

УДК: 51-76+574.5

Моделирование состояния планктонного сообщества с учетом плотностнозависимой смертности и пространственной активности зоопланктона

Е. Е. Гиричева

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5
Дальневосточный федеральный университет,
Россия, 690950, г. Владивосток, ул. Суханова, д. 8

E-mail: evg.giricheva@yandex.ru

*Получено 16.03.2016, после доработки – 22.04.2016.
Принято к публикации 3.05.2016.*

Рассматривается вертикально-распределенная трехкомпонентная модель морской экосистемы. Состояние планктонного сообщества с учетом питательных веществ анализируется в условиях активных перемещений зоопланктона в вертикальном столбе воды. Аналитически получены условия ДС-неустойчивости системы в окрестности пространственно-однородного равновесия. Численно определены области параметров, при которых пространственно-однородное равновесие устойчиво к небольшим пространственно-неоднородным возмущениям, неустойчиво по Тьюрингу и колебательно неустойчиво. Исследовано влияние параметров, определяющих биологические характеристики зоопланктона и пространственные перемещения планктона, на возможность образования пространственных структур. Показано, что при малой скорости потребления фитопланктона на пространственную неустойчивость существенно влияет убыль зоопланктона, а при больших значениях этого параметра имеют значение перемещение фитопланктона и пространственные перемещения зоопланктона.

Ключевые слова: пространственно-распределенная модель, планктонное сообщество, плотностнозависимая смертность, трофотаксис, ДС-неустойчивость

UDC: 51-76+574.5

Modeling of plankton community state with density-dependent death and spatial activity of zooplankton

E. E. Giricheva

Institute of Automation and Control Processes,
5 Radio st., Vladivostok, 690014, Russia
Far Eastern Federal University,
8 Sukhanov st., Vladivostok, 690950, Russia

E-mail: evg.giricheva@yandex.ru

Retrieved 16.03.2016, after completion – 22.04.2016.

Accepted for publication 3.05.2016.

A vertically distributed three-component model of marine ecosystem is considered. State of the plankton community with nutrients is analyzed under the active movement of zooplankton in a vertical column of water. The necessary conditions of the Turing instability in the vicinity of the spatially homogeneous equilibrium are obtained. Stability of the spatially homogeneous equilibrium, the Turing instability and the oscillatory instability are examined depending on the biological characteristics of zooplankton and spatial movement of plankton. It is shown that at low values of zooplankton grazing rate and intratrophic interaction rate the system is Turing instable when the taxis rate is low. Stabilization occurs either through increased decline of zooplankton either by increasing the phytoplankton diffusion. With the increasing rate of consumption of phytoplankton range of parameters that determine the stability is reduced. A type of instability depends on the phytoplankton diffusion. For large values of diffusion oscillatory instability is observed, with a decrease in the phytoplankton diffusion zone of Turing instability is increases. In general, if zooplankton grazing rate is faster than phytoplankton growth rate the spatially homogeneous equilibrium is Turing instable or oscillatory instable. Stability is observed only at high speeds of zooplankton departure or its active movements. With the increase in zooplankton search activity spatial distribution of populations becomes more uniform, increasing the rate of diffusion leads to non-uniform spatial distribution. However, under diffusion the total number of the population is stabilized when the zooplankton grazing rate above the rate of phytoplankton growth. In general, at low rate of phytoplankton consumption the spatial structures formation is possible at low rates of zooplankton decline and diffusion of all the plankton community. With the increase in phytoplankton predation rate the phytoplankton diffusion and zooplankton spatial movement has essential effect on the spatial instability.

Keywords: spatially extended model, plankton community, density-dependent death, prey-taxis, Turing instability

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 3, pp. 549–560 (Russian).

Введение

Моделирование планктонного сообщества с учетом биогенных элементов (NPZ-модели) основано на описании трофических взаимодействий типа «хищник–жертва». Эти взаимодействия видов исследуются давно в многочисленных работах [Вольтерра, 1976; Колмогоров, 1972; Ризниченко, Рубин, 1993]. Они описываются и дискретными моделями [Hassell, 1978], и обыкновенными дифференциальными уравнениями [Базыкин, 1985; Свирежев, Логофет, 1978; Wangersky, 1978], и уравнениями типа «реакция–диффузия» [Chow, Tam, 1976; Dunbar, 1983; Owen, Lewis, 2001]. Последние представляют пространственное движение компонент как случайные перемещения организмов и вещества.

При исследовании пространственно-неоднородной структуры планктонного сообщества встает вопрос о необходимости учета активных перемещений организмов в столбе воды. Неоднородное по вертикали распределение зоопланктона обусловлено разными причинами: суточными миграциями, вызванными интенсивностью ФАР (фотосинтетически активной радиации), уходом от хищников и поисковым поведением (трофотаксис).

Изучение трофотаксиса началось вслед за многочисленными работами, посвященными исследованию хемотаксиса [Keller, Segel, 1970; Horstmann, 2003; Ivanitsky, Medvinsky, Tsyganov, 1991]. Один из способов его модельного описания состоит в добавлении к уравнению «реакция–диффузия» адвективной скорости собственного перемещения хищника в каждой точке пространства, которая пропорциональна градиенту плотности популяции жертв [Kareiva, Odell, 1987; Turchin, 1998; Березовская, Карев, 1999].

Пространственно-временная динамика популяции зоопланктона определяется как пространственными перемещениями организмов, так и их биологическими характеристиками. Изменение биомассы происходит в результате потребления фитопланктона и смертности особей. Убыль популяции зоопланктона можно описать как

$$M(Z) = mZ + \delta Z^2.$$

Первый член трактуется как естественная смертность, а второе слагаемое — как самоограничение популяции или как внутривидовое хищничество (например, выедание травоядных видов зоопланктона хищными видами). Также квадратичный член интерпретируют как потребление зоопланктона представителями высших трофических уровней (рыбами), не включенными в модель [Steele, Henderson, 1992, 1995; Totterdell, 1993]. При таком описании биомасса высших хищников предполагается пропорциональной биомассе зоопланктона.

Влиянию внутривидовых взаимодействий на поведение всей системы начали уделять внимание с семидесятых годов прошлого века [Базыкин, 1985; Свирежев, Логофет, 1978]. Работа [Polis, 1981] инициировала обсуждения о важной роли механизма каннибализма в популяционной динамике. Кроме того, включение в описание динамики популяций внутривидовых взаимодействий оправдано при изучении больших систем. Это позволяет рассмотреть модели с небольшим количеством компонент, объединяющих несколько видов.

В работах [Kohlmeier, Ebenhoh, 1995; Pitchford, Brindley, 1998] было проведено численное исследование механизма внутривидового хищничества, результатом которого стал вывод о том, что этот тип взаимодействия увеличивает равновесное значение жертв и стабилизирует равновесное состояние, когда интенсивность взаимодействия невелика. Одним из выводов исследований [Pitchford, Brindley, 1998; Ruan et al., 2007; Jang et al., 2005] стал тот факт, что внутривидовые взаимодействия оказывают стабилизирующее действие на систему. Даже при небольшой интенсивности взаимодействий система от хаотической динамики переходит к устойчивому режиму.

Для NPZ-модели с учетом плотностнозависимой смертности, рассматриваемой в данной работе, без учета пространственной динамики [Гиричева, 2014] было показано, что соотношение скоростей потребления фитопланктона и убыли зоопланктона влияет не только на количественное состояние популяции, но и на устойчивость равновесного состояния системы. Учет

в модели пространственных процессов может как обеспечить устойчивые режимы функционирования планктонного сообщества, так и стать причиной пространственно-временной неустойчивости.

Возникновение пространственных структур, как было показано Тьюрингом [Turing, 1952], возможно в системах, состоящих как минимум из двух компонент, взаимодействие которых описывается нелинейной функцией, а коэффициенты диффузии заметно отличаются. Позднее идеи Тьюринга были реализованы и в системах планктонных сообществ [Segel, Jackson, 1972; Levin, Segel, 1976; Malchow, 1993]. В работах было предложено обоснование пятнистости распределения планктона, а также показано, что возникновение пространственной и пространственно-временной неустойчивости может быть связано лишь с биологическими характеристиками, а не вызвано неоднородностью окружающей среды [Petrovskii, Malchow, 1999; Petrovskii, Malchow, 2001; Steele, Henderson, 1992].

Вертикальное распределение зоопланктона определяется как биотическими (пища), так и абиотическими факторами (температура, кислород, свет). Структура вертикального распределения является динамичной, то есть образуется в результате случайных и направленных перемещений [Lampert, Grey, 2003]. Известно, что распределение зоопланктона по вертикали зависит также от его плотности. При высокой плотности встречи организмов становятся слишком частыми, что нарушает непрерывный процесс фильтрации и в результате приводит к сокращению потребления фитопланктона [Hayward, Gallup, 1976; Helgen, 1987].

Цель данной работы: определить, насколько биологические характеристики зоопланктона (скорости потребления фитопланктона и убыли), а также его пространственная активность влияют на устойчивость пространственно-однородного распределения популяций и на возможность образования пространственных структур.

Описание модели

Пространственно-временную динамику системы опишем уравнениями типа «реакция–адвекция–диффузия»:

$$\begin{aligned}\frac{\partial N}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + F_N(N, P, Z), \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + F_P(N, P, Z), \\ \frac{\partial Z}{\partial t} &= D_3 \frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} - \frac{\partial}{\partial x} \left(\chi Z \frac{\partial P}{\partial x} \right) + F_Z(N, P, Z).\end{aligned}\quad (1)$$

Здесь $N(x, t)$ — концентрация питательных веществ в момент времени t в точке x , $P(x, t)$, $Z(x, t)$ — плотности биомассы фитопланктона и зоопланктона. Система рассматривается в одномерной области $[0, \bar{x}]$. Это может быть столб воды в поверхностном слое океана. Границы области представляют границу с атмосферой ($x = 0$) и глубину перемешанного слоя ($x = \bar{x}$). Функции $F_N(N, P, Z)$, $F_P(N, P, Z)$, $F_Z(N, P, Z)$ описывают локальную кинетику компонент системы. Случайные пространственные перемещения описываются турбулентной диффузией. Направленное движение зоопланктона моделируется в соответствии с предположением о пропорциональности скорости перемещения хищника градиенту плотности популяции жертв: $\frac{\partial}{\partial x} \left(\chi Z \frac{\partial P}{\partial x} \right)$. Граничные условия описывают нулевой поток через границу:

$$\frac{\partial N}{\partial x}(t, 0) = \frac{\partial N}{\partial x}(t, \bar{x}) = 0, \quad \frac{\partial P}{\partial x}(t, 0) = \frac{\partial P}{\partial x}(t, \bar{x}) = 0, \quad \frac{\partial Z}{\partial x}(t, 0) = \frac{\partial Z}{\partial x}(t, \bar{x}) = 0. \quad (1a)$$

Соответствующие кинетические уравнения для модели (1) имеют вид

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= F_N(N, P, Z) = Q_1(N_0 - N) + \beta(m_p P + m_z Z + \gamma Z^2) - \frac{\mu_p N}{K_N + N} P, \\ \frac{dP}{dt} &= F_P(N, P, Z) = \frac{\mu_p N}{K_N + N} P - \frac{\mu_z P}{K_p + P} Z - (m_p + Q_2)P, \\ \frac{dZ}{dt} &= F_Z(N, P, Z) = \frac{\alpha \mu_z P}{K_p + P} Z - \delta Z^2 - (m_z + Q_3)Z. \end{aligned} \quad (2)$$

Потребление фитопланктоном питательных веществ и зоопланктоном фитопланктона описывают функции Холлинга второго типа с максимальными скоростями потребления μ_p , μ_z и константами полунасыщения K_N , K_p . Фитопланктон отмирает с удельной скоростью m_p и вымывается со скоростью Q_2 . Эффективность питания зоопланктона — α , а убыль происходит за счет вымывания со скоростью Q_3 , естественной смертности ($m_z Z$) и выедания зоопланктона (δZ^2). Мертвая органика реминерализуется с коэффициентом β , пополнение питательных веществ происходит также за счет притока извне, где их концентрация предполагается равной N_0 .

Исследование модели

Достаточные условия существования положительного равновесия $E(N^*, P^*, Z^*)$ системы (2) получены в работе [Гиричева, 2014]. Исследовать устойчивость $E(N^*, P^*, Z^*)$ удалось лишь численно. Пусть в окрестности равновесия $E(N^*, P^*, Z^*)$ система (2) асимптотически устойчива, т. е. корни характеристического уравнения

$$\begin{aligned} \lambda^3 + p_2 \lambda^2 + p_1 \lambda + p_0 &= 0, \\ p_2 &= -(a_{11} + a_{22} + a_{33}), \\ p_1 &= a_{11} a_{22} + a_{11} a_{33} + a_{22} a_{33} - a_{23} a_{32} - a_{12} a_{21}, \\ p_0 &= a_{11} a_{23} a_{32} + a_{12} a_{21} a_{33} - a_{13} a_{21} a_{32} - a_{11} a_{22} a_{33} \end{aligned} \quad (3)$$

имеют отрицательные действительные части. Здесь a_{ij} — элементы матрицы Якоби системы (2) в точке $E(N^*, P^*, Z^*)$. В соответствии с критерием Рауса–Гурвица это выполняется, если $p_2 > 0$, $p_0 > 0$, $p_2 p_1 - p_0 > 0$.

Рассмотрим вопрос устойчивости равновесия $E(N^*, P^*, Z^*)$ относительно пространственно-неоднородных возмущений. Линеаризуем систему (1) в окрестности равновесия $E(N^*, P^*, Z^*)$:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{N}}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 \bar{N}}{\partial x^2} + a_{11} \bar{N} + a_{12} \bar{P} + a_{13} \bar{Z}, \\ \frac{\partial \bar{P}}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 \bar{P}}{\partial x^2} + a_{21} \bar{N} + a_{22} \bar{P} + a_{23} \bar{Z}, \\ \frac{\partial \bar{Z}}{\partial t} &= D_3 \frac{\partial^2 \bar{Z}}{\partial x^2} - \chi Z^* \frac{\partial^2 \bar{P}}{\partial x^2} + a_{32} \bar{P} + a_{33} \bar{Z}. \end{aligned} \quad (4)$$

Здесь $\bar{N}(x, t)$, $\bar{P}(x, t)$, $\bar{Z}(x, t)$ — малые возмущения равновесия $E(N^*, P^*, Z^*)$. Следуя теории линейной устойчивости, решение системы (4) может быть записано в виде суперпозиции волн

вида

$$\bar{N}(x,t) = N_k e^{\lambda t} \cos kx, \bar{P}(x,t) = P_k e^{\lambda t} \cos kx, \bar{Z}(x,t) = Z_k e^{\lambda t} \cos kx, \quad (5)$$

где $k = n\pi/\bar{x}$ — волновое число для моды $n = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$, N_k, P_k, Z_k — амплитуды колебаний, λ — скорость роста решения. Заметим, что решения (5) удовлетворяют и граничным условиям (1а). Подставляя (5) в (4) и сокращая на $e^{\lambda t} \cos kx$, получим систему вида

$$M \cdot (N_k, P_k, Z_k)^T = 0, \quad M = \begin{pmatrix} \lambda + k^2 D_1 - a_{11} & -a_{12} & -a_{13} \\ -a_{21} & \lambda + k^2 D_2 - a_{22} & -a_{23} \\ 0 & -k^2 \chi Z^* - a_{32} & \lambda + k^2 D_3 - a_{33} \end{pmatrix}.$$

Характеристическое уравнение системы:

$$\varphi(\lambda) = \lambda^3 + r_2(k^2)\lambda^2 + r_1(k^2)\lambda + r_0(k^2) = 0, \quad (6)$$

$$r_2(k^2) = k^2(D_1 + D_2 + D_3) + p_2,$$

$$r_1(k^2) = k^4(D_1 D_2 + D_1 D_3 + D_2 D_3) - k^2(D_1(a_{22} + a_{33}) + D_2(a_{11} + a_{33}) + D_3(a_{11} + a_{22})) + \chi Z^* a_{23} + p_1,$$

$$r_0(k^2) = k^6 D_1 D_2 D_3 - k^4(D_1 D_2 a_{33} + D_1 D_3 a_{22} + D_2 D_3 a_{11} + \chi Z^* D_1 a_{23}) + k^2(D_1(a_{22} a_{33} - a_{23} a_{32}) + D_2 a_{11} a_{33} + D_3(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21})) + \chi Z^*(a_{11} a_{23} - a_{13} a_{21}) + p_0.$$

Коэффициенты характеристического уравнения системы (2) p_2, p_1, p_0 определяются в соответствии с (3). Для того чтобы равновесие $E(N^*, P^*, Z^*)$ было устойчиво относительно пространственных возмущений, действительные части всех корней уравнения (6) должны быть отрицательны для всех k^2 . По критерию Рауса–Гурвица для этого должны выполняться условия $r_2(k^2) > 0, r_0(k^2) > 0, r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) > 0 \forall k^2 > 0$ (при $k^2 = 0$ условия выполняются). Если $E(N^*, P^*, Z^*)$ — устойчивое равновесие в однородной среде, то $p_2 > 0, p_0 > 0, p_2 p_1 - p_0 > 0$, а значит, $r_2(k^2) > 0$.

Выясним вопрос существования ДС-неустойчивости (неустойчивости Тьюринга), т. е. условия возникновения пространственных структур. Признаком ДС-неустойчивости [Васильев, Романовский, Яхно, 1987] является отрицательность свободного члена уравнения (6). Перепишем свободный член в виде

$$r_0(k^2) = s_3(k^2)^3 + s_2(k^2)^2 + s_1(k^2) + p_0, \quad (7)$$

где

$$\begin{aligned} s_3 &= D_1 D_2 D_3, \\ s_2 &= -(D_1 D_2 a_{33} + D_1 D_3 a_{22} + D_2 D_3 a_{11} + \chi Z^* D_1 a_{23}), \\ s_1 &= D_1(a_{22} a_{33} - a_{23} a_{32}) + D_2 a_{11} a_{33} + D_3(a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) + \chi Z^*(a_{11} a_{23} - a_{13} a_{21}). \end{aligned} \quad (8)$$

Заметим, что $r_0(0) = p_0 > 0, r_0(k^2) \rightarrow \infty$ при $k^2 \rightarrow \infty$. Для того чтобы существовало такое значение k^2 , что $r_0(k^2) < 0$, необходима отрицательность s_1 , либо s_2 , либо обоих. В этом случае свободный член уравнения (6) не имеет положительных корней, либо существуют $0 < (k^2)_1 < (k^2)_2$, такие что $r_0((k^2)_1) = r_0((k^2)_2) = 0, r_0(k^2) < 0$ для всех $(k^2)_1 < k^2 < (k^2)_2$. Тогда существует локальный минимум $(k^2)_{\min} > 0: r_0((k^2)_{\min}) < 0$. Экстремум найдем из усло-

вия $\frac{d(r_0(k^2))}{d(k^2)} = 0$:

$$(k^2)_{extr} = \frac{-s_2 \pm \sqrt{s_2^2 - 3s_1s_3}}{s_3}. \quad (9)$$

Рассмотрим варианты знаков s_1, s_2 . Если $s_1 < 0, s_2 > 0$, то $(k^2)_{extr} = \frac{-s_2 + \sqrt{s_2^2 - 3s_1s_3}}{s_3} > 0$.

Это действительно точка минимума, так как

$$D^2r_0((k^2)_{extr}) = \frac{d^2(r_0(k^2))}{d(k^2)^2} \Big|_{k^2=(k^2)_{extr}} = 6s_3(k^2)_{extr} + 2s_2 > 0. \quad \text{В случае } s_1 < 0, s_2 < 0 \text{ получаем}$$

$$(k^2)_{extr} = \frac{-s_2 + \sqrt{s_2^2 - 3s_1s_3}}{s_3} > 0, \quad D^2r_0((k^2)_{extr}) = -6s_2 + 6\sqrt{s_2^2 - 3s_1s_3} + 2s_2 > 0. \quad \text{Если } s_1 > 0, s_2 < 0, \text{ то}$$

в случае выполнения неравенства $s_2^2 > 3s_1s_3$ существует две точки $(k^2)_{extr}^{1,2} > 0$. Причем

$$D^2r_0\left((k^2)_{extr} = \frac{-s_2 + \sqrt{s_2^2 - 3s_1s_3}}{s_3}\right) > 0.$$

Утверждение. Если выполняется одно из условий

a) $s_1 < 0$,

b) $s_1 > 0, s_2 < 0, s_2^2 > 3s_1s_3$

и $r_0((k^2)_{min}) < 0$, то система (4) является неустойчивой по Тьюрингу в окрестности равновесия $E(N^*, P^*, Z^*)$, где $s_1, s_2, s_3, r_0(k^2)$ определяются в (7)–(8) и $(k^2)_{min}$ — это значение экстремума, определяемое формулой (9).

Численная реализация

Известно, что в двухкомпонентных моделях, описывающих популяционные взаимодействия, ДС-структуры могут генерироваться, если значение коэффициента диффузии жертвы намного меньше соответствующего коэффициента для хищника [Segel and Jackson, 1972]. Также направленные перемещения хищника приводят к их скоплению в областях высокой концентрации жертв. Но пространственная неоднородность может быть и следствием нелинейных биологических процессов [Медвинский и др., 2002].

Для точечной модели (2) было показано [Гиричева, 2014], что на устойчивость равновесия системы влияет фактор самоограничения популяции (параметр, определяющий выедание зоопланктона δ). Однако механизм самоограничения и, как следствие, уравнивания биомассы срабатывает лишь при определенных соотношениях внутритрофического и межпопуляционного хищничества зоопланктона. В данной работе оценим влияние этих биологических характеристик и пространственных перемещений зоопланктона на устойчивость пространственно-однородных равновесий и образование пространственных структур.

Значения параметров для функций локальной кинетики выбраны в соответствии с литературными данными [Roy et al., 2012; Charria et al., 2008]:

$$\beta = 0.1, \alpha = 0.75 \text{ сутки}^{-1}, m_p = 0.08 \text{ сутки}^{-1}, m_z = 0.05 \text{ сутки}^{-1}, \mu_p = 1,$$

$$K_N = 1.5 \text{ ммоль } N m^{-3}, K_p = 1 \text{ ммоль } N m^{-3},$$

$$Q_1 = Q_2 = Q_3 = 0.01 \text{ сутки}^{-1}, N_0 = 20 \text{ ммоль } N m^{-3}.$$

Значение коэффициента вертикальной турбулентной диффузии примесей будем рассматривать из диапазона $0.1\text{--}2\text{ см}^2/\text{с}$ [Озмидов, 1986]. Максимальную глубину положим равной 100 м. Нормируя пространственную координату, принимаем $\bar{x} = 1$. Тогда коэффициенты диффузии питательных веществ и фитопланктона выбираем из диапазона $10^{-7}\text{--}10^{-4}\text{ сутки}^{-1}$.

На рис. 1 и 2 представлены области параметров D_3 и χ , при которых пространственно-однородное равновесие $E(N^*, P^*, Z^*)$, устойчивое в локальной системе (2), устойчиво к небольшим пространственно-неоднородным возмущениям, неустойчиво по Тьюрингу и колебательно неустойчиво. Результаты компьютерного моделирования показывают, что если скорость выедания μ_Z меньше скорости роста фитопланктона (рис. 1), вся область делится на зону устойчивости и неустойчивости по Тьюрингу. С увеличением параметра δ (выедание зоопланктона) зона устойчивости увеличивается, и равновесие ДС-неустойчиво лишь при высокой скорости диффундирования зоопланктона и малой скорости таксиса. С увеличением коэффициента диффузии фитопланктона равновесие становится устойчивым во всей области.

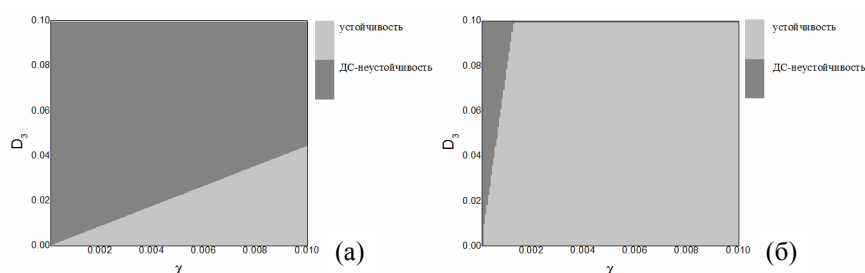


Рис. 1. Бифуркационные диаграммы в плоскости скоростей диффузии D_3 и таксиса χ зоопланктона (коэффициенты диффузии $D_1 = D_2 = 10^{-5}$, скорость выедания $\mu_Z = 0.5$): а) коэффициент выедания зоопланктона $\delta = 0.15$; б) $\delta = 0.3$

В случае более высокой скорости потребления фитопланктона ($\mu_Z = 2.5$) появляются области колебательной неустойчивости (рис. 2). Причем с увеличением диффузии фитопланктона область колебательной неустойчивости вытесняет зону ДС-неустойчивости, увеличивается и область параметров, при которых равновесие устойчиво (рис. 2, а). Увеличение же скорости убывания зоопланктона δ приводит к увеличению области колебательной неустойчивости за счет сокращения области устойчивости. Зона ДС-неустойчивости при этом практически не меняется (рис. 2, б, в).

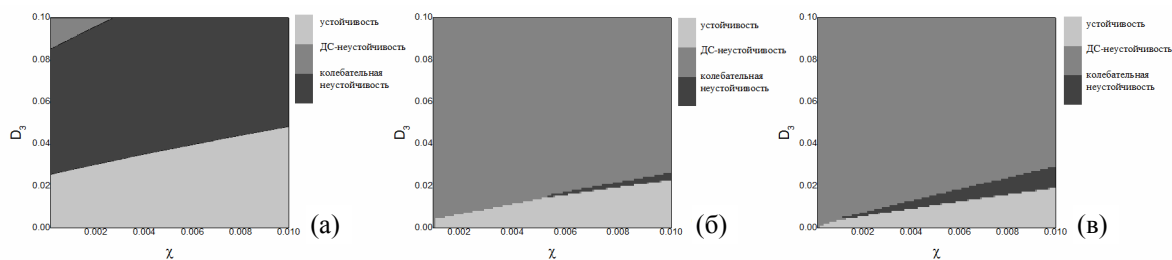


Рис. 2. Бифуркационные диаграммы в плоскости скоростей диффузии D_3 и таксиса χ зоопланктона (скорость выедания $\mu_Z = 2.5$): а) коэффициенты диффузии $D_1 = D_2 = 10^{-4}$, коэффициент выедания зоопланктона $\delta = 0.15$; б) $D_1 = D_2 = 10^{-5}$, $\delta = 0.15$; в) $D_1 = D_2 = 10^{-5}$, $\delta = 0.3$

Далее рассмотрим вопрос влияния биологических характеристик зоопланктона на пространственно-временную динамику сообщества. В этом случае ДС-неустойчивость возможна лишь при $\mu_Z > \mu_P$ и небольшой скорости диффузии фитопланктона (рис. 3, а). Как и на рис. 2, б, в, с увеличением скорости диффузии зоопланктона колебательная неустойчивость вы-

тесняет ДС-неустойчивость, и неустойчивость по Тьюрингу возможна лишь для небольшой области параметров (рис. 3, б).

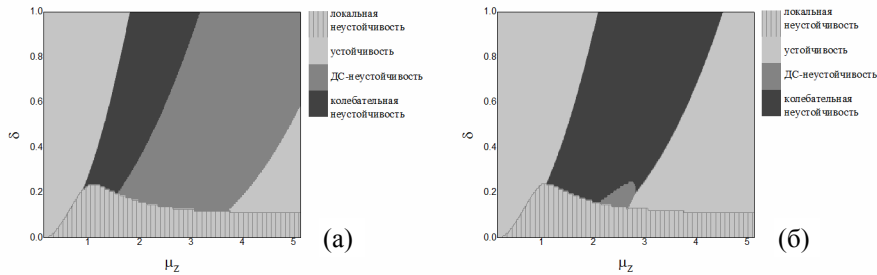


Рис. 3. Бифуркационные диаграммы в плоскости скоростей выедания фитопланктона μ_Z и зоопланктона δ : а) коэффициенты диффузии $D_1 = D_2 = 10^{-6}$, $D_3 = 10^{-3}$, таксиса $\chi = 10^{-4}$; б) $D_1 = D_2 = 10^{-5}$, $D_3 = 0.02$, $\chi = 0.007$

На рис. 4. изображены бифуркационные диаграммы по параметру μ_Z , по оси ординат — средняя по пространству плотность зоопланктона $\langle Z \rangle$. На рис. 4, а, в — вариант пространственно-однородной системы. Учет пространственной неоднородности в случае $\delta = 0.1$ стабилизировал динамику при высоких скоростях потребления фитопланктона. Если не учитывать диффузию зоопланктона, а лишь таксис, динамическое поведение при скорости выедания зоопланктона $\delta = 0.15$ схоже с пространственно-однородным вариантом (рис. 4, д). Учет в модели случайных перемещений зоопланктона меняет динамику системы. Для значений $\mu_Z \approx \mu_P$ в случае $D_3 = 0$ система демонстрировала наиболее неустойчивую динамику (с максимальной амплитудой отклонений от однородного равновесия). При ненулевой диффузии зоопланктона система находится в режиме малых отклонений вблизи однородного равновесия. С увеличением скорости потребления фитопланктона (примерно $\mu_Z \in (1.9, 2.8)$) амплитуда иррегулярных осцилляций увеличивается.

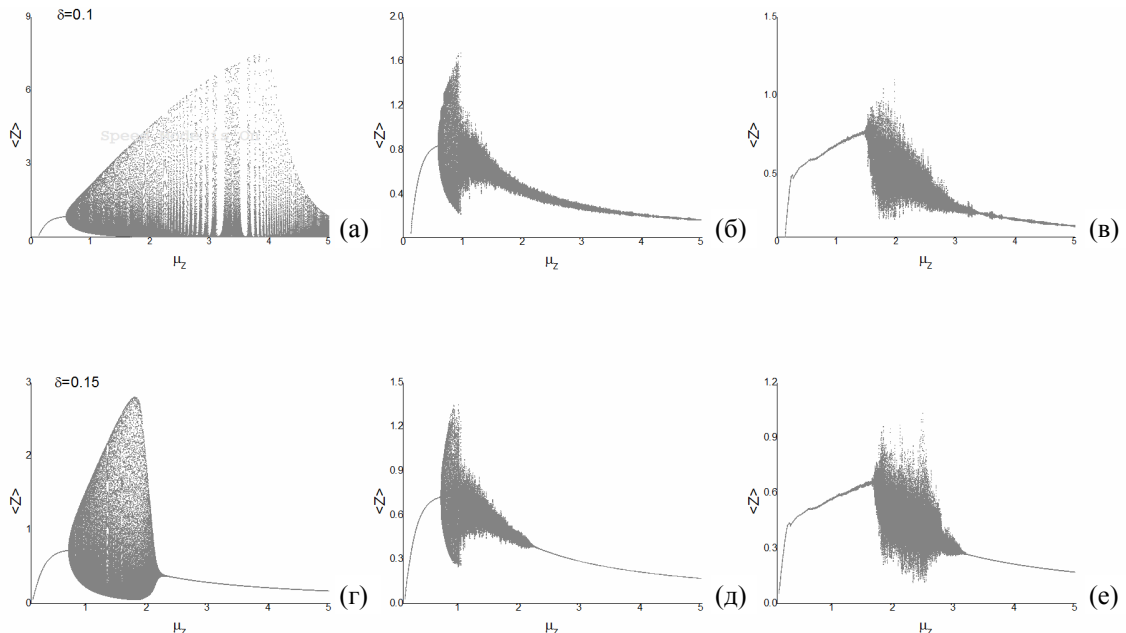


Рис. 4. Бифуркационные диаграммы в плоскости скорости выедания фитопланктона μ_Z и усредненной плотности зоопланктона $\langle Z \rangle$: а), г) коэффициенты диффузии $D_1 = D_2 = D_3 = 0$, скорость таксиса $\chi = 0$; б), д) $D_1 = D_2 = 10^{-6}$, $D_3 = 0$, $\chi = 10^{-6}$; в), е) $D_1 = D_2 = 10^{-6}$, $D_3 = 3 \cdot 10^{-5}$, $\chi = 10^{-6}$

Обсуждение

В работе представлена трехкомпонентная модель пространственно-временной динамики планктонного сообщества с учетом питательных веществ. Аналитическое и численное исследование модели привели к следующим результатам. Были получены условия ДС-неустойчивости системы в окрестности пространственно-однородного равновесия. Условия утверждения выполняются при ограничении на скорость таксиса $\chi < \bar{\chi}(D_1, D_2, D_3)$. Тогда при фиксированных значениях D_1 и D_2 зависимость $\bar{\chi}(D_3)$ вместе с условием $r_0((k^2)_{\min}) < 0$ определяет границу областей устойчивости и неустойчивости (рис. 1, 2).

Тип неустойчивости и расположение областей были рассмотрены в зависимости от скоростей потребления зоопланктоном фитопланктона и выедания зоопланктона. При малых значениях этих параметров критическое значение $\bar{\chi}(D_1, D_2, D_3)$ невелико, и система ДС-неустойчива при малой скорости активных перемещений зоопланктона. Стабилизация происходит либо за счет более активного выедания зоопланктона (увеличение δ), либо в результате увеличения коэффициента диффузии фитопланктона. С увеличением скорости потребления фитопланктона область параметров, определяющих устойчивость, сокращается. А тип неустойчивости зависит от скорости диффундирования фитопланктона. При больших значениях D_2 и D_3 наблюдается колебательная неустойчивость, с уменьшением D_2 увеличивается зона неустойчивости Тьюринга. Вообще, при $\mu_Z > \mu_P$ система либо ДС-неустойчива, либо колебательно-неустойчива. Устойчивость наблюдается лишь при больших скоростях убытия зоопланктона либо его активных перемещений.

Заключая, можно отметить, что на возможность образования пространственных структур влияет как разница в коэффициентах диффузии фитопланктона и зоопланктона [Segel and Jackson, 1972], так и биологические характеристики [Lee et al., 2009], выражающие прирост и убыль зоопланктона. С увеличением поисковой активности зоопланктона пространственное распределение популяций становится более однородным, увеличение же скорости диффузии приводит к неоднородным пространственным распределениям. Однако общая численность популяций при учете диффузионных процессов стабилизируется в случае, когда скорость потребления фитопланктона выше скорости роста самого фитопланктона (рис. 4). В целом, если скорость потребления фитопланктона невысока, образование пространственных структур возможно при небольших скоростях убыли зоопланктона и диффундирования всего планктонного сообщества. С увеличением скорости выедания фитопланктона на пространственную неустойчивость большее влияние оказывает не убыль зоопланктона, а перемешивание фитопланктона и пространственные перемещения зоопланктона.

Список литературы (References)

- Базыкин А. Д. Биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985.
Bazykin A. D. Matematicheskaya biofizika vzaimodejstvuyushchikh populyatsij [Mathematical biophysics of interacting populations]. — М.: Nauka, 1985 (in Russian).
- Березовская Ф. С., Карев Г. П. Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом // Успехи физических наук. — 1999. — Т. 169, Вып. 9. — С. 1011–1024.
Berezovskaya F. S., Karev G. P. Bifurcations of travelling waves in population taxis models // *Phys. Usp.* — 1999. — Vol. 42. — P. 917–929 (Original Russian paper: *Berezovskaya F. S., Karev G. P. Bifurkacii begushchih voln v populyacionnyh modelyah s taksisom* // *Uspekhi fizicheskikh nauk.* — 1999. — Vol. 169, No. 9. — P. 1011–1024).
- Васильев В. А., Романовский Ю. М., Яхно В. Г. Автоволновые процессы / Под ред. В. С. Чернавского. — М.: Наука, 1987.
Vasilyev V. A., Romanovskii Yu. M., Yakhno V. G. Avtovolnovye processy / Pod red. V. S. Chernavskogo. — М.: Nauka, 1987 (in Russian).
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976.
Volterra V. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together / *Animal Ecology*, ed. R. N. Chapman. New York: McGraw-Hill, 1926 (Russ. ed.: *Volterra V. Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovanie.* — М.: Nauka, 1976).

- Гиричева Е. Е.* Динамические эффекты в системе «хищник–жертва» на примере планктонного сообщества // Информатика и системы управления. — 2014. — №4(42). — С. 31–40.
Giricheva E. E. Dinamicheskie effekty v sisteme “hishchnik–zhertva” na primere planktonnogo soobshchestva // Informatika i sistemy upravleniya. — 2014. — Vol. 4, No. 42. — P. 31–40 (in Russian).
- Иваницкий Г. Р., Медвинский А. Б., Цыганов М. А.* От беспорядка к упорядоченности на примере движения микроорганизма // Успехи физических наук. — 1991. — Т. 161, Вып. 4. — С. 13–71.
Ivanitskii G. R., Medvinskii A. B., Tsyganov M. A. From disorder to order as applied to the movement of micro-organisms // Sov. Phys. Usp. — 1991. — Vol. 34, No. 4. — P. 289–316 (Original Russian paper: *Ivanitskii G. R., Medvinskii A. B., Tsyganov M. A.* Ot besporядka k uporyadochennosti na primere dvizheniya mikroorganizma // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 1991. — Vol. 161, No. 4. — P. 13–71).
- Колмогоров А. Н.* Качественное изучение математических моделей популяций // Проблемы кибернетики. — М.: Наука, 1972. — Вып. 25. — С. 100–106.
Kolmogorov A. N. Kachestvennoe izuchenie matematicheskikh modeley populyacij // Problemy kibernetiki. — М.: Nauka, 1972. — Vol. 25. — P. 100–106 (in Russian).
- Медвинский А. Б., Петровский С. В., Тихонова И. А., Тихонов Д. А., Ли Б. Л., Вентурино Э., Мальхё Х., Иваницкий Г. Р.* Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Успехи физических наук. — 2002. — Т. 172. — С. 31–66.
Medvinskii A. B., Petrovskii S. V., Tikhonova I. A., Tikhonov D. A., Li B. L., Venturino E., Malchow H., Ivanitskii G. R. Spatio-temporal pattern formation, fractals, and chaos in conceptual ecological models as applied to coupled plankton-fish dynamics // Phys. Usp. — 2002. — Vol. 45, No. 1. — P. 27–57 316 (Original Russian paper: *Medvinskii A. B., Petrovskii S. V., Tikhonova I. A., Tikhonov D. A., Li B. L., Venturino E., Malchow H., Ivanitskii G. R.* Formirovanie prostranstvenno vremennykh struktur fraktaly i haos v konceptualnykh ehkologicheskikh modelyakh na primere dinamiki vzaimodeystvuyushchih populyacij planktona i ryby // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 2002. — Vol. 45, No. 1. — P. 27–57).
- Озмидов Р. В.* Диффузия примесей в океане. — Л.: Гидрометеиздат, 1986.
Ozmidov R. V. Diffuziya primesej v okeane. — L.: Gidrometeoizdat, 1986 (in Russian).
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. — М.: Изд. МГУ, 1993.
Riznichenko G. Yu., Rubin A. B. Matematicheskie modeli biologicheskikh produkcionnykh processov. — М.: MGU, 1993 (in Russian).
- Свирежнев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
Svirezhev Yu. M., Logofet D. O. Stability of biological community. — М.: Mir, 1983. (Russ. ed.: *Svirezhev Yu. M., Logofet D. O.* Ustojchivost biologicheskikh soobshchestv. — М.: Nauka, 1978.)
- Charria G. et al.* Importance of Dissolved Organic Nitrogen in the North Atlantic Ocean in sustaining primary production: a 3D modeling approach // Biogeosciences. — 2008. — Vol. 5. — P. 1437–1455.
- Chow P. L., Tam W. C.* Periodic and traveling wave solutions to Volterra-Lotka equations with Diffusion // Bull. Math. Biology. — 1976. — Vol. 38(6). — P. 643–658.
- Dunbar S. R.* Traveling wave solutions of diffusive Lotka–Volterra equations // J. Math. Biol. — 1983. — Vol. 17. — P. 11–32.
- Jang S., Baglama J., Seshaiyer P.* Droop models of nutrient-plankton interaction with intratrophic predation // Appl. Math. Comput. — 2005. — Vol. 169, Issue 2. — P. 1106–1128.
- Hassell M. P.* Arthropod Predator–Prey Systems. — New Jersey: Princeton University Press, 1978.
- Hayward R. S., Gallup D. N.* Feeding, filtering and assimilation in *Daphnia schoedleri* as affected by environmental conditions // Arch Hydrobiology. — 1976. — Vol. 77. — P. 139–163.
- Helgen J. C.* Feeding rate inhibition in crowded *Daphnia pulex* // Hydrobiologia. — 1987. — Vol. 154. — P. 113–119.
- Horstmann D.* From 1970 until present: the Keller–Segel model in chemotaxis and its consequences // i. Jahresbericht DMV. — 2003. — Vol. 105(3). — P. 103–165.
- Kareiva P. and Odell G.* Swarms of predators exhibit “preytaxis” if individual predators use arearestricted search // American Naturalist. — 1987. — Vol. 130. — P. 233–270.
- Keller E. F., Segel L. A.* Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability // J. Theoret. Biology. — 1970. — Vol. 26. — P. 399–415.
- Kohlmeier C., Ebenhoh W.* The stabilizing role of cannibalism in a predator-prey system // Bull. Math. Biol., 1995. — Vol. 57. — P. 401–411.

- Lampert W., Grey J.* Exploitation of a deep-water algal maximum by *Daphnia*: a stable-isotope tracer study // *Hydrobiologia*. — 2003. — Vol. 500. — P. 95–101.
- Lee J. M., Hillen T., Lewis M. A.* Pattern formation in prey-taxis systems // *Journal of Biological Dynamics*. — 2009. — Vol. 3, No. 6. — P. 551–573.
- Levin S. A., Segel L. A.* Hypothesis for origin of plankton patchiness // *Nature*. — 1976. — Vol. 259. — P. 659.
- Malchow H.* Spatio-temporal pattern formation in nonlinear nonequilibrium plankton dynamics // *Proc. R. Soc. Lond. B*. — 1993. — Vol. 251. — P. 103–109.
- Owen M. R., Lewis M. A.* How predation can slow, stop or reverse a prey invasion // *Bull. Math. Biol.* — 2001. — Vol. 63. — P. 655–684.
- Petrovskii S. V., Malchow H.* A minimal model of pattern formation in a prey–predator system // *Math. Comput. Model.* — 1999. — Vol. 29. — P. 49–63.
- Petrovskii S. V., Malchow H.* Wave of chaos: new mechanism of pattern formation in spatio-temporal population dynamics // *Theor. Popul. Biol.* — 2001. — Vol. 59. — P. 157–174.
- Pitchford J., Brindley J.* Intratrophic predation in simple predator-prey models // *Bull. Math. Biol.* — 1998. — Vol. 60. — P. 937–953.
- Polis G. A.* The evolution and dynamics of intratrophic predation // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1981. — Vol. 12. — P. 225–251.
- Roy S. et al.* Sequential variations of phytoplankton growth and mortality in an NPZ model: A remote-sensing-based assessment // *Journal of Marine Systems*. — 2012. — Vol. 92. — P. 16–29.
- Ruan Sh., Ardito A., Ricciardi P., DeAngelis D. L.* Coexistence in competition models with density-dependent mortality // *C. R. Biologies*. — 2007. — Vol. 330. — P. 845–854.
- Segel L. F., Jackson J. L.* Dissipative structure. An explanation and an ecological example // *J. Theor. Biol.* — 1972. — Vol. 37. — P. 345–359.
- Scheffer M.* Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model / M. Scheffer // *OIKOS*. — 1991. — Vol. 62. — P. 271–282.
- Steele J. H., Henderson E. W.* A simple model for plankton patchiness // *J. Plankton Res.* — 1992. — Vol. 14. — P. 1397–1403.
- Steele J. H., Henderson E. W.* The role of predation in plankton models // *J. Plankton Res.* — 1992. — Vol. 14. — P. 157–172.
- Steele J. H., Henderson E. W.* Predation control of plankton demography // *ICES J. Marine Sci.* — 1995. — Vol. 52. — P. 565–573.
- Totterdell I. J.* An annotated bibliography of marine biological models. In: Evans G. T., Fasham M. J. R. (Eds.) *Towards a Model of Ocean Biogeochemical Processes*. — Berlin: Springer-Verlag, 1993. — P. 317–339.
- Turchin P.* *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. — Massachusetts: Sinauer Associates, Sunderland, 1998.
- Turing A. M.* The chemical basis of the morphogenesis // *Phil. Trans. R. Soc. London B*. — 1952. — Vol. 237. — P. 37–71.
- Wangersky P. J.* Lotka–Volterra population models // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1978. — Vol. 9. — P. 189–218.