоном метаболит оказывает разнонаправленное действие на его динамику, т.е. способствует увеличению как скорости роста, так и смертности, то исходная модель (1) примет вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t} = D^x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2} + x((\alpha_0 + \gamma_1 M)s - (\delta_0 + \gamma_2 M)), \\ \frac{\partial s}{\partial t} = D^s \frac{\partial^2 s}{\partial r^2} - x(\alpha_0 + \gamma_1 M)s + c, \\ \frac{\partial M}{\partial t} = D^M \frac{\partial^2 M}{\partial r^2} + \beta x - \varepsilon M. \end{cases} \quad (9)$$

Здесь $(\alpha_0 + \gamma_1 M)$ – удельная скорость роста фитопланктона при единичной концентрации биогенов; линейно зависит от плотности метаболита; $(\delta_0 + \gamma_2 M)$ – удельная смертность фитопланктона, также линейно зависит от плотности метаболита.

Модель (9) имеет два однородных по пространству решения, но одно из них всегда отрицательное $\{x < 0, s < 0, M < 0\}$, а второе – положительное $x \geq 0, s \geq 0, M \geq 0$:

$$\begin{cases} x = \frac{\varepsilon}{2\gamma_2\beta} \left(-\delta_0 \pm \sqrt{\delta_0^2 + 4c\gamma_2\beta/\varepsilon} \right), \\ s = c / (x(\alpha_0 + \gamma_1\beta x/\varepsilon)), \\ M = \beta x / \varepsilon. \end{cases} \quad (10)$$

Исследуем однородное положительное решение (10) на устойчивость. Собственные значения данного равновесия определяются из уравнения:

$$\beta\gamma_2 cx/s + \varepsilon c^2/(xs) + \lambda(c\varepsilon/s - x\beta(\gamma_1 s - \gamma_2) + c^2/(xs)) + \lambda^2(c + \varepsilon/s) + \lambda^3 = 0. \quad (11)$$

Используя критерий Гурвица для системы третьего порядка и учитывая естественные ограничения на переменные модели ($x \geq 0, s \geq 0, M \geq 0$), получим систему достаточных условий устойчивости однородного равновесия:

$$\begin{cases} \varepsilon c/s - \beta x(\gamma_1 s - \gamma_2) + c^2/(xs) > 0, \\ (\varepsilon + c/s)(\varepsilon c/s - \beta x(\gamma_1 s - \gamma_2) + c^2/(xs)) - (\beta\gamma_2 cx/s + \varepsilon c^2/(xs)) > 0. \end{cases} \quad (12)$$

Численное исследование динамики модели (9) при различных значениях параметров показало, что преобладают решения в виде расходящихся колебаний с выходом за пределы положительного полупространства (рис. 6).

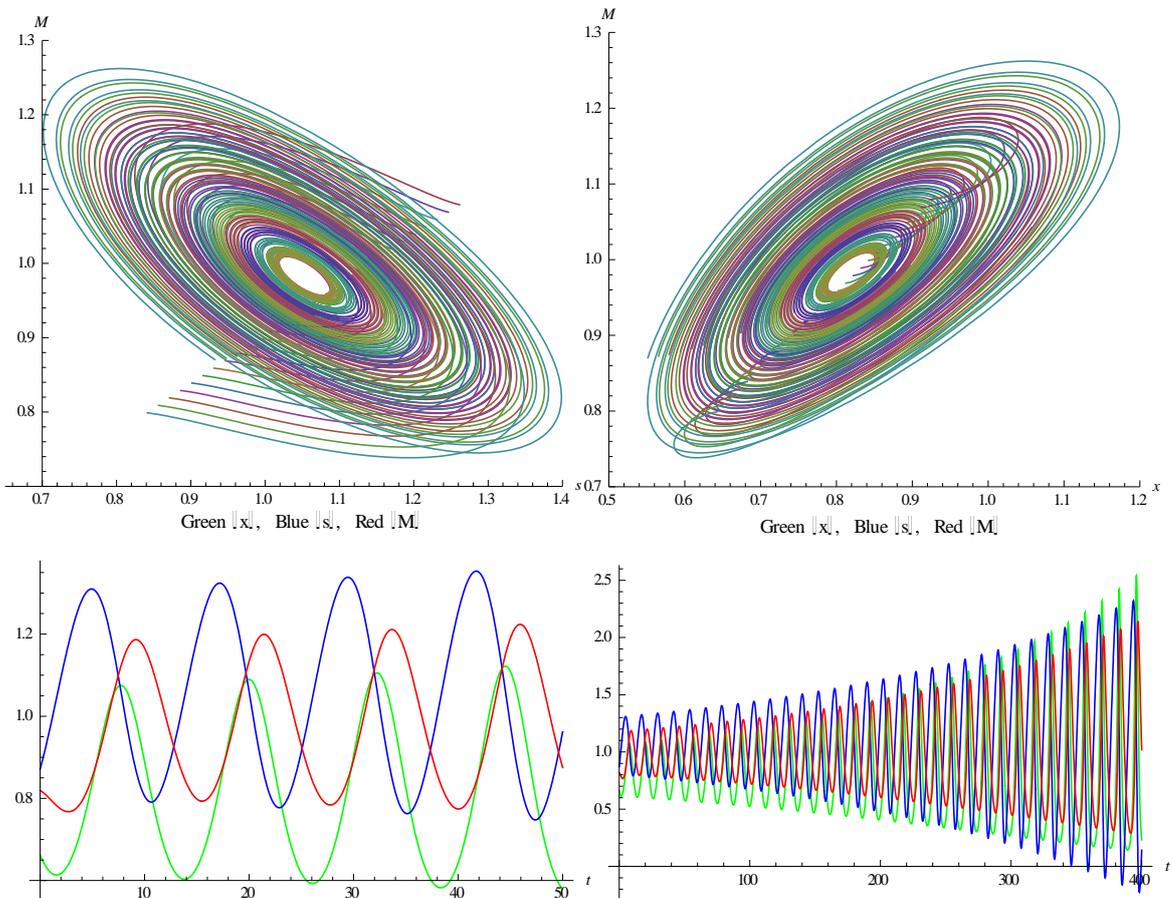


Рис. 6. Проекция фазового портрета модели (9) на координатные плоскости. Незатухающие колебания плотности фитопланктона x , концентрации биогенных веществ s и метаболита M (рисунок в левом нижнем углу); увеличение временного периода (t) показывает, что колебания расходящиеся и переменные модели оказываются в области отрицательных значений (рисунок справа внизу). Значения параметров: $\varepsilon = 0.5, c = 0.45, \gamma_1 = 0.05, \gamma_2 = 0.08, \delta_0 = 0.5, \alpha_0 = 0.5, \beta = 0.6$.

При крайне низких значениях скорости поступления биогена c переменные модели $\{x, s$ и $M\}$ достаточно долго остаются в области положительных значений ($t \approx$ до 1000), и можно даже увидеть примерно стабильный уровень плотности фитопланктона и метаболита при резко возрастающей концентрации биогена, т.е. эффект контроля роста фитопланктона путем метаболического воздействия вместо ограничения по питанию. Однако со временем, хотя и очень медленно, легкие колебания усиливаются и из некоторых начальных условий показатели модели (9) все же попадают в область отрицательных значений (рис. 7).

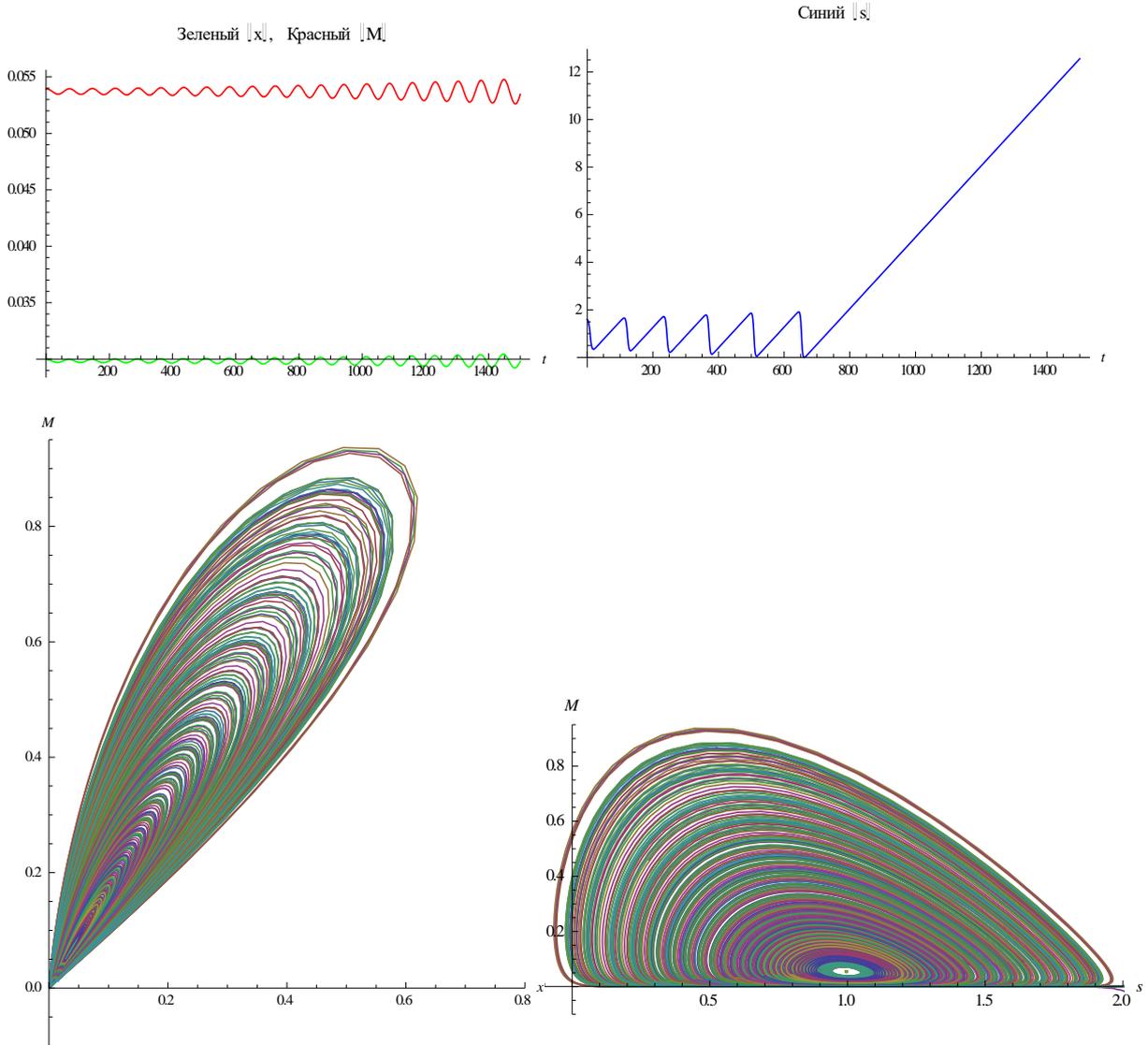


Рис. 7. Пример динамики плотности фитопланктона x , концентрации биогенных веществ s и метаболита M (рисунки сверху). Проекция фазового портрета модели (9) на координатные плоскости (рисунок внизу). Значения параметров: $\varepsilon = 0.5$, $c = 0.015$, $\gamma_1 = 0.05$, $\gamma_2 = 0.01$, $\delta_0 = 0.5$, $\alpha_0 = 0.5$, $\beta = 0.9$.

Таким образом, динамика модели (9), в которой один и тот же метаболит, выделяемый фитопланктоном, увеличивает его скорость роста и смертность линейно, оказывается значительно менее адекватной, чем динамика модели (5) с нелинейным эффектом эктокринного регулирования. По-видимому, механизм воздействия на разнонаправленные процессы не является линейным, либо осуществляется путем выделения различных химических веществ (метаболитов) и, возможно, даже не одним и тем же видом фитопланктона.

Модель с двумя метаболитами, один из которых является стимулятором роста фитопланктона, а второй ингибитором

Продолжим моделирование разнонаправленного действия выделяемых фитопланктоном метаболитов, предположив, что стимулятором роста является метаболит типа 1, а ингибитором – метаболит типа 2. Тогда модель (1) перепишем в виде:

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t} = D^x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2} + x((\alpha_0 + \gamma_1 M_1 - \gamma_2 M_2)s - \delta), \\ \frac{\partial s}{\partial t} = D^s \frac{\partial^2 s}{\partial r^2} - x(\alpha_0 + \gamma_1 M_1 - \gamma_2 M_2)s + c, \\ \frac{\partial M_1}{\partial t} = D^{M_1} \frac{\partial^2 M_1}{\partial r^2} + \beta_1 x - \varepsilon_1 M_1, \\ \frac{\partial M_2}{\partial t} = D^{M_2} \frac{\partial^2 M_2}{\partial r^2} + \beta_2 x - \varepsilon_2 M_2. \end{cases} \quad (13)$$

Здесь $M_1(r, t)$ и $M_2(r, t)$ – плотности метаболитов первого и второго типа соответственно; D^{M_1} и D^{M_2} – коэффициенты диффузии для метаболитов; $(\alpha_0 + \gamma_1 M_1 - \gamma_2 M_2)$ – удельная скорость роста фитопланктона при единичной концентрации биогенов; линейно зависит от плотности метаболитов.

Модель (13) имеет единственное однородное по пространству решение:

$$\begin{cases} x = c / \delta, \\ s = \delta / (\alpha_0 + \gamma_1 \beta_1 c / \delta \varepsilon_1 - \gamma_2 \beta_2 c / \delta \varepsilon_2), \\ M_1 = \beta_1 c / \delta \varepsilon_1, \\ M_2 = \beta_2 c / \delta \varepsilon_2, \end{cases} \quad (14)$$

которое корректно, если равновесные значения x , s , M_1 и M_2 положительные. Для этого необходимо чтобы выполнялось неравенство $\alpha_0 + \gamma_1 \beta_1 c / \delta \varepsilon_1 > \gamma_2 \beta_2 c / \delta \varepsilon_2$; или в равновесии $\alpha_0 > \gamma_2 M_2 - \gamma_1 M_1$, т.е. количество метаболитов в среде должно быть таким, чтобы скорость роста фитопланктона оставалась положительной.

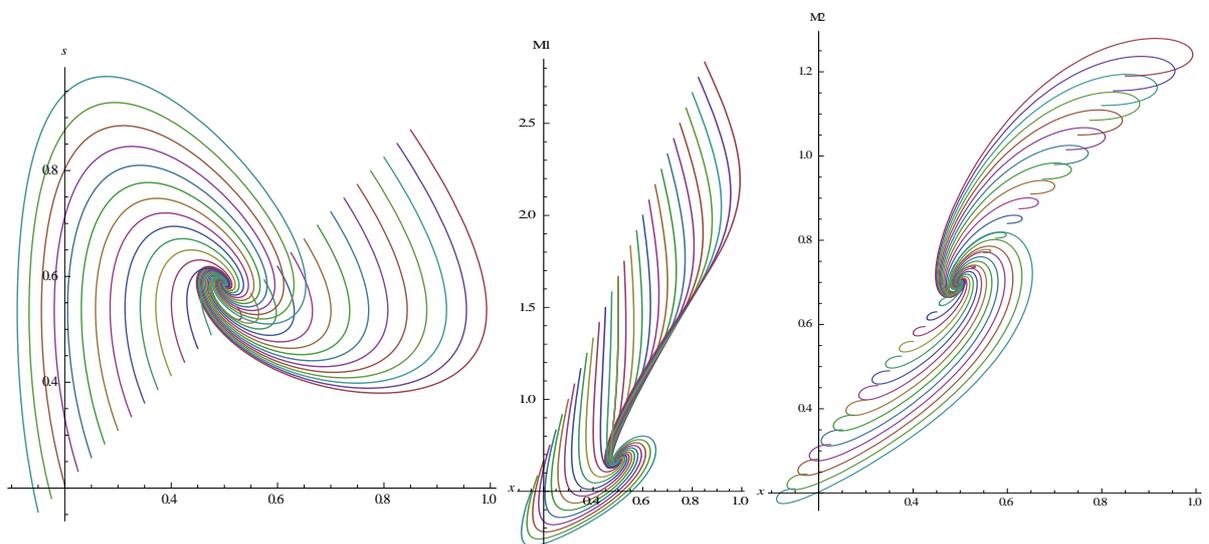


Рис. 8. Проекция фазового портрета системы (13) на координатные плоскости. Значения параметров: $\varepsilon_1 = 0.6$, $\varepsilon_2 = 0.5$, $c = 0.25$, $\gamma_1 = 0.15$, $\gamma_2 = 0.28$, $\delta = 0.5$, $\alpha_0 = 0.95$, $\beta_1 = 0.8$, $\beta_2 = 0.7$. Фазовые траектории приближаются к равновесию: $x = 0.5$, $s = 0.52$, $M_1 = 0.67$, $M_2 = 0.7$.

Численное исследование динамики модели (13) вблизи однородного равновесия (14) можно описать в виде трех типовых вариантов аналогично модели (5):

– если скорость поступления биогенов недалеко от «оптимальной», то однородное равновесие локально устойчиво и фазовые траектории нераспределенной модели приближаются к нему (пример на рис. 8); при слишком большой скорости поступления биогенов можно наблюдать эффект стабилизации роста фитопланктона за счет

действия метаболитов (рис. 9); значения трех переменных (x , M_1 и M_2) фиксируются на некоторых постоянных уровнях, а третья переменная модели s бесконечно растет.

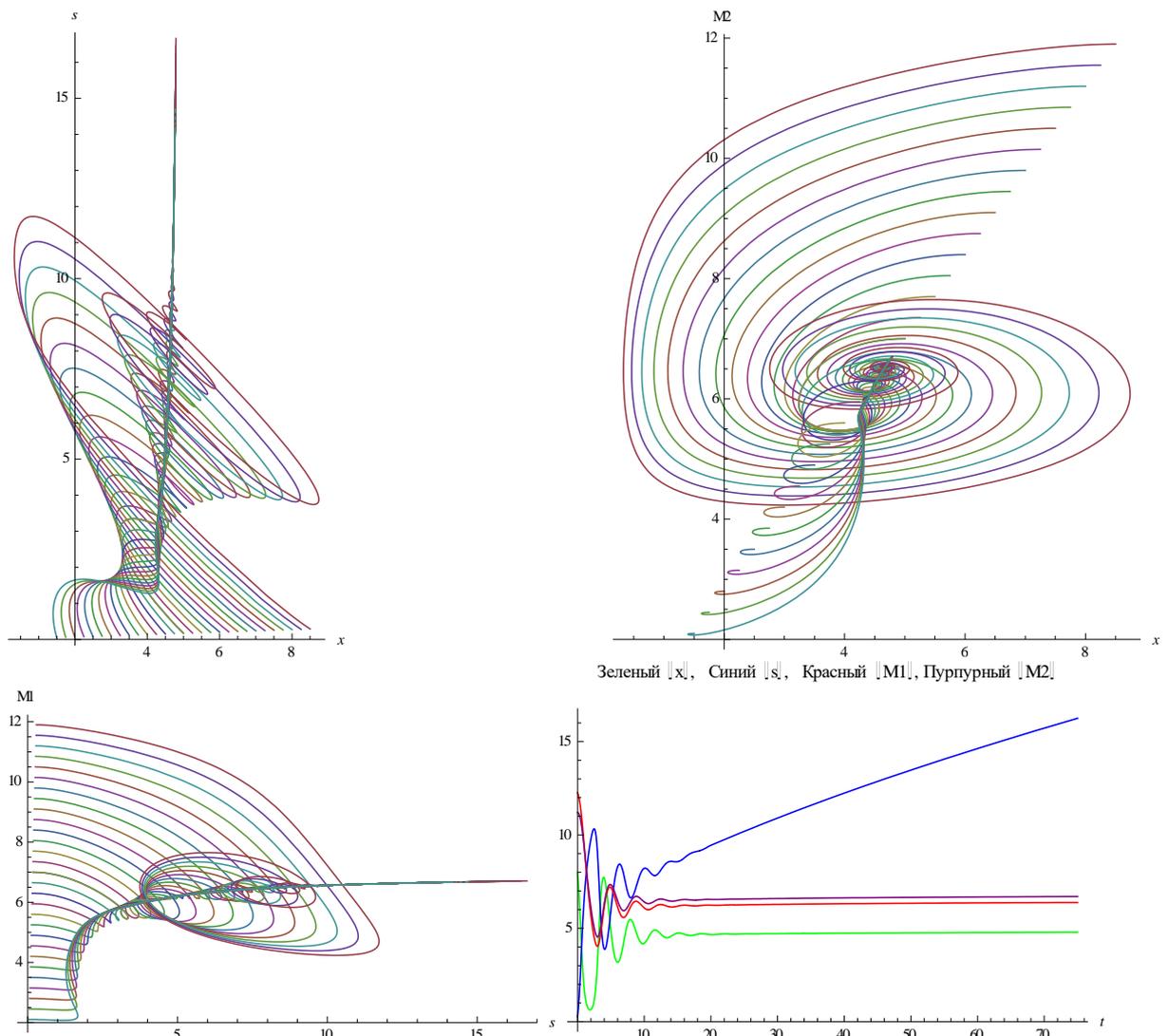


Рис. 9. Стабилизация плотности фитопланктона за счет метаболитического воздействия в условиях избытка питания. Проекция фазового портрета системы (13) на координатные плоскости и динамика показателей (рисунок в нижнем правом углу). Значения параметров: $\varepsilon_1 = 0.6$, $\varepsilon_2 = 0.5$, $c = 2.5$, $\gamma_1 = 0.15$, $\gamma_2 = 0.28$, $\delta = 0.5$, $\alpha_0 = 0.95$, $\beta_1 = 0.8$, $\beta_2 = 0.7$.

– при очень низкой скорости поступления биогенов возникают колебания с большой амплитудой около однородного равновесия, которые медленно затухают (рис. 10); при этом, по-видимому, сужается область притяжения нетривиального равновесия, т.к. из начальных условий, далеких от стационарных, резкие колебания перебрасывают концентрацию фитопланктона в область отрицательных значений, что содержательно означает его вымирание.

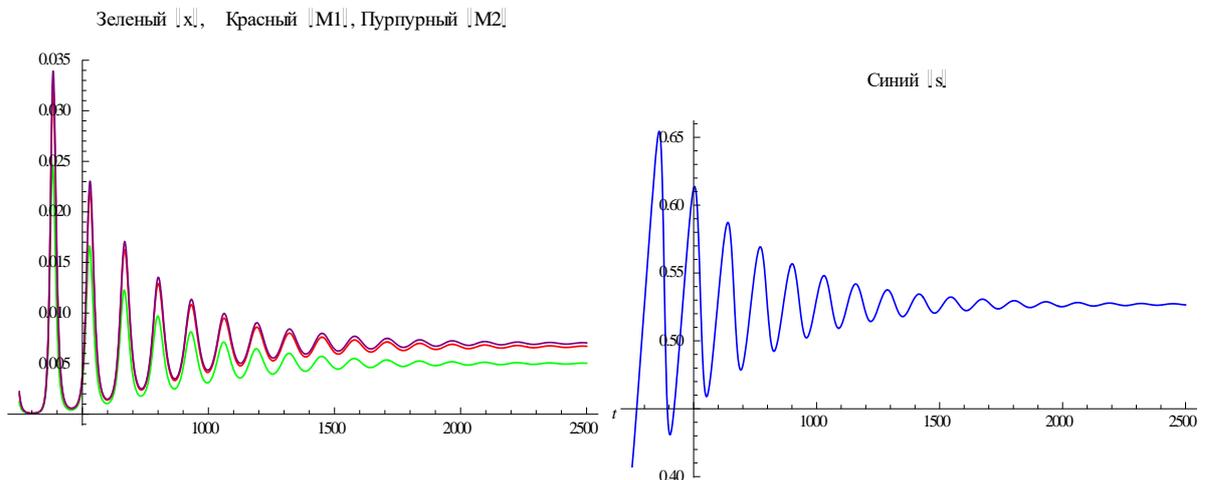


Рис. 10. Затухающие колебания плотности фитопланктона x , концентрации биогенных веществ s и метаболитов M_1 и M_2 . Приближение показателей модели к равновесию: $x = 0.005$, $s = 0.53$, $M_1 = 0.007$, $M_2 = 0.0067$. Значения параметров: $\varepsilon_1 = 0.6$, $\varepsilon_2 = 0.5$, $c = 0.0025$, $\gamma_1 = 0.15$, $\gamma_2 = 0.28$, $\delta = 0.5$, $\alpha_0 = 0.95$, $\beta_1 = 0.8$, $\beta_2 = 0.7$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования разработаны модификации классической пространственно-временной модели динамики фитопланктона, связывающей изменение его плотности $x(r, t)$ и концентрацию биогенных веществ $s(r, t)$ в пространстве и во времени, с целью учесть разнонаправленное действие выделяемых фитопланктоном метаболитов на его динамику. Предложены модели, учитывающие три возможных механизма эктокринной регуляции роста фитопланктона:

- с нелинейной зависимостью скорости роста фитопланктона от концентрации метаболита в среде; когда при небольших концентрациях данного химического вещества оно является стимулятором роста, а при больших – ингибитором;
- с метаболитом, который увеличивает одновременно скорость роста и смертность фитопланктона;
- с двумя различными метаболитами, один из которых увеличивает скорость роста фитопланктона, а второй – уменьшает.

Наиболее адекватной оказалась динамика модели с нелинейной зависимостью скорости роста фитопланктона от концентрации выделяемого им метаболита в среде. Помимо стабильной динамики, когда скорость поступления биогенов близка к «оптимальной» (т.е. питания достаточно); модель демонстрирует возможность возникновения устойчивых колебаний концентрации фитопланктона и биогенов, что можно назвать «оптимистичным» сценарием функционирования биосистемы в условиях нехватки питания. Наиболее ярким результатом, полученным в модели с нелинейным эффектом эктокринного регулирования, является возможность стабилизации роста фитопланктона именно благодаря метаболиту в условиях избыточного поступления биогенов.

Предположение о том, что один и тот же метаболит линейно увеличивает скорость роста и смертность фитопланктона дает модель с крайне неустойчивой динамикой, переменные которой, как правило, оказываются в области отрицательных значений, что связано с наличием второго равновесия в отрицательном полупространстве. По-видимому, разнонаправленное действие должно осуществляться либо как нелинейный эффект воздействия одного и того же вещества на функциональные параметры фитопланктона, либо это должны быть различные химические вещества. Продолжение моделирования, когда разные метаболиты увеличивают и ограничивают скорость роста фитопланктона, оказывается более удачным. Эта модель достаточно устойчива (ее решения не стремятся покинуть положительное полупространство); она также

позволяет наблюдать эффект стабилизации роста фитопланктона за счет действия метаболитов, когда скорость поступления биогенов слишком велика. В случае дефицита питания здесь не возникает устойчивых колебаний концентрации фитопланктона, как в первой модели (с нелинейной зависимостью скорости роста фитопланктона от концентрации метаболита); из начальных условий, близких к стационарным, происходит медленная стабилизация динамики в нетривиальном равновесии, если же начальные условия далеки от стационарных, то популяция фитопланктона вымирает; такое поведение можно назвать «пессимистичным» сценарием функционирования биосистемы в условиях нехватки питания.

Дальнейшее развитие работы видится в расширении предложенных моделей для описания динамики многовидового фитопланктонного сообщества.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток», проект № 15-1-4-0060.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gregg W.W., Conkright M. E. Decadal changes in global ocean chlorophyll. *Geophys. Res. Lett.* 2002. V. 29. № 15. P. 17–30.
2. Lucas C.E. The ecological effects of external metabolites. *Biol. Rev. Cambr. Phil. Sos.* 1947. V. 22. P. 270–295.
3. Ляпунов А.А. Об изучении балансовых соотношений в биоценозе. *Журнал общей биологии.* 1968. Т. 29. № 6. С. 351–359.
4. Thoman R.V., Di Toro D.M., Winfield R.P., O'Connor D.J. *Mathematical modeling of phytoplankton in Lake Ontario.* New York: Manhattan College, 1975. 124 p.
5. Домбровский Ю.А., Черноус Ю.А. Математическая модель трансформации биологических веществ Таганрогского залива. *Тр. ВНИРО.* 1976. Т. 118. С. 78–86.
6. Riley G.A.A. Theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank. *J. Mar. Res.* 1947. V. 6.
7. Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. *Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах.* Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1983. 120 с.
8. Лапин И.А., Едигарова И.А. Взаимодействие экзометаболитов водных организмов с ионами тяжелых металлов в природных водах. *Гидробиологический журнал.* 1990. Т. 26. № 2. С. 3–10.
9. Тамбиев А.Х., Кирикова Н.Н., Лапшин О.М. Изменение фотосинтетической активности микроводорослей под влияние электромагнитного излучения. *Физиология растений.* 1992. Т. 39. № 5. С. 1004–1010.
10. Судницына Д.Н. *Экология водорослей Псковской области: Учебное пособие.* Псков: ПГПУ, 2005. 128 с.
11. Сиренко Л.А. *Физиологические основы размножения сине-зеленых водорослей в водохранилищах.* Киев: Наукова думка, 1972. 203 с.
12. Михеева Т.М. *Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы.* Минск: Изд-во БГУ, 1983. 72 с.
13. Vonney A.P. *Phytoplankton.* London: Edward Arnold, 1975. 212 p.
14. Абросов Н.С., Гительзон И.И. К вопросу о пространственной структуре сообществ океана. В: *Исследование структуры морских экологических систем.* Киев, 1974.
15. Malchow H., Petrovskii S.V., Medvinsky A.B. Numerical study of plankton-fish dynamics in a spatially structured and noisy environment. *Ecological Modelling.* 2002. V. 149. № 3. P. 247–255.
16. Fennel K. Convection and the timing of phytoplankton spring blooms in the western Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 1999. V. 49. № 1. P. 113–128.

17. Webster I.T. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes. *Limnology and Oceanography*. 1990. V. 35. № 5. P. 989–1001.
18. Verhagen J.H.G. Modeling phytoplankton patchiness under the influence of wind-driven currents in lakes. *Limnology and Oceanography*. 1994. V. 39. № 7. P. 1551–1565.
19. Webster I.T., Hutchinson P.A. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes revisited. *Limnology and Oceanography*. 1994. V. 39. № 2. P. 365–373.
20. Kimura S., Kasai A., Nakata H., Sugimoto T., Simpson J.H., Cheok J.V.S. Biological productivity of meso-scale eddies caused by frontal disturbances in the Kuroshio. *ICES Journal of Marine Science*. 1997. V. 54. P. 179–192.
21. Fennel K. The generation of phytoplankton patchiness by mesoscale current patterns. *Ocean Dynamics*. 2001. V. 52. P. 58–70.
22. Федоров В.Д., Кафар-заде Л. Исследование регуляторного действия метаболитов (фильтратов) водорослей на природный планктон. В: *Человек и биосфера*. М.: Изд-во МГУ, 1978. № 2. С. 172–198.
23. Зимина Л.М., Сазыкина Т.Г. Выделение экзометаболических метаболитов микроводорослями как механизм регулирования плотности популяций. *Гидробиологический журнал*. 1987. Т. 23. № 4. С. 50–55.
24. Задереев Е.С. Химические взаимодействия среди планктонных ракообразных. *Журнал общей биологии*. 2002. № 2. С. 149–157.

Материал поступил в редакцию 18.02.2015, опубликован 23.04.2015.