УДК: 51-76+574.5

© 2020 г. **Е.Е. Гиричева**, канд. физ.-мат. наук
(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток)

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНЫХ ПРОФИЛЕЙ ПЛАНКТОНА С УЧЕТОМ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА

В работе представлена модель пространственно-временной динамики сообщества планктона. Анализируется вертикальная структура популяций фитопланктона, микрозоопланктона и мезозоопланктона с учетом суточных вертикальных миграций крупного зоопланктона и присутствия в его рационе растительной и животной пищи.

Ключевые слова: математическое моделирование, планктонное сообщество, суточные вертикальные миграции, пространственные структуры.

DOI: 10.22250/isu.2020.64.32-42

Введение

Основа трофической цепи в океане – фитопланктон и зоопланктон – являются предметом исследования на протяжении многих лет. Большое количество работ [1 – 5] посвящено моделированию планктонных сообществ на основе взаимодействий типа «хищник-жертва», простейшая модель которых была впервые предложена в работах Лотки и Вольтерры [6, 7]. На протяжении многих лет во взаимодействиях фитопланктон – зоопланктон в качестве хищника рассматривался мезозоопланктон, а именно копеподы [8 – 10]. Однако в последние годы в многочисленных работах был признан факт, что основным потребителем фитопланктона является микрозоопланктон [11 – 13]. Являясь для крупного зоопланктона и конкурентом и жертвой, микрозоопланктон оказывает влияние на состояние всего планктонного сообщества. Поэтому для анализа состояния низших уровней трофической цепи представляет интерес моделирование океанического планктона как взаи-

модействие этих трех компонент.

При моделировании планктонного сообщества необходимо учитывать его пространственную неоднородность, которая определяется взаимодействиями между компонентами системы, а также физическими процессами, протекающими в океане. Вертикальное распределение фитопланктона в океане определяется двумя основными факторами: уменьшающаяся с глубиной интенсивность солнечной радиации и поступающие со дна питательные вещества. Как правило, вертикальные профили фитопланктона имеют один или несколько максимумов, а с глубиной биомасса убывает. Не столь очевидны причины пространственной неоднородности зоопланктона, поскольку многие виды зоопланктона способны самостоятельно совершать достаточно значительные вертикальные перемещения, а не только пассивно переноситься движением воды. Варианты таких перемещений могут варьировать между видами и даже в пределах одного вида [14, 15]. Наиболее общим является нахождение организмов на большей глубине днем, чем ночью.

Полевые и лабораторные эксперименты показали, что на скорость вертикального движения зоопланктона могут влиять как биотические факторы (пол, возраст, размер особей), так и абиотические (свет, течения, температура, соленость, кислород), комбинация которых как раз и определяет модель вертикального движения. Однако для многих видов именно свет признается самым важным сигналом к вертикальному движению [14, 16 – 18]. Среди различных механизмов реагирования зоопланктона на изменение освещенности выделяют три основных. Первый состоит в предположении, что зоопланктон движется к предпочтительной или оптимальной интенсивности света. Вторым механизмом допускает стремление зоопланктона минимизировать изменения в наблюдаемой интенсивности света. В соответствии с третьим механизмом, зоопланктон реагирует на относительную скорость изменения интенсивности.

В работе [19] были построены модели, учитывающие эти механизмы и рассчитаны вертикальные профили биомассы зоопланктона. Было показано, что результаты моделирования хорошо согласуются с реальными распределениями разных видов зоопланктона. В настоящей работе рассматривается математическая модель планктонного сообщества, включающего фитопланктон, микрозоопланктон и мезозоопланктон в верхнем перемешанном слое воды. Суточные вертикальные перемещения крупного зоопланктона моделируются в соответствии с предположением, что зоопланктон стремится минимизировать изменения видимой им освещенности. Цель работы состоит в определении возможных вертикальных профилей биомассы планк-

тона под влиянием этих перемещений и в зависимости от структуры рациона мезозоопланктона. Под структурой рациона понимается долевое участие в нем растительной и животной пищи.

1. Описание модели и динамика системы без учета вертикальных миграций

Пространственно-временная динамика планктона описывается уравнениями типа «реакция-адвекция-диффузия»:

$$\begin{aligned}\frac{\partial P}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + rP \left(1 - \frac{P}{K_P}\right) - \frac{\mu_1 P}{K_1 + P} Z_1 - \frac{\mu_2 \rho_1 P}{K_2 + \rho_1 P + \rho_2 Z_1} Z_2; \\ \frac{\partial Z_1}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 Z_1}{\partial x^2} + \frac{\alpha_1 \mu_1 P}{K_1 + P} Z_1 - \frac{\mu_2 \rho_2 Z_1}{K_2 + \rho_1 P + \rho_2 Z_1} Z_2 - m_1 Z_1; \\ \frac{\partial Z_2}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 Z_2}{\partial x^2} - v(t, x) \frac{\partial Z_2}{\partial x} + \frac{\alpha_2 \mu_2 (\rho_1 P + \rho_2 Z_1)}{K_2 + \rho_1 P + \rho_2 Z_1} Z_2 - m_2 Z_2 - \delta Z_2^2,\end{aligned}\tag{1}$$

где $P(x, t)$, $Z_1(x, t)$, $Z_2(x, t)$ – плотности биомассы фитопланктона, микрозоопланктона и мезозоопланктона в момент времени t в точке x . Случайные пространственные перемещения описываются мелкомасштабной турбулентной диффузией с коэффициентами D_1 , D_2 , D_3 , вертикальные суточные миграции копепод – адвективным членом $v(t, x) \frac{\partial Z_2}{\partial x}$. Локальная кинетика популяций планктона описывается на основе одной из стандартных моделей хищник-жертва [20]. Фитопланктон растет с максимальной скоростью r , K_P – емкость его экологической ниши. Убыль фитопланктона происходит за счет выедания зоопланктоном со скоростями μ_1 , μ_2 и константами полунасыщения K_1 , K_2 для мелкого и крупного зоопланктона. Трофическая функция мезозоопланктона зависит от плотности фитопланктона и микрозоопланктона с весовыми коэффициентами ρ_1 и ρ_2 ($\rho_1 + \rho_2 = 1$), определяющими доли жертв в рационе хищника. Коэффициенты усвояемости пищи для мелкого и крупного зоопланктона – α_1 , α_2 ; m_1 , m_2 – коэффициенты естественной смертности.

Квадратичный член в уравнении для крупного зоопланктона описывает внутривидовое хищничество или выедание высшими трофическими уровнями со скоростью δ .

Динамика сообщества рассматривается в столбе воды, ограниченном сверху атмосферой ($x = 0$), снизу глубиной перемешанного слоя ($x = X$). Граничные условия зададим в виде нулевого потока, биологический смысл которого состоит в изолированности сообщества:

$$\frac{\partial P}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial P}{\partial x}(t,X) = 0, \quad \frac{\partial Z_1}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial Z_1}{\partial x}(t,X) = 0, \quad \frac{\partial Z_2}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial Z_2}{\partial x}(t,X) = 0.$$

В работе [21] была исследована система (1), без учета вертикальных миграций макрозоопланктона ($v(t,x) = 0$). Система имеет следующие стационарные решения, однородные по пространству: тривиальное равновесие $E_0 = (0,0,0)$; три граничных равновесия $E_1 = (K_P, 0, 0)$, $E_2 = (P^1, Z_1^1, 0)$, $E_3 = (P^1, 0, Z_2^1)$; внутреннее равновесие $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$. На основе линейного анализа были получены условия устойчивости равновесий E_2 , E_3 и E_4 к малым пространственно-однородным и пространственно-неоднородным возмущениям. На основе этих условий был проведен численный анализ устойчивости в области параметров ρ_1 и μ_1 .

Для расчетов в соответствии с литературными данными выбирались следующие скорости роста и смертности, а также значения основных параметров трофических функций: $r = 2$ сутки⁻¹, $K_P = 1$ миллимоль N/m^3 , $K_1 = 0.5$ миллимоль N/m^3 , $K_2 = 0.3$ миллимоль N/m^3 , $\mu_2 = 0.6$ сутки⁻¹, $m_1 = 0.05$ сутки⁻¹, $m_2 = 0.01$ сутки⁻¹, $\alpha_1 = 0.5$, $\alpha_2 = 0.7$, $\delta = 0.3$ миллимоль $N^{-1} \cdot m^3 \cdot$ сутки⁻¹. Значение коэффициентов вертикальной турбулентной диффузии фитопланктона и микрозоопланктона положим $1 \text{ м}^2/\text{сутки}$, что соответствует коэффициенту диффузии примесей в океане [22], а крупного зоопланктона – $50 \text{ м}^2/\text{сутки}$. Для рассматриваемого набора параметров равновесие E_2 неустойчиво во всей параметрической области. Устойчивость этой равновесной точки, означающей сосуществование фитопланктона и микрозоопланктона, возможна лишь при больших значениях константы полунасыщения крупного зоопланктона. В этом случае мезозоопланктон вымирает из-за недостатка пищи.

На рис. 1 представлены области неустойчивости равновесий к пространственно-однородным возмущениям (Ω_1), области устойчивости равновесий E_4 и E_3 – к пространственно-однородным и к пространственно-неоднородным возмущениям (Ω_2 и Ω_3), область неустойчивости равновесия E_4 – к пространственно-неоднородным возмущениям (Ω_4).

Для параметров из области Ω_1 система демонстрирует автоколебательный режим с однородным распределением биомассы по вертикали. Для параметров из Ω_2 решение системы (1) стремится к однородному по глубине стационарному распределению биомассы всех популяций. Для параметров из Ω_3 подобные профили имеют биомассы фитопланктона и мезозоопланктона, а микрозоопланктон вытесняется из системы.

Наиболее интересным представляется случай неустойчивости системы в окрестности равновесия E_4 к малым пространственно-неоднородным возмущениям (неустойчивость Тьюринга).

Рис.1. Бифуркационная диаграмма системы (1): Ω_1 – область неустойчивости равновесий к пространственно-однородным возмущениям; Ω_2 – область устойчивости равновесия E_4 ; Ω_3 – область устойчивости равновесия E_3 ; Ω_4 – область неустойчивости равновесия E_4 по Тьюрингу.

В этом случае система (1) способна генерировать стационарные неоднородные по пространству структуры. На рис.2 и 3 представлены варианты пространственно-временной динамики популяций планктона для двух наборов параметров: $\rho_1 = 0.05$, $\mu_1 = 1.4$, $\mu_1 = 2.4$ и $\rho_1 = 0.15$, $\mu_1 = 1.8$, $\mu_1 = 2.14$. В качестве начальных условий выбирались небольшие случайные возмущения локального равновесия: $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$; $P(x,0) = P^* + \eta_1$; $Z_1(x,0) = Z_1^* + \eta_2$; $Z_2(x,0) = Z_2^* + \eta_3$.

Рис.2. Пространственно-временная динамика биомассы:
верхняя панель – $\rho_1 = 0.05$, $\mu_1 = 1.4$; нижняя панель – $\rho_1 = 0.05$, $\mu_1 = 2.4$.

С изменением параметров смещаются по глубине лишь пики максимумов биомассы популяций, в целом же модель демонстрирует

близкую пространственную структуру системы. Мелкий и крупный зоопланктон агрегируется на одной глубине, выедая в этих областях фитопланктон.

Рис.3. Пространственно-временная динамика биомассы:
верхняя панель – $\rho_1 = 0.15, \mu_1 = 1.8$; нижняя панель – $\rho_1 = 0.15, \mu_1 = 2.14$.

2. Вертикальные миграции зоопланктона

Основным фактором, определяющим вертикальную неоднородность зоопланктона, признаются суточные вертикальные миграции. Уход животных на глубину в дневное время суток и подъем к поверхности в ночные часы определяются многими факторами, среди которых ключевую роль играет интенсивность света. Существует несколько гипотез о реакции зоопланктона на этот фактор. Одна из них состоит в том, что зоопланктон минимизирует видимые изменения интенсивности света, пытаясь двигаться вниз при увеличении световой радиации, а иначе – вверх. Для описания этого механизма в работе [19] был предложен следующий вариант функции скорости:

$$v(t, x) = h(t)g(t, x).$$

Функция $h(t)$ представляет вертикальные перемещения животных, отвечающие изменению $w(t)$ интенсивности световой радиации $I(t)$ у поверхности в течение суток:

$$h(t) = \begin{cases} v_{\max}, & w(t) > v_{\max}, \\ -v_{\max}, & w(t) < -v_{\max}, \\ w(t), & -v_{\max} \leq w(t) \leq v_{\max}, \end{cases}$$

где $v_{\max}$ – максимальная скорость движения животных; $w(t) = \frac{1}{kI(t)} \frac{dI(t)}{dt}$ –

изменение интенсивности света; k – коэффициент затухания света с глубиной

$$I(t) = I_s + \frac{1}{2}(1 - I_s) \left(1 + \sin\left(\frac{\pi}{12}(t - 6)\right) + \sqrt{\varepsilon + \sin^2\left(\frac{\pi}{12}(t - 6)\right)} - \sqrt{\varepsilon + 1} \right).$$

Здесь время измеряется в часах, I_s – интенсивность света в полночь, параметр ε используется для сглаживания функции в часы рассвета ($t = 6$) и заката ($t = 18$).

Функция $g(t, x)$ выражает естественное требование, чтобы зоопланктон не выходил за пределы рассматриваемой области, а скорость при приближении к границе замедлялась (γ – расстояние от верхней и нижней границ):

$$g(t, x) = \begin{cases} g_d, & 0 \leq t < 12, \\ g_u, & 12 \leq t < 24, \end{cases}$$

$$g_d(x) = \begin{cases} 1, & 0 \leq x \leq \bar{x} - \gamma, \\ \cos\left(\frac{\pi}{2\gamma}(x - \bar{x} - \gamma)\right), & \bar{x} - \gamma \leq x \leq \bar{x}, \end{cases}$$

$$g_u(x) = \begin{cases} 1, & \gamma \leq x \leq \bar{x}, \\ \sin\left(\frac{\pi}{2\gamma}x\right), & 0 \leq x \leq \gamma. \end{cases}$$

Параметры для функции скорости выбирались равными соответствующим значениям, определенным в работе [19]: $v_{max} = 2 \cdot 10 - 3$ м/с; $I_s = 10^{-6}$ лм; $k = 0.046$ м⁻¹, $\varepsilon = 10^{-3}$, $\gamma = 2$ м.

При таком подходе не учитывается затухание интенсивности с глубиной, т. е. зоопланктон не реагирует на абсолютную величину интенсивности света, а лишь на относительную скорость ее изменения. Однако модельное поведение зоопланктона в соответствии с этой гипотезой адекватно воспроизводит поведение не очень быстрых видов зоопланктона [19].

Варианты пространственно-временной динамики фитопланктона и зоопланктона с учетом вертикальных миграций представлены на рис. 4 и 5. Параметры трофических функций соответствуют динамике без учета вертикальных перемещений (см. рис. 2, 3). Суточное распределение мезозоопланктона по глубине имеет схожую картину для всех вариантов параметров. На рис. 6 представлены модельные вертикальные профили биомассы крупного зоопланктона в моменты времени $t = 6, 12$ и 20 часов и динамика биомассы в течение суток. В результате вертикальных миграций копепод при меньших значениях скорости выедания микрозоопланктоном фитопланктона практически весь фитопланктон выедается вблизи границ области, а основная биомасса группируется в центральной части.

Рис.4. Пространственно-временная динамика биомассы с учетом вертикальных миграций: верхняя панель – $\rho_1 = 0.05$, $\mu_1 = 1.4$; нижняя панель – $\rho_1 = 0.05$, $\mu_1 = 2.4$.

Рис.5. Пространственно-временная динамика биомассы с учетом вертикальных миграций: верхняя панель – $\rho_1 = 0.15$, $\mu_1 = 1.8$; нижняя панель – $\rho_1 = 0.15$, $\mu_1 = 2.14$.

С увеличением этого параметра пространственное распределение фито- и микрозоопланктона становится похожим на профили биомассы без учета миграций крупного зоопланктона. В этом случае профили имеют несколько пиков, а перемещения мезозоопланктона приводят к колебаниям в приграничных слоях. Следует заметить, что подобное распределение биомассы под воздействием вертикальных перемещений крупного зоопланктона происходит только в случае параметров модели из области неустойчивости Тьюринга.

Рис. 6. Распределение мезозoopланктона по глубине в течение суток с учетом суточных вертикальных миграций: а – вертикальные профили биомассы при $t = 6, 12, 20$ часов; б – динамика биомассы в течение суток.

Расчеты для параметров из области пространственной устойчивости, означающей устойчивое однородное по пространству распределение биомассы в случае модели без миграций, приводят к профилям с убыванием биомассы с глубиной и колебаниям у поверхности (рис. 7). В этом случае не наблюдается нескольких пиков биомассы планктона по глубине.

Рис. 7. Пространственно-временная динамика биомассы фитопланктона с учетом вертикальных миграций копепод: а – $\rho_1 = 0.15, \mu_1 = 2.4$; б – $\rho_1 = 0.15, \mu_1 = 1$.

Заключение

Вертикальная структура биомассы планктона определяется разными факторами. И если для фитопланктона признаются основными свет и минеральное питание, то для зоопланктона – целый комплекс параметров среды, биологических факторов, определяющих конкретное животное, в том числе и его рацион, а также мобильность влияют на структуру пространственного распределения. Принято считать, что именно суточные вертикальные миграции крупного зоопланктона определяют его распределение в пространстве. Роль в этом остальных факторов, а также влияние перемещений на структуру жертв крупного планктона – все еще открытый вопрос.

В рассмотренной модели планктонного сообщества анализируется влияние суточных вертикальных миграций мезозoopланктона на профили

биомассы фитопланктона и микрозоопланктона, составляющих рацион крупного планктона. Показано, что при небольшой доле фитопланктона в рационе крупного зоопланктона возможно образование устойчивых вертикальных распределений планктона. Причем при больших скоростях выедания фитопланктона мелким зоопланктоном перемещения крупного планктона не меняют структуру таких распределений. Это означает, что трофические отношения в сообществе планктона, а не только профили света и питательных веществ, могут влиять на вертикальные профили биомассы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Segel L.F., Jackson J.L.* Dissipative structure. An explanation and an ecological example // *J. Theor. Biol.* – 1972. – Vol. 37. – P. 345-359.
2. *Dubois D.M.* A model of patchiness for prey—predator plankton populations // *Ecological Modelling.* – 1975. – Vol. 1, № 1. – С. 67-80
3. *Levin, S.A., Segel, L.A.* Hypothesis for origin of plankton patchiness. *Nature.* – 1976. – Vol. 259. – P. 659.
4. *Mimura M., Murray J.D.* On a diffusive prey-predator model which exhibits patchiness // *Journal of Theoretical Biology.* – 1978. – Vol. 75. – P. 249-62.
5. *Steele J.H., Henderson E.W.* A simple plankton model // *The American Naturalist.* – 1981. – Vol. 117, № 5. – P. 676-691.
6. *Lotka A.J.* Elements of physical biology. Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
7. *Volterra V.* Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together // *ICES Journal of Marine Science.* – 1928. – Vol. 3, № 1. – P. 3-51.
8. *Franks P.J.S, Walstad L.J.* Phytoplankton patches at fronts: a model of formation and response to wind events // *Journal of Marine Research.* – 1997. – V. 55, № 1. –P. 1-29.
9. *Lacroix G., Nival P.* Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) with a 1D hydrodynamic/biological model // *Journal of Marine Systems.* –1998. – Vol. 16. – P. 23-50.
10. *Wroblewski J, Sarmiento J.L., Flierl G.R.* An Ocean Basin Scale Model of plankton dynamics in the North Atlantic: 1. Solutions For the climatological oceanographic conditions in May // *Global Biogeochemical Cycles.* – 1988. – Vol. 2. – P. 199-218.
11. *Banse K.* Grazing, temporal changes of phytoplankton concentrations, and the microbial loop in the open sea. In: *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea.* – Boston: Springer, 1992. – P. 409-440.
12. *Verity P.G., Wassmann P., Frischer M.E., Howard-Jonesa M.H., Allen A.E.* Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47 N, 18 W // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers.* – 1993. – Vol. 40, № 9. – P. 1793-1814.
13. *Neuer S., Cowles T.J.* Protist herbivory in the Oregon upwelling system // *Marine Ecology Progress Series.* – 1994. –Vol. 113. – P. 147-162.
14. *Forward R.B.* Diel vertical migration: zooplankton photobiology and behaviour // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* – 1988. – Vol. 26, № 36. – P. 1-393.
15. *Ringelberg J. et al.* Diel vertical migration of *Daphnia hyaline* (sensu latiori) in Lake

- Maarsseveen: Part 2. Aspects of population dynamics // Archiv fur Hydrobiologie. Stuttgart. – 1991. – Vol. 122, №. 4. – P. 385-401.
16. *Haney J. F. et al.* Light control of evening vertical migrations by *Chaoborus punctipennis* larvae // Limnology and Oceanography. – 1990. – Vol. 35, №. 5. – P. 1068-1078.
 17. *Lampert W.* Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis // Diel vertical migration of zooplankton. – 1993. – P. 79-88.
 18. *Ringelberg J.* Changes in light intensity and diel vertical migration: a comparison of marine and freshwater environments // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1995. – Vol. 75, №. 1. – P. 15-25.
 19. *Richards S.A., Possingham H.P., Noye J.* Diel vertical migration: modelling light-mediated mechanisms // Journal of Plankton Research. – 1996. – Vol. 18, №. 12. – P. 2199-2222.
 20. *Rosenzweig M.L., MacArthur R.H.* Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions // The American Naturalist. – 1963. – Vol. 97, № 895. – P. 209-223.
 21. *Гиричева Е.Е.* Влияние трофических отношений в сообществе планктона на его пространственно-временную динамику // Математическая биология и биоинформатика. – 2019. – Т. 14, № 2. – С. 393-405.
 22. *Озмидов Р.В.* Диффузия примесей в океане. – Л.: Гидрометеиздат, 1986.

Статья представлена к публикации членом редколлегии Е.А. Шеленком

E-mail:

Гиричева Евгения Евгеньевна – evg.giricheva@yandex.ru.