

УДК: 519.8

Модели распределения фитопланктона по хлорофиллу в разных условиях среды обитания. Оценка биопродуктивности водной экосистемы

А. И. Абакумов^а, Ю. Г. Израильский^б

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 5

E-mail: ^а abakumov@dvo.ru, ^б izr@yandex.ru

*Получено 05.07.2021, после доработки — 22.10.2021.
Принято к публикации 26.10.2021.*

Предложена модель динамики обилия фитопланктона в зависимости от изменения содержания хлорофилла в фитопланктоне под воздействием меняющихся условий среды обитания. Модель учитывает зависимость роста биомассы от условий среды, а также от фотосинтетической активности хлорофилла. Выделены световая и темновая стадии фотосинтеза. Описываются процессы расходования хлорофилла при фотосинтезе на свету и нарастания массы хлорофилла вместе с биомассой фитопланктона. Учитываются условия среды в виде минеральных питательных веществ, освещенности и температуры воды. Модель является распределенной, пространственная переменная соответствует массовой доле хлорофилла в фитопланктоне. Тем самым учтены возможные разбросы доли хлорофилла в фитопланктоне. В модели рассчитывается плотность распределения фитопланктона по доле хлорофилла в нем. Кроме того, вычисляется скорость продуцирования новой биомассы фитопланктона. Параллельно рассмотрены точечные аналоги распределенной модели. В моделях исследованы свойства решений. Продемонстрирована суточная и сезонная, в течение года, динамика распределения фитопланктона по доле хлорофилла. Указаны характеристики скорости первичного продуцирования в суточно или сезонно меняющихся условиях среды. Модельные характеристики динамики роста биомассы фитопланктона показывают, что на свету этот рост примерно в два раза больше, чем в темноте. Это показывает, что освещенность существенно влияет на скорость продуцирования. Сезонная динамика демонстрирует ускоренный рост биомассы весной и осенью. Весенний максимум связан с потеплением в условиях накопленных зимой биогенных веществ, а осенний (несколько меньший) максимум — с накоплением биогенов при летнем спаде биомассы фитопланктона. А биомасса летом уменьшается опять-таки из-за дефицита биогенов. Таким образом, в присутствии света основную роль в динамике фитопланктона играет минеральное питание.

В целом модель демонстрирует качественно похожую на классические представления динамику биомассы фитопланктона при суточных и сезонных изменениях окружающей среды. Модель представляется пригодной для оценок биопродуктивности водных экосистем. Она может быть дополнена уравнениями и членами уравнений для более подробного описания сложных процессов фотосинтеза. Введение переменных физического пространства обитания и сопряжение модели со спутниковой информацией о поверхности водоема ведут к модельным оценкам биопродуктивности обширных морских районов.

Ключевые слова: математическая модель, дифференциальные уравнения, фитопланктон, хлорофилл, фотосинтез, освещенность, температура

UDC: 519.8

Models of phytoplankton distribution over chlorophyll in various habitat conditions. Estimation of aquatic ecosystem bioproductivity

A. I. Abakumov^a, Yu. G. Izraily^b

Institute of Automation and Control Processes,
5, Radio st., Vladivostok, 690041, Russia

E-mail: ^a abakumov@dvo.ru, ^b izr@yandex.ru

Received 05.07.2021, after completion — 22.10.2021.

Accepted for publication 26.10.2021.

A model of the phytoplankton abundance dynamics depending on changes in the content of chlorophyll in phytoplankton under the influence of changing environmental conditions is proposed. The model takes into account the dependence of biomass growth on environmental conditions, as well as on photosynthetic chlorophyll activity. The light and dark stages of photosynthesis have been identified. The processes of chlorophyll consumption during photosynthesis in the light and the growth of chlorophyll mass together with phytoplankton biomass are described. The model takes into account environmental conditions such as mineral nutrients, illumination and water temperature. The model is spatially distributed, the spatial variable corresponds to mass fraction of chlorophyll in phytoplankton. Thereby possible spreads of the chlorophyll contents in phytoplankton are taken into consideration. The model calculates the density distribution of phytoplankton by the proportion of chlorophyll in it. In addition, the rate of production of new phytoplankton biomass is calculated. In parallel, point analogs of the distributed model are considered. The diurnal and seasonal (during the year) dynamics of phytoplankton distribution by chlorophyll fraction are demonstrated. The characteristics of the rate of primary production in daily or seasonally changing environmental conditions are indicated. Model characteristics of the dynamics of phytoplankton biomass growth show that in the light this growth is about twice as large as in the dark. It shows, that illumination significantly affects the rate of production. Seasonal dynamics demonstrates an accelerated growth of biomass in spring and autumn. The spring maximum is associated with warming under the conditions of biogenic substances accumulated in winter, and the autumn, slightly smaller maximum, with the accumulation of nutrients during the summer decline in phytoplankton biomass. And the biomass in summer decreases, again due to a deficiency of nutrients. Thus, in the presence of light, mineral nutrition plays the main role in phytoplankton dynamics.

In general, the model demonstrates the dynamics of phytoplankton biomass, qualitatively similar to classical concepts, under daily and seasonal changes in the environment. The model seems to be suitable for assessing the bioproductivity of aquatic ecosystems. It can be supplemented with equations and terms of equations for a more detailed description of complex processes of photosynthesis. The introduction of variables in the physical habitat space and the conjunction of the model with satellite information on the surface of the reservoir leads to model estimates of the bioproductivity of vast marine areas. Introduction of physical space variables habitat and the interface of the model with satellite information about the surface of the basin leads to model estimates of the bioproductivity of vast marine areas.

Keywords: mathematical model, differential equations, phytoplankton, chlorophyll, illumination, temperature

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2021, vol. 13, no. 6, pp. 1177–1190 (Russian).

Введение

Исследование жизнедеятельности водной экосистемы в целом по большей части сосредотачивается на планктоне, по масштабности планктонные процессы на порядки превосходят остальные [Моисеев, 1989; Longhurst et al., 1995; Platt, 1993]. Он играет важную роль в переработке минеральных веществ и замыкании циклов в трофических сетях [Jang, Baglama, 2005; DeAngelis, 2012], а также в обеспечении баланса химического состава воздуха в атмосфере [Emerson, Lewis, 1941; Bernard, 2011]. Фитопланктон обеспечивает более 90 % первичной продукции морской экосистемы и половину глобальной первичной продукции [Edwards, Brindley, 1996; Mitra, 2009] и является нижним уровнем пищевых цепей водной экосистемы, обеспечивающим питательный рацион всех обитателей моря, от зоопланктона до высших млекопитающих. Кроме того, микроводоросли обладают несравнимо большей фотосинтетической активностью, нежели полевые культуры, и обеспечивают до 90 % кислорода, поступающего в атмосферу, одновременно утилизируя около трети атмосферного и примерно половину растворенного в воде углекислого газа. Благодаря процессам фотосинтеза и гетеротрофного усвоения растворенных органических соединений растительные организмы способны влиять на химический состав поверхностного слоя, активируя механизмы самоочищения водоемов от загрязнений. Биопродуктивность экосистемы, как и видовой состав планктона, — важнейшие характеристики состояния водных экосистем. Оценка биопродуктивности базируется на первичной продукции фитопланктона [Platt, 1993]. Эти оценки делаются на основе данных экспериментальных измерений и исследований функционирования фитопланктона [Sakshaug et al., 1997; Falkowski, Raven, 2007; Mairet et al., 2011; Rubin, Riznichenko, 2014]. Для обширных морских районов используются данные дистанционного зондирования водной поверхности [Финенко, Суслин, Чурилова, 2009; Салюк и др., 2016; Pak, Abakumov, 2020].

Первичная продукция получается из минеральных веществ и углекислоты с помощью солнечной энергии. Существуют способы расчета первичной продукции от массы фитопланктона с применением ассимиляционного числа [Финенко, Суслин, Чурилова, 2009]. Однако такая схема представляется упрощенной, поскольку не учитывает переменчивость количества фотосинтезирующих веществ в клетках фитопланктона. В процессах фотосинтеза важную роль играют хлорофилл и другие фотосинтезирующие вещества растительных клеток [Рубин, Кренделева, 2003]. В дальнейшем мы будем говорить о хлорофилле *a* как основном фотосинтезирующем веществе в клетках. Он активно участвует в поглощении солнечной энергии и расходуется в процессе фотосинтеза [Белянин, Сидько, Тренкеншу, 1980; Nikolaou et al., 2016]. Вместе с тем хлорофилл нарастает с основным обменом и ростом фитопланктона. Таким образом, доля хлорофилла по массе в фитопланктоне меняется в зависимости от состояния клеток и условий обитания [Минеева, Щур, 2012]. По оценкам специалистов, доля может изменяться от 0,001 до 0,097 [Nicholls, Dillon, 1978]. Такие вариации существенно сказываются на продуктивности фитопланктона. Массовую долю хлорофилла в фитопланктоне принято называть хлорофильной квотой [Nikolaou et al., 2016]. Хлорофильную квоту можно измерять, но она изменяется достаточно быстро. Хлорофильная квота зависит от интенсивности фотосинтетических процессов, связанных с состоянием фитопланктона, интенсивностью фотосинтетически активной радиации, обеспеченностью минеральным питанием, общей благоприятностью условий среды обитания [Eilers, Peeters, 1988; Погосян и др., 2012].

Нами разработаны математические модели, в которых продукция рассчитывается с учетом изменчивости хлорофильной квоты. К модельному анализу этих проблем можно подходить по-разному, здесь предложены два новых взаимосвязанных модельных варианта. Модели анализируются, компьютерные расчеты демонстрируют динамические свойства решений.

Описание модели

В описании модели используются следующие основные обозначения:

- p — концентрация фитопланктона в воде, г/м³;
- c — массовая доля хлорофилла в единице биомассы фитопланктона;
- s — концентрация питательных веществ в среде обитания, г/м³;
- I — освещенность, моль фотонов/(м²сут);
- T — температура, °С;
- t — время, сут;
- k — коэффициент диффузии, 1/сут;
- β — коэффициент ограничения по освещенности, 1/сут;
- γ — параметр скорости роста фитопланктона, 1/сут;
- μ — коэффициент смертности, 1/сут.

Нижний индекс при функциях обозначает переменную, по которой берется производная. Применяются обозначения « ∇ » для производной (градиента) функции по переменной c и « $\nabla^2 = \nabla \cdot \nabla$ » для оператора Лапласа.

Состояние фитопланктона в момент времени $t \in [0, t_m]$ описывается функцией $p(t, c)$ его объемной концентрации по плотности его распределения по массовой доле хлорофилла $c \in [0, c_m]$, где c_m есть максимально возможная доля хлорофилла в фитопланктоне, а через $[0, t_m]$ обозначен промежуток моделирования. Состояние фитопланктона зависит от факторов внешней среды [Нап, 2001; Нап, 2002; Мокронос, Гавриленко, Жигалова, 2006; Fraikin, Strakhovskaya, Rubin, 2013]:

- 1) наличия минерального питания (его концентрацию обозначаем как $s(t)$);
- 2) фотосинтетически активной радиации (ФАР) $I(t)$ (далее будем называть ее также освещенностью);
- 3) температуры воды $T(t)$.

Рассматривается фитопланктон на поверхности с заданными параметрами освещенности $I(t)$, температуры воды $T(t)$, концентрации минерального питания $s(t)$ [Geider, MacIntyre, Kana, 1998]. Тогда модель приобретает вид

$$p_t + \nabla(vp) = k\nabla^2 p + f \quad (1)$$

с известными функциями $(s(t), I(t), T(t))$ условий внешней среды. Функция скорости v описывает скорость изменения доли хлорофилла в фитопланктоне под воздействием условий среды в процессах фотосинтеза. Оператор Лапласа с коэффициентом диффузии k характеризует разброс в скоростях изменения доли хлорофилла в силу сравнительно малых случайных воздействий. Уравнение (1) представляет собой нелинейное уравнение в частных производных параболического типа [LeVeque, 1992].

Функции и параметры при описании процессов

Правая функциональная часть в уравнении (1) представляется в виде

$$f = \left[\left(\frac{\psi(I)c}{c_m} + \gamma \right) \varphi(p, s)p - \mu p \right] \chi(T). \quad (2)$$

В этой функции последовательно учитываются процессы световой стадии фотосинтеза, зависящие от освещенности, и темновой стадии [Skillman, 2008]. Световая стадия прямо зависит от освещенности и концентрации хлорофилла [Finenko et al., 2003]. Процессы фотосинтеза зависят также от потребляемых минеральных веществ. Традиционным и простым образом [Свирижев, Логофет, 1978] учтена удельная скорость μ элиминации клеток фитопланктона вследствие отмирания, метаболических потерь и т. п. Здесь и в остальных частях текста принимаем, что температура среды обитания влияет на все процессы замедлением или ускорением в зависимости от благоприятности ее значения. Такой подход соответствует трактовке температуры среды как фактора, контролирующего процессы жизнедеятельности.

Функция скорости движения по s имеет вид

$$v = [\gamma(c_m - c)\varphi(p, s) - \psi(I)c]\chi(T). \quad (3)$$

Влияние питания описываем функцией Моно вида $\alpha s/(s_1 + s)$, где параметр α указывает на максимальное значение функции, а параметр s_1 представляет собой константу полунасыщения [Monod, 1949]. Мы предполагаем, что обеспеченность питанием важно учитывать в расчете на единицу биомассы фитопланктона:

$$\varphi(p, s) = \frac{\alpha(s/p)}{(s_1 + s/p)} = \frac{\alpha s}{(s_1 p + s)},$$

где параметр s_1 определен соответственно среднему показателю пищи на единицу биомассы фитопланктона. Влияние освещенности I описываем в подобном же виде: $\psi(I) = \beta I/(I_1 + I)$; роль параметров β, I_1 аналогична предыдущему случаю. Параметр γ регулирует влияние обеспеченности питанием на процессы увеличения доли хлорофилла в фитопланктоне. По мере насыщения фитопланктона хлорофиллом это влияние уменьшается. Функция влияния температуры основана на концепции толерантности, то есть указания промежутка $[T_0, T_1]$ приемлемых для жизни рассматриваемых организмов температур среды обитания. Эта функция представлена в виде $\chi(T) = 4(T - T_0)(T_1 - T)/(T_1 - T_0)^2$ для $T \in [T_0, T_1]$ и $\chi(T) = 0$, при T вне этого промежутка. Для простоты предполагается, что интервал толерантности симметричен относительно точки максимума. Иные варианты тоже несложно описать. При этом влияние освещенности и температуры не зависит от плотности фитопланктона.

Вводя новые переменные: $\tilde{s} = s/s_1, \tilde{c} = c/c_m, \tilde{k} = k/c_m^2, \tilde{I} = I/I_1, \tilde{T} = (T - T_0)/(T_1 - T_0)$, мы получаем следующие уравнения:

$$p_t + \nabla(vp) = k\nabla^2 p + f, \quad (4)$$

$$v = [\gamma(1 - c)\varphi(p, s) - \psi(I)c]\chi(T), \quad (5)$$

$$f = [(\psi(I)c + \gamma)\varphi(p, s)p - \mu p]\chi(T), \quad (6)$$

$$\varphi(p, s) = \frac{\alpha s}{p + s}, \quad \psi(I) = \frac{\beta I}{1 + I}, \quad \chi(T) = 4T(1 - T) \quad (7)$$

(значки «тильда» здесь и в дальнейших выкладках опущены).

Решения для уравнения (4) в дальнейшем ищем при содержательно естественных краевых условиях

$$p(t, 0) = p(t, 1) = 0 \quad (8)$$

с начальным условием

$$p(0, c) = p_b(c) \geq 0. \quad (9)$$

Далее будем называть модель (4)–(7) с граничными и начальным условиями (8)–(9) основной.

Исследование основной модели

Рассмотрим модель при стационарных условиях среды, то есть при постоянных s , I и T . Здесь и далее предполагаем, что $\chi(T) > 0$, то есть температура позволяет жизни существовать. Поиск стационарных решений в модели (4) приводит к уравнению

$$\nabla(vp) = k\nabla^2 p + f(c, p, s, I, T).$$

Если не возникает особенностей, то такое уравнение имеет бесконечное множество решений $p(c)$. Если же учитываются краевые условия типа (8), которые здесь приобретают вид $p(0) = p(1) = 0$, то получается тождественно равно нулю решение. Мы не исследовали задачу на существование в этом случае ненулевых решений. Как следует из вычислительных экспериментов, такие равновесные или квазиравновесные решения существуют.

Перейдем к рассмотрению нескольких вариантов точечных моделей по отношению к модели (4). Простейший из них имеет вид

$$p_t = f(c, p, s, I, T). \quad (10)$$

При этом переменная c рассматривается как внешний константный параметр. Определим точку $c_0 = (\mu - \alpha\gamma)/(\alpha\psi(I))$. Эта точка удовлетворяет условию $c_0 \in [0, 1]$ при выполнении неравенств $\alpha\gamma \leq \mu \leq \alpha\gamma + \alpha\psi(I)$. В точечной модели (10) при стационарных условиях среды и $c > c_0$ существует стационарное решение $p_0(c) = \alpha s((\psi(I)c + \gamma) - \mu)/\mu$, это решение локально устойчиво. Кроме того, имеется тождественно равно нулю решение, устойчивое при $c < c_0$ и неустойчивое при $c > c_0$. Результаты об устойчивости следуют из вида функции $f(c, p)$ и производной этой функции

$$f_p(c, p) = \left[(\psi(I)c + \gamma) \frac{\varphi^2(p, s)}{\alpha} - \mu \right] \chi(T)$$

при $p = p_0(c)$ и при $p \equiv 0$.

Указанные особенности функции $f(c, p)$ влияют на пространственные решения для уравнения (4) совместно со свойствами функции $v(c, p, s, I, T) = [\gamma\varphi(p, s)(1 - c) - \psi(I)c]\chi(T)$. Функция $v(c, p, s, I, T) = [\gamma\varphi(p, s)(1 - c) - \psi(I)c]\chi(T)$ монотонно убывает по c , будучи положительной при $c = 0$ и отрицательной при $c = 1$. Она обращается в нуль при некотором $c_2 \leq c_1 = \alpha\gamma(\alpha\gamma + \psi(I))$, когда $p(t, c_2) = (c_1 - c_2)s/(\psi(I)(\alpha\gamma + \psi(I))c_2) \geq 0$.

Если в уравнении (4) пренебречь диффузией ($k = 0$), то получаем квазилинейное уравнение 1-го порядка $p_t + \nabla(vp) - f(c, p) = 0$. Применяя метод характеристик для квазилинейных уравнений в частных производных первого порядка [LeVeque, 1992; Lax, 2006], приходим к системе обыкновенных дифференциальных уравнений для характеристики в переменных t , c и p :

$$\frac{dt}{1} = \frac{dc}{v + pv_p} = \frac{dp}{f - pv_c}.$$

Отсюда получаем точечный аналог модели (4) в виде системы уравнений

$$p_t = f(c, p, s, I, T) - pv_c(c, p, s, I, T), \quad (11)$$

$$c_t = v(c, p, s, I, T) + pv_p(c, p, s, I, T), \quad (12)$$

где правые части этих уравнений представлены формулами (5), (6). Система обыкновенных дифференциальных уравнений (11)–(12) описывает динамику биомассы фитопланктона при одинаковом по доле распределении хлорофилла в клетках.

В модели (11)–(12) исследуем равновесные решения и их устойчивость при постоянных (s, I, T) . Равновесные решения определяются из равенства нулю правых частей дифференциальных уравнений (11)–(12).

Локальную устойчивость равновесий определяем линеаризацией правых частей уравнений системы (11)–(12). Якобиан отображения имеет вид

$$\begin{pmatrix} (f(c, p, s, I, T) - pv_c(c, p, s, I, T))_p & (f(c, p, s, I, T) - pv_c(c, p, s, I, T))_c \\ (v(c, p, s, I, T) + pv_p(c, p, s, I, T))_p & (v(c, p, s, I, T) + pv_p(c, p, s, I, T))_c \end{pmatrix}.$$

По характеристическим числам этой матрицы в точках равновесия определяется устойчивость равновесий.

Можно предложить еще один аналог точечной модели по отношению к модели (4), который получается при условиях отсутствия разброса скоростей изменения доли хлорофилла ($k = 0$), функция же v представлена только как скорость изменения параметра c . Тогда модель принимает вид

$$p_t = f(c, p, s, I, T), \quad (13)$$

$$c_t = v(c, p, s, I, T), \quad (14)$$

где правые части этих уравнений представлены формулами (5), (6). Система обыкновенных дифференциальных уравнений (13)–(14) описывает динамику биомассы фитопланктона при одинаковом по доле распределении хлорофилла в клетках.

В модели (13)–(14) исследуем равновесные решения и их устойчивость при постоянных (s, I, T) . Равновесные решения определяются из равенства нулю правых частей дифференциальных уравнений (13)–(14):

$$(\psi(I)c + \gamma)\varphi(p, s)p - \mu p = 0,$$

$$\gamma\varphi(p, s)(1 - c) - \psi(I)c = 0.$$

Из этой системы определяется вырожденное равновесие $(c_1, 0)$. При условии $c_1 > c_0$ существует положительное равновесие (c_*, p_*) . Локальную устойчивость равновесий определяем линеаризацией правых частей уравнений системы (13)–(14). Якобиан отображения имеет вид

$$\begin{pmatrix} f_p(c, p, s, I, T) & f_c(c, p, s, I, T) \\ v_p(c, p, s, I, T) & v_c(c, p, s, I, T) \end{pmatrix}.$$

По характеристическим числам этой матрицы в точках равновесия определяется устойчивость равновесий.

Таблица 1. Параметры модели

Параметр	Наименование	Числовое значение
α	Коэффициент ресурсного ограничения	2
β	Коэффициент ограничения по освещенности	1
γ	Параметр скорости роста фитопланктона	0,5
k	Коэффициент диффузии	0,001
μ	Удельная смертность	1,2
p_0	Форм-параметр начального распределения	6

Вычислительные эксперименты

Делаем расчеты в основной модели (4)–(9). Сравнение дает разнообразные результаты, которые мы и будем обсуждать. Числовые значения параметров указаны в таблице 1.

Граничные условия определены в соответствии с содержательным смыслом в виде (8). Предварительным базовым расчетом определим начальное условие (9) для расчетов в модели (4). Для этого задаем начальное условие $p(0, c) = p_0 c(1 - c)$ и граничные условия (8) при некоторых зафиксированных как опорные константные условия внешней среды: $s(t) \equiv 2$, $I(t) \equiv 1$, $T(t) \equiv 0,5$. Из этого базового расчета в дальнейших расчетах берем в качестве начального результат $p(t, c)$ при $t = 100$. За 100 суток система приходит в некое квазистационарное состояние, которое используется в качестве начального. В этом случае начальное состояние гармонично вписывается в различные последующие расчеты, требует меньше временных затрат в начале расчетов на проявление характерной динамики. Это условие далее и будет фигурировать в качестве начального $p(0, c) = p_b(c)$. В точечной модели (11)–(12) будем проводить расчеты типа задачи Коши с начальными данными, представленными точкой максимума функции $p_b(c)$.

При этих условиях в задаче (4)–(9) проведены расчеты с вариациями константных или переменных условий $\theta(t) = (s(t), I(t), T(t))$ среды обитания. По всем расчетам вычисляются биомасса $P(t) = \int_0^1 p(t, c)dc$ и скорость продуцирования нового живого вещества $Pr(t) = \int_0^1 (\psi(I)c + \gamma)\varphi(p, s)p\chi(T)dc$.

Вначале приведены пробные расчеты для оценки реакции решений на условия среды. Это расчеты при $t_m = 30$, когда со временем минеральное питание, освещенность и температура растут (рис. 1) или концентрация питательных веществ убывает при растущей освещенности и постоянной температуре (рис. 2).

Рис. 1 в целом соответствует ситуации улучшения условий жизни фитопланктона по всем факторам среды обитания. И фитопланктон увеличивает плотность биомассы, при этом доля хлорофилла в фитопланктоне несколько уменьшается.

На рис. 2 показано, что уменьшение концентрации питательных веществ приводит, несмотря на хорошую освещенность и оптимальную температуру, к уменьшению плотности фитопланктона во второй половине рассматриваемого периода времени. В модели питание играет определяющую роль, как и в реалиях [Mairet et al., 2011].

Проверив реакции фитопланктона на различные варианты условий среды и их изменения и убедившись, что на качественном уровне эти реакции адекватны ожидаемым, перейдем к имитации сезонных эффектов. Имитируется сезонная динамика в пределах одного года ($t_m = 365$). Сначала рассматривается некоторая идеализация сезонных изменений окружающей среды. При этом накопленные за зиму минеральные вещества расходуются, достигая минимума концентрации к середине года, а затем их концентрация возрастает при снижении давления фитопланктона из-за снижения интенсивности продуцирования: $s(t) = 4 - 3h(t)$. Освещенность поверхности водоема, наоборот, достигает в середине года максимума: $I(t) = h(t) + 0,25$. Подобным

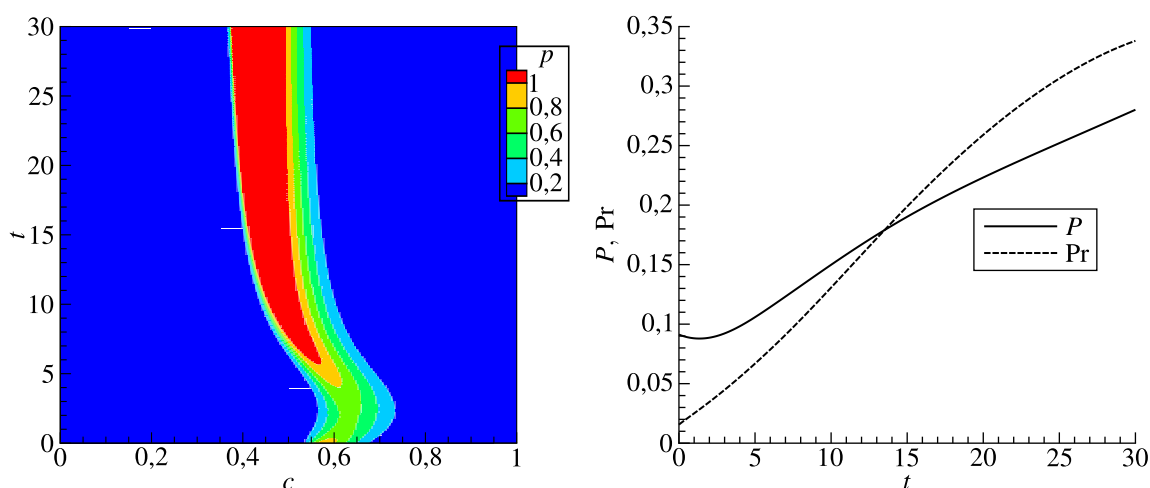


Рис. 1. Распределение биомассы фитопланктона p по доле c хлорофилла, динамика плотности биомассы P и скорость первичного продуцирования Pr при $s(t) = 2 + 2t/t_m$, $I(t) = 0,2 + 8t/t_m$, $T(t) = 0,05 + 0,5t/t_m$, $t_m = 30$

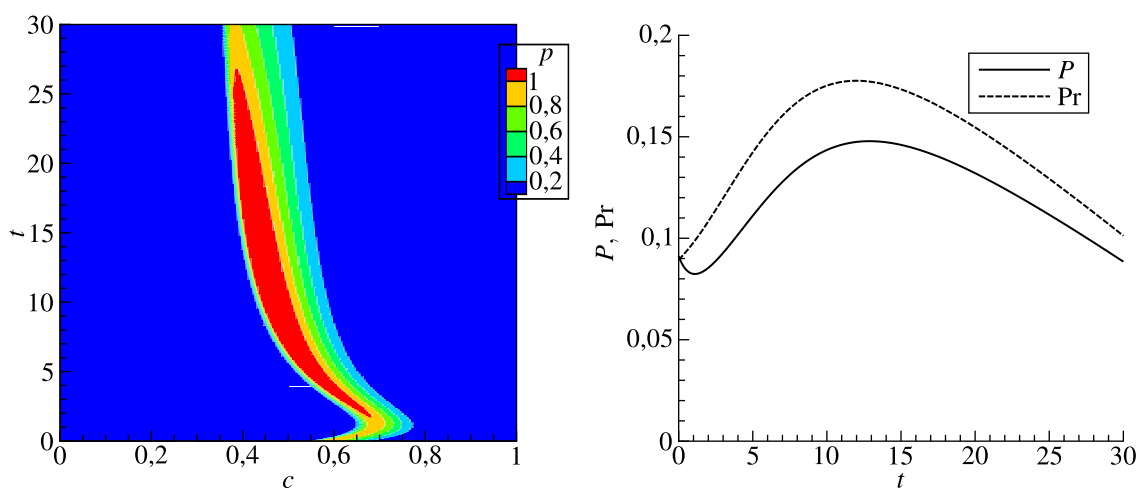


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона p по доле c хлорофилла, динамика плотности биомассы P и скорость первичного продуцирования Pr при $s(t) = 3 - 2t/t_m$, $I(t) = 0,2 + 8t/t_m$, $T(t) = 0,5t/t_m$, $t_m = 30$

же образом ведет себя температура: $T(t) = 0,5h(t) + 0,25$. Для компактного описания сезонной динамики характеристик внешней среды используется вспомогательная нормированная функция $h(t) = 4(t/t_m)(1 - t/t_m)$. В этом идеализированном описании все процессы симметричны относительно середины года, поэтому и результаты симметричны (рис. 3). Имеются весенний и осенний максимумы плотности биомассы фитопланктона. Соответственно, доля хлорофилла падает при интенсивном фотосинтезе и возрастает в начале и конце года, когда фотосинтез менее интенсивен.

Следующая имитация связана с суточным циклом изменения освещенности. По сравнению с базовым расчетом меняется только функция освещенности: $I(t) = 4 \left[16 \left(\{t\} - \frac{1}{4} \right)^+ \left(\frac{3}{4} - \{t\} \right)^+ \right]^{1/8}$ (здесь и далее используются обозначения: $a^+ = \max(a, 0)$, $\{t\}$ — дробная часть числа t). Эта функция имитирует дневную освещенность с 6 часов утра и до 6 часов вечера. Остальное время — ночь и темнота. Это имитация идеализированного равноденствия. Делается расчет на 1 сутки. Плотность биомассы фитопланктона и средняя доля хлорофилла под воздействием освещенности или в ее отсутствие меняются хоть и незначительно, но отчетливо (рис. 4). Незначительность

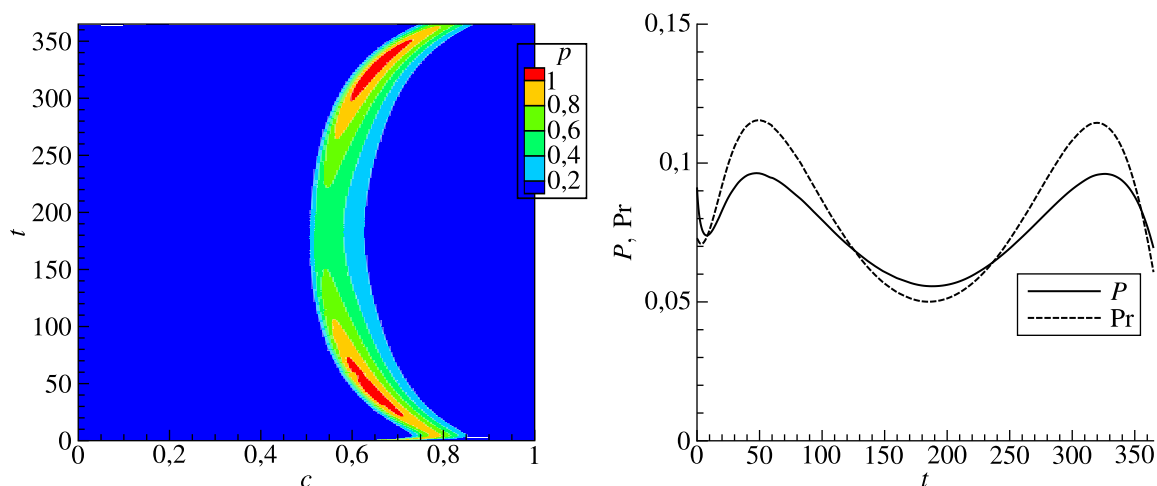


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона p по доле c хлорофилла, динамика плотности биомассы P и скорость первичного продуцирования Pr при идеализированном изменении условий внешней среды

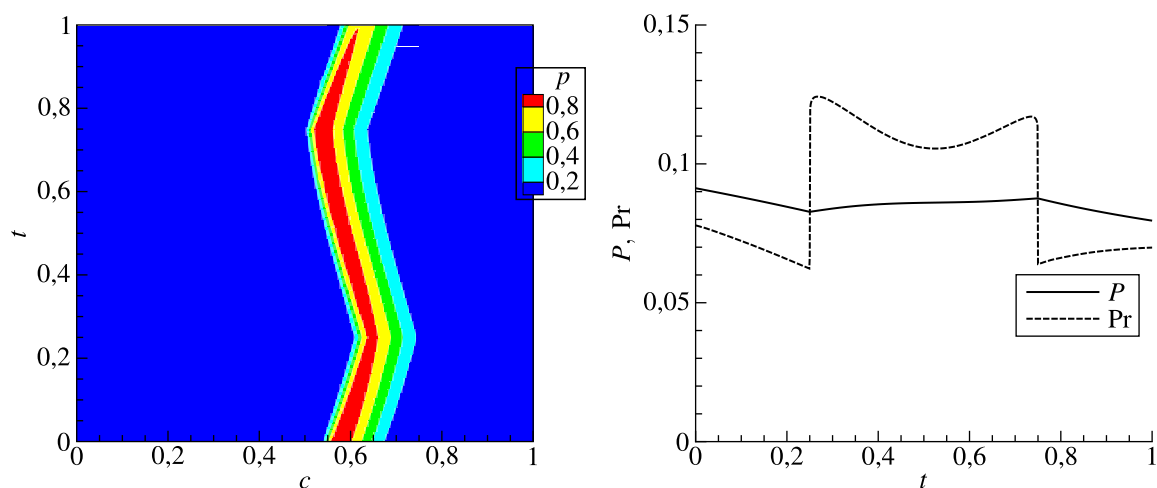


Рис. 4. Распределение биомассы фитопланктона p по доле c хлорофилла, динамика плотности биомассы P и скорость первичного продуцирования Pr в течение суток при резком изменении освещенности

изменения связана с малыми временными промежутками. Но продуктивность днем и ночью различается существенно.

Для завершения этого цикла идеализированных сценариев сделаем расчет годового цикла ($t_m = 365$) с учетом суточных изменений освещенности (рис. 5). Параметры среды меняются следующим образом: $s(t) = 4 - 3h(t)$, $I(t) = [h(t) + 0,25]4 \left[16 \left(\{t\} - \frac{1}{4} \right)^+ \left(\frac{3}{4} - \{t\} \right)^+ \right]^{1/8}$, $T(t) = 0,5h(t) + 0,25$. На сезонные изменения характеристик фитопланктона накладываются суточные колебания (рис. 5).

Вариации температуры в течение года (холодный или теплый год) несколько меняют динамику параметров фитопланктона, но не изменяют ее качественно.

Наконец, рассмотрен годовой цикл ($t_m = 365$) с попыткой более реального описания динамики характеристик $\theta(t) = (s(t), I(t), T(t))$ окружающей среды по сезонам года. Характеристики среды изменяются согласно нижеследующему описанию. Сконструируем данные для годового

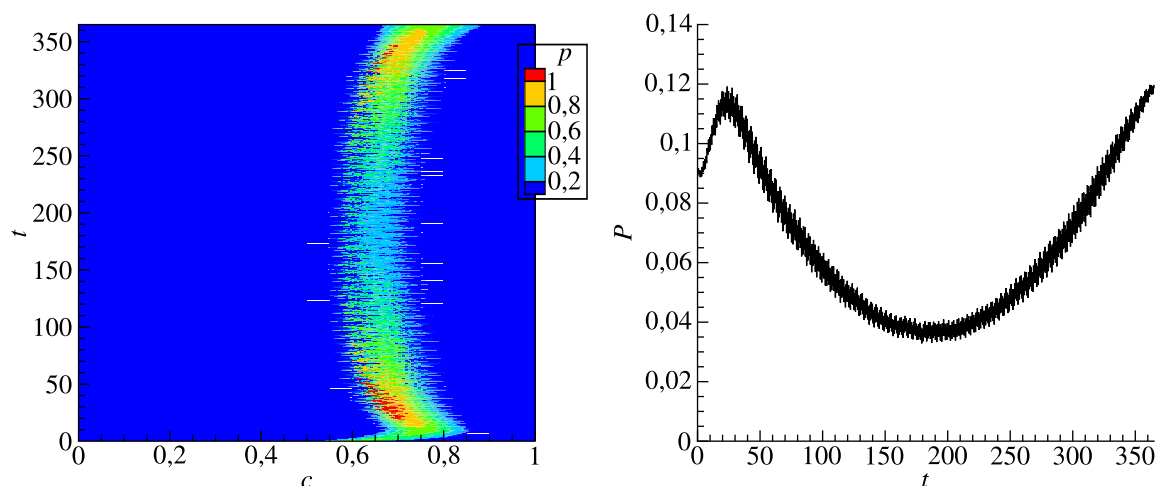


Рис. 5. Годовая динамика распределения биомассы фитопланктона p по доле c хлорофилла, плотности биомассы P и скорости первичного продуцирования Pr при учете суточного цикла освещенности

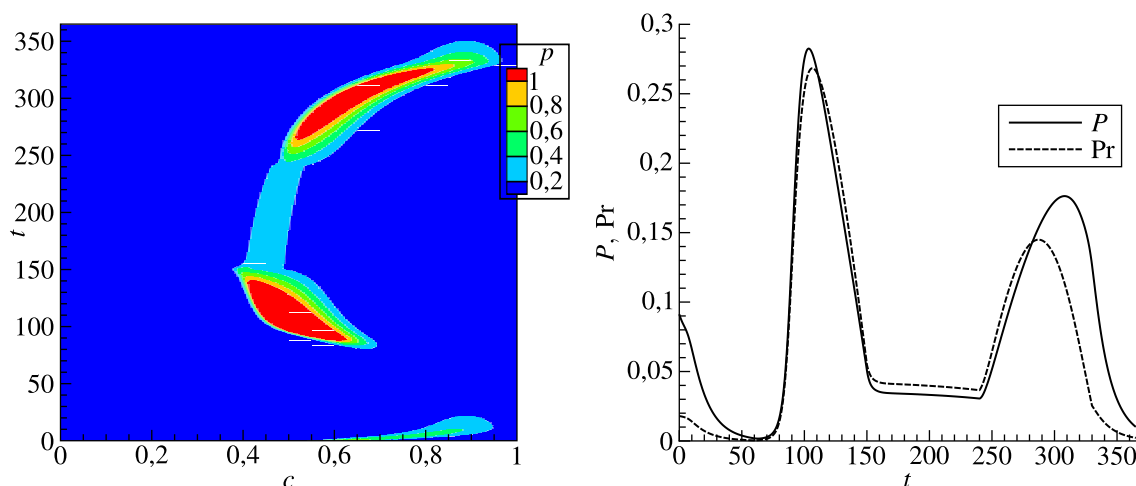


Рис. 6. Распределение биомассы фитопланктона p по доле c хлорофилла, динамика плотности биомассы P и скорость первичного продуцирования Pr при условиях среды, представленных в табл. 2

цикла в виде кусочно-линейных функций с координатами (t, s) , (t, I) , (t, T) узловых точек, представленными в таблице 2.

Таблица 2. Данные сезонных изменений среды к расчету рис. 6

t	s	I	T
0	8	0,1	0,01
60	8	0,1	0,01
150	0,5	4	0,5
240	0,5	4	0,5
330	—	2	0,01
365	8	0,1	0,01

Функции $\theta(t) = (s(t), I(t), T(t))$ похожи на идеализированный вариант годового цикла, но подробнее имитируют природную динамику, в том числе с существенными временными сдвига-

ми относительно середины года [Моисеев, 1989]. И результат оказывается качественно похожим на описание реальной динамики фитопланктона (рис. 6).

Для многих морских и океанических районов характерны значительный весенний максимум биомассы фитопланктона и несколько меньший — осенний. Летом происходит спад биомассы из-за дефицита минеральных веществ [Моисеев, 1989]. Именно такую динамику мы наблюдаем на рис. 6. Качественное совпадение результатов расчетов обнадеживает нас в смысле применимости основной модели.

Заключение

На основе достаточно общих представлений о фотосинтезе построена модель (4)–(7) с основным уравнением (4) параболического типа. Эта модель нацелена на оценку биопродуктивности водных экосистем. Другими словами, это оценка объемов первичной продукции, т. е. продукции фитопланктона. Повсеместно используются эмпирические зависимости скорости продуцирования от освещенности и других условий среды обитания. Вместе с тем эти зависимости ранее предложены исследователями и подробно обсуждены с точки зрения адекватности реальным процессам [Моисеев, 1989; Platt, 1993; Nikolaou et al., 2016]. Переход от биомассы фитопланктона к продукции использует так называемое ассимиляционное число [Finenko et al., 2003]. В то же время скорость продуцирования зависит от интенсивности фотосинтеза и, в частности, от количества и состояния хлорофилла в фитопланктоне. Содержание хлорофилла в фитопланктоне изменчиво и зависит от состояния фитопланктона и среды обитания [Ковалёва, Финенко, 2019]. Моделированию этих процессов и посвящена эта работа. Модель опирается на достаточно общие представления о световой и темновой стадиях фотосинтеза, но при этом учитывает возможные разбросы в долях содержания хлорофилла в фитопланктоне. Это представляется нам важным — учесть, что планктонные клетки в одинаковых условиях ведут себя не обязательно одинаково. Это сказывается и на скорости первичного продуцирования. Решения в нашей модели ведут себя правдоподобным образом. Модель может быть дополнена уравнениями и членами уравнений для более подробного описания сложных процессов фотосинтеза. Введение переменных физического пространства обитания и сопряжение модели со спутниковой информацией о поверхности водоема ведут к модельным оценкам биопродуктивности обширных морских районов. Подобные исследования проводятся [Longhurst et al., 1995; Финенко, Суслин, Чурилова, 2009; Pak, Abakumov, 2020], и их развитие, с более детальным анализом процессов первичного продуцирования, может привести к качественно более высокому уровню исследования продукционных процессов. Ключевую роль здесь может сыграть более точное модельное описание процессов фотосинтеза.

Список литературы (References)

- Белянин В. Н., Сидько Ф. Я., Тренкешу А. П. Энергетика фотосинтезирующей культуры микроводорослей. — Новосибирск: Наука, 1980. — 136 с.
Belyanin V. N., Sidko F. Ya., Trenkeshu A. P. Energetika fotosinteziruyushhej kultury mikrovodoroslej [Energetics of photosynthetic culture of microalgae]. — Novosibirsk: Nauka, 1980. — 136 s. (in Russian).
- Ковалёва И. В., Финенко З. З. Количественные закономерности изменения относительного содержания хлорофилла при совместном действии света и температуры у диатомовых водорослей // Вопросы современной альгологии. — 2019. — № 3. — С. 28–36.
Kovaleva I. V., Finenko Z. Z. Kolichestvennyye zakonomernosti izmeneniya otnositelnogo sodержaniya xlorofilla pri sovmestnom dejstvii sveta i temperatury u diatomovykh vodoroslej [Quantitative regularities of changes in the relative content of chlorophyll at the combined action of light and temperature in diatoms] // Voprosy sovremennoj algologii. — 2019. — № 3. — S. 28–36 (in Russian).

- Минеева Н. М., Щур Л. А.* Содержание хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона // Альгология. — 2012. — Т. 22, № 4. — С. 441–456.
Mineyeva N. M., Shhur L. A. Soderzhanie khlorofilla *a* v edinice biomassy fitoplanktona [Chlorophyll *a* content per unit of phytoplankton biomass] // Algologiya. — Vol. 22, no. 4. — S. 441–456 (in Russian).
- Моисеев П. А.* Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Агропромиздат, 1989. — 368 с.
Moiseyev P. A. Biologicheskie resursy Mirovogo okeana [Biological resources of the World Ocean]. — Moskva: Agropromizdat, 1989. — 368 s. (in Russian).
- Мокронос А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В.* Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. — М.: Академия, 2006. — 448 с.
Mokronosov A. T., Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. Fotosintez. Fiziologo-ekologicheskie i bioximicheskie aspekty [Photosynthesis. Physiological, ecological and biochemical aspects]. — M.: Akademiya, 2006. — 448 s. (in Russian).
- Погосян С. И., Конюхов И. В., Рубин А. Б., Кузнецова А. В., Воронова Е. Н.* Влияние дефицита азота на рост и состояние фотосинтетического аппарата зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* // Вода: химия и экология. — 2012. — № 4. — С. 68–76.
Pogosyan S. I., Konyukhov I. V., Rubin A. B., Kuznetsova A. V., Voronova E. N. Vliyaniye defitsita azota na rost i sostoyaniye fotosinteticheskogo apparata zelenoy vodorosli *Shlamydomonas reinhardtii* [The effect of nitrogen deficiency on the growth and state of the photosynthetic apparatus of green algae *Chlamydomonas reinhardtii*] // Voda: khimiya i ekologiya. — 2012. — № 4. — S. 68–76 (in Russian).
- Рубин А. Б., Кренделева Т. Е.* Регуляция первичных процессов фотосинтеза // Успехи биологической химии. — 2003. — Т. 43. — С. 225–266.
Rubin A. B., Krendeleva T. Ye. Regulyatsiya pervichnykh protsessov fotosinteza [Regulation of primary processes of photosynthesis] // Uspekhi biologicheskoy khimii. — 2003. — T. 43. — S. 225–266 (in Russian).
- Салюк П. А., Степochкин И. Е., Букин О. А., Соколова Е. Б., Майор А. Ю., Шамбарова Ю. В., Горбушкин А. Р.* Определение концентрации хлорофилла *a* спутниковыми радиометрами MODIS-Aqua и VIIRS в Восточной Арктике и Беринговом море // Исследования Земли из космоса. — 2016. — № 1–2. — С. 161–172.
Salyuk P. A., Stepochkin I. E., Bukin O. A., Sokolova E. B., Mayor A. Yu., Shambarova Yu. V., Gorbushkin A. R. Opredeleniye kontsentratsii khlorofilla *a* sputnikovymi radiometrami MODIS-Aqua i VIIRS v Vostochnoy Arktike i Beringovom more [Determination of chlorophyll *a* concentration by MODIS-Aqua and VIIRS satellite radiometers in the Eastern Arctic and the Bering Sea] // Issledovaniya Zemli iz kosmosa. — 2016. — № 1–2. — S. 161–172 (in Russian).
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.
Svirezhev Yu. M., Logofet D. O. Ustoychivost' biologicheskikh soobshchestv [Stability of biological communities]. — Moscow: Nauka, 1978. — 352 s. (in Russian).
- Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я.* Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием спутникового сканера цвета SeaWiFS // Морский экологичный журнал. — 2009. — Т. 8, № 1. — С. 81–106.
Finenko Z. Z., Suslin V. V., Churilova T. Ya. Regional'naya model' dlya rascheta pervichnoy produktsii Chernogo morya s ispol'zovaniyem sputnikovogo skanera tsveta SeaWiFS [Regional model for calculating the primary production of the Black Sea using satellite scanner colors SeaWiFS] // Mors'kiy yekologichnyy zhurnal. — 2009. — T. 8, № 1. — S. 81–106 (in Russian).
- Bernard O.* Hurdles and challenges for modelling and control of microalgae for CO₂ mitigation and biofuel production // Journal of Process Control. — 2011. — Vol. 21. — P. 1378–1389.
- DeAngelis D. L.* Dynamics of nutrient cycling and food webs. — Springer, 2012. — 288 p.
- Edwards A. M., Brindley J.* Oscillatory behaviour in a three-component plankton population model // Dynamics and stability of Systems. — 1996. — Vol. 11, no. 4. — P. 347–370.
- Eilers P. H. C., Peeters J. C. H.* A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton // Ecological Modelling. — 1988. — Vol. 42. — P. 199–215.
- Emerson R., Lewis C. M.* Carbon dioxide exchange and the measurement of the quantum yield of photosynthesis // American Journal of Botany. — 1941. — Vol. 28. — P. 789–804.
- Falkowski P. G., Raven J. A.* Aquatic Photosynthesis (2nd Edition). — Princeton University Press, 2007.
- Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S. A.* Phytoplankton carbon to chlorophyll *a* ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Морский экологичный журнал [Marine ecological journal]. — 2003. — Т. 2, no. 2. — P. 40–64.

- Fraikin G. Ya., Strakhovskaya M. G., Rubin A. B.* Biological photoreceptors of light-dependent regulatory processes // *Biochemistry*. Moscow. — 2013. — Vol. 78, iss. 11. — P. 1238–1253.
- Geider R., MacIntyre H., Kana T.* A dynamic regulatory model of phytoplankton acclimation to light, nutrients, and temperature // *Limnology and Oceanography*. — 1998. — Vol. 43, iss. 4. — P. 679–694.
- Han B.-P.* Photosynthesis irradiance response at physiological level: a mechanistic model // *J. Theoret. Biology*. — 2001. — Vol. 213. — P. 121–127.
- Han B.-P.* A mechanistic model of algal photoinhibition induced by photodamage to photosystem-II // *J. Theoret. Biology*. — 2002. — Vol. 214. — P. 519–527.
- Jang S. J., Baglama J.* Nutrient-plankton models with nutrient recycling // *Computers & Mathematics with Applications*. — 2005. — Vol. 49, no. 2–3. — P. 375–387.
- Lax P. D.* *Hyperbolic Partial Differential Equations / Courant lecture notes in mathematics*. — New York: New York University, Courant Institute, 2006. — Vol. 14. — 217 p.
- LeVeque R. J.* *Numerical Methods for Conservation Laws, 2nd ed.* — Birkhäuser Basel: Lectures in Mathematics. ETH Zürich, 1992. — 220 p.
- Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., Caverhill C.* An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data // *Journal of Plankton Research*. — 1995. — Vol. 17, no. 6. — P. 1245–1271.
- Mairet F., Bernard O., Lacour T., Sciandra A.* Modelling microalgae growth in nitrogen limited photobioreactor for estimating biomass, carbohydrate and neutral lipid productivities // *J. IFAC Proceedings Volumes*. — 2011. — Vol. 44. — P. 10591–10596.
- Mitra A.* Are closure terms appropriate or necessary descriptors of zooplankton loss in nutrient-phytoplankton-zooplankton type models? // *Ecological Modelling*. — 2009. — Vol. 220, no. 5. — P. 611–620.
- Monod J.* The growth of bacterial cultures // *Annual Review of Microbiology*. — 1949. — Vol. 111, no. 2. — P. 371–394.
- Nicholls K. H., Dillon P. J.* An Evaluation of Phosphorus-Chlorophyll-Phytoplankton Relationships for Lakes // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. — 1978. — Vol. 63, iss. 2. — P. 141–154.
- Nikolaou A., Hartmann P., Sciandra A., Chachuat B., Bernard O.* Dynamic coupling of photoacclimation and photoinhibition in a model of microalgae growth // *Journal of Theoretical Biology*. — 2016. — Vol. 390. — P. 61–72.
- Pak S. Ya., Abakumov A. I.* Phytoplankton in the Sea of Okhotsk along Western Kamchatka: warm vs cold years // *Ecological Modelling*. — 2020. — Vol. 433.
- Platt T., Sathyendranath S.* Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color // *Journal of Geophysical Research*. — 1993. — Vol. 98, iss. C8. — P. 14561–14576.
- Rubin A., Riznichenko G.* *Mathematical Biophysics*. — Book Series: Biological and Medical Physics Biomedical Engineering. Springer, 2014.
- Sakshaug E., Bricaud A., Dandonneau Y., Falkowski P. G., Kiefer D. A., Legendre L., Morel A., Parslow J. and Takahashi M.* Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results // *Journal of Plankton Research*. — 1997. — Vol. 19. — P. 1637–1670.
- Skillman J. B.* Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark // *Journal of Experimental Botany*. — 2008. — Vol. 59. — P. 1647–1661.