Математическая биология и биоинформатика
2019. Т. 14. № 2. С. 393–405. doi: 10.17537/2019.14.393

========== **МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ** ==========

УДК: 51-76+574.5

Влияние трофических отношений в сообществе планктона на его пространственно-временную динамику

Гиричева Е.Е.*

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия
Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

Аннотация. В работе рассматривается модель пространственно-временной динамики сообщества фитопланктона, микрозоопланктона и мезозоопланктона в верхнем перемешанном слое воды с учетом вертикальной диффузии. Трофическая функция мезозоопланктона описывает потребление фитопланктона и микрозоопланктона с учетом их долевого присутствия в его рационе. Исследована устойчивость равновесий локальной модели в зависимости от констант полунасыщения зоопланктона и присутствия фитопланктона в рационе копепод. Численный анализ выявил возможность устойчивого существования трех популяций, если мезозоопланктон является эффективным хищником и биомассы фитопланктона достаточно для обеспечения кормовой базы мелкого зоопланктона и большей части крупного. Показано, что в случае преобладания микрозоопланктона в рационе мезозоопланктона в системе возможна мультистабильность, означающая реализацию различной динамики при одних и тех же значениях параметров, но разных начальных условиях. Для модели с учетом пространственной неоднородности построены области устойчивости пространственно-однородных равновесий к малым неоднородным возмущениям. Численный анализ показал, что структура диеты мезозоопланктона также влияет и на возможность образования стационарных вертикальных профилей биомассы планктона. Такая динамика, вызванная неустойчивостью Тьюринга системы, возможна в случае эффективного хищничества мезозоопланктона и преобладания в его рационе животной пищи.

Ключевые слова: *планктонное сообщество, математическая модель, пространственно-временная динамика, рацион зоопланктона, устойчивость равновесий, пространственные структуры*.

ВВЕДЕНИЕ

На протяжении многих лет во взаимодействиях фитопланктон-зоопланктон в качестве хищника рассматривался мезозоопланктон, а именно копеподы [1–3]. Однако, в последние годы в многочисленных работах был признан факт, что основным потребителем фитопланктона является микрозоопланктон [4–6]. При этом биологическая динамика микрозоопланктона во многом отличается от копепод, что приводит к разным динамическим режимам, если в моделях планктонных сообществ в качестве хищника рассматривать одну из этих таксономических групп. Было показано,

*evg.giricheva@yandex.ru

что учет именно микрозоопланктона позволил получить реальную картину цветения фитопланктона [7].

Микрозоопланктон является важным звеном в трофической цепи фитопланктон – копеподы [8], его выедание мезозоопланктоном уменьшает давление на фитопланктон [9, 10]. Поэтому включение его в модель рассматривается как биологический фактор управления цветением фитопланктона. Однако, микрозоопланктон является для копепод не только жертвой, но и конкурентом. Его доля в рационе мезозоопланктона может варьироваться в зависимости от вида, стадии развития организмов, обилия пищи в системе. В рационе копепод она может достигать 40–60 % [11, 12], являясь важным компонентом, когда эффективность фитопланктона падает во время его цветения [13].

Роль мезозоопланктона в выедании фитопланктона определяется не только долей последнего в рационе, но и скоростью его потребления, которое может быть описано различными трофическими функциями. Одной из часто используемых, в силу хорошего биологического обоснования [14, 15], является функция Холлинга второго типа $f(P) = \mu_{\max} \dfrac{P}{K+P}$. Множество лабораторных экспериментов было проведено для определения параметров этой функции. И если диапазон изменения максимальной скорости потребления $\mu_{\max}$ определен для основных таксономических групп зоопланктона, то константа полунасыщения K является трудноопределяемым параметром [16]. Он зависит от многих факторов, среди которых вид зоопланктона, стадия его развития, доступность пищи, поэтому значение этой константы для реальных экосистем остается открытым вопросом.

Пищевое поведение копепод определяет не только динамику биомассы планктонных популяций, но и является одним из факторов (наряду с абиотическими), формирующих пространственное распределение планктона в океане. Вертикальные перемещения мезозоопланктона, вызванные либо суточными миграциями, либо направленным движением за пищей, являются основным источником возникновения пространственных неоднородностей в структуре зоопланктона. Однако, представляет интерес и вопрос влияния биологических факторов на возможность образования пространственных структур.

В представленной работе рассматривается математическая модель планктонного сообщества, включающего фитопланктон, микрозоопланктон и мезозоопланктон (копеподы). Модель описывает пространственно-временную динамику биомассы планктона в верхнем перемешанном слое воды с учетом вертикальной диффузии. В работе исследуется возможность различных динамических режимов и пространственных структур в системе планктонного сообщества при различных вариантах рациона мезозоопланктона и вариабельности констант полунасыщения зоопланктона.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Пространственно-временную динамику планктонного сообщества опишем уравнениями типа «реакция-диффузия»:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + F_P(P, Z_1, Z_2); \\ \frac{\partial Z_1}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 Z_1}{\partial x^2} + F_1(P, Z_1, Z_2); \\ \frac{\partial Z_2}{\partial t} &= D_3 \frac{\partial^2 Z_2}{\partial x^2} + F_2(P, Z_1, Z_2). \end{aligned} \quad (1)$$

Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. doi: 10.17537/2019.14.393

Здесь $P(x,t)$, $Z_1(x,t)$, $Z_2(x,t)$ – плотности биомассы фитопланктона, микрозоопланктона и копепод в момент времени t в точке x. Локальная кинетика планктона описывается функциями $F_P(P,Z_1,Z_2)$, $F_1(P,Z_1,Z_2)$, $F_2(P,Z_1,Z_2)$, пространственные перемещения описываются турбулентной диффузией с коэффициентами D_1, D_2, D_3. Система рассматривается в столбе воды, границы которого представляют поверхностный слой $x = 0$ и границу перемешанного слоя $x = \bar{x}$. Граничные условия зададим в виде нулевого потока:

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

биологический смысл которого – изолированность рассматриваемого трофического сообщества.

Локальную кинетику популяций планктона опишем уравнениями на основе одной из стандартных моделей хищник-жертва [17] на основе логистического роста фитопланктона и трофической функции Холлинга II типа:

$$\begin{aligned}
\frac{dP}{dt} &= rP\left(1-\frac{P}{K_P}\right) - \frac{\mu_1 P}{K_1+P}Z_1 - \frac{\mu_2\rho_1 P}{K_2+\rho_1 P+\rho_2 Z_1}Z_2;\\
\frac{dZ_1}{dt} &= \frac{\alpha_1\mu_1 P}{K_1+P}Z_1 - \frac{\mu_2\rho_2 Z_1}{K_2+\rho_1 P+\rho_2 Z_1}Z_2 - m_1 Z_1;\\
\frac{dZ_2}{dt} &= \frac{\alpha_2\mu_2(\rho_1 P+\rho_2 Z_1)}{K_2+\rho_1 P+\rho_2 Z_1}Z_2 - Z_2(m_2+\delta Z_2).
\end{aligned} \tag{2}$$

Здесь r – максимальная скорость роста фитопланктона, K_P – емкость его экологической ниши. Фитопланктон выедается микрозоопланктоном со скоростью μ_1, константа полунасыщения которого – K_1, коэффициент усвоения пищи – α_1, m_1 – коэффициент естественной смертности.

Эксперименты показывают [18, 19], что некоторые виды копепод в питании отдают предпочтение микрозоопланктону над фитопланктоном, однако в рационе присутствуют обе эти группы в зависимости от их относительной доступности [20–22]. Поэтому трофическая функция копепод зависит от плотности фитопланктона и микрозоопланктона с весовыми коэфиициентами ρ_1 и ρ_2 ($\rho_1 + \rho_2 = 1$), определяющими доли жертв в рационе хищника. Скорость потребления копепод определяет коэффициент μ_2, эффективность питания – α_2. Смертность копепод описывается нелинейной функцией, включающей естественную убыль со скоростью m_2 и квадратичный член, описывающий внутрипопуляционное хищничество или выедание высшими трофическими уровнями со скоростью δ.

Подобная модель взаимодействия фитопланктона, микрозоопланктона и копепод была рассмотрена в работе [23]. Однако, в ней рассматривается потребление копеподами только микрозоопланктона, а влияние фитопланктона осуществляется опосредованно, через микрозоопланктон.

СУЩЕСТВОВАНИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАВНОВЕСИЙ ЛОКАЛЬНОЙ МОДЕЛИ

Система (2) имеет следующие равновесия: тривиальное $E_0 = (0,0,0)$, три граничных равновесия $E_1 = (K_P, 0, 0)$, $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$, $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$ и внутреннее равновесие $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$. Выясним вопрос существования нетривиальных равновесий.

Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. doi: 10.17537/2019.14.393

Равновесие $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$, где $P^2 = \dfrac{m_1 K_1}{\alpha_1\mu_1 - m_1}$, $Z_1^2 = \dfrac{r\alpha_1 K_1}{K_P(\alpha_1\mu_1 - m_1)^2} \cdot \left(K_P(\alpha_1\mu_1 - m_1) - m_1 K_1\right)$, существует (т.е. $P > 0$, $Z_1 > 0$), если $\alpha_1\mu_1 - m_1 > 0$ и

$$\frac{K_1}{K_P} < \frac{\alpha_1\mu_1 - m_1}{m_1}. \tag{3}$$

Равновесие $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$ определяется системой

$$f_1(P, Z_2) = r\left(1 - \frac{P}{K_P}\right) - \frac{\mu_2\rho_1 Z_2}{K_2 + \rho_1 P_1} = 0;$$
$$f_2(P, Z_2) = \frac{\alpha_2\mu_2\rho_1 P}{K_2 + \rho_1 P_1} - m_2 - \delta Z_2 = 0.$$

Из второго уравнения получаем $Z_2^3 = \dfrac{\alpha_2\mu_2\rho_1 P}{\delta(K_2 + \rho_1 P)} - \dfrac{m_2}{\delta}$, где P является решением уравнения $f_1(P, Z_2(P)) = 0$. Заметим, что $Z_2^3 > 0$, если $\alpha_2\mu_2 - m_2 > 0$ и $P > P_0^3 = \dfrac{m_2 K_2}{\rho_1(\alpha_2\mu_2 - m_2)}$. Функция $f_1(P = 0) > 0$, $f_1(P \to \infty) \to -\infty$; следовательно, существует как минимум одно $P > 0$ такое, что $f_1(P) = 0$. Тогда условие $f_1(P_0^3) > 0$ обеспечивает существование $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$ такого, что $P^3 > 0$, $Z_2^3 > 0$. Для выполнения условия $f_1(P_0^3) > 0$ достаточно, чтобы $P_0^3 < K_P$, или

$$\frac{K_2}{K_P} < \frac{\rho_1(\alpha_2\mu_2 - m_2)}{m_2}. \tag{4}$$

Если же условие не выполняется, т.е. $P_0^3 > K_P$, то $f_1(P) < 0$ для любого $P > P_0^3 > K_P$, а это означает отсутствие корней уравнения $f_1(P) = 0$ в интервале $(P_0^3, +\infty)$. Следовательно, и неотрицательного равновесия E_3 тоже не существует. Таким образом, условие (4) является необходимым и достаточным для существования $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$.

Внутреннее равновесие $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$ определяем из системы (2):

$$\begin{aligned} Z_1^* &= \frac{r}{\mu_1 K_P}\left(-(P^*)^2 + \left(K_P - K_1 + \frac{K_P\rho_1}{r\rho_2}(\alpha_1\mu_1 - m_1)\right)P^* + K_1 K_P\left(1 + \frac{m_1\rho_1}{r\rho_2}\right)\right), \\ Z_2^* &= \frac{\alpha_2\mu_2(\rho_1 P^* + \rho_2 Z_1^*)}{\delta(K_2 + \rho_1 P^* + \rho_2 Z_1^*)} - \frac{m_2}{\delta}, \end{aligned} \tag{5}$$

а P^* является решением уравнения

$$\begin{aligned} g(P) &= \frac{\alpha_1\mu_1 P}{K_1 + P} - \frac{\mu_2\rho_2 Z_2(P)}{K_2 + \rho_1 P^* + \rho_2 Z_1(P)} - m_1 = \\ &= \frac{\alpha_1\mu_1 P}{K_1 + P} - \frac{\mu_2\rho_2\left((\alpha_2\mu_2 - m_2)(\rho_1 P + \rho_2 Z_1(P)) - m_2 K_2\right)}{\delta(K_2 + \rho_1 P + \rho_2 Z_1(P))^2} - m_1 = 0. \end{aligned} \tag{6}$$

Для дальнейшего исследования существования и устойчивости равновесий зафиксируем все параметры, кроме констант полунасыщения микро- и мезозоопланктона, емкости экологической ниши фитопланктона и его доли в рационе

Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. doi: 10.17537/2019.14.393

мезозоопланктона. Для расчетов выбирались следующие значения основных параметров функций локальной кинетики: r = 2 сутки$^{-1}$, μ_1 = 1 сутки$^{-1}$, μ_2 = 0.5 сутки$^{-1}$, m_1 = 0.2 сутки$^{-1}$, m_2 = 0.1 сутки$^{-1}$, α_1 = 0.5, α_2 = 0.7, δ = 0.3 (ммоль/м^3)$^{-1}$сутки$^{-1}$.

В этих параметрах условия (3), (4) существования равновесий E_2 и E_3 определяются как $K_1 < 1.5K_P$ и $K_2 < 2.4\cdot\rho_1 K_P$. На рисунке 1 представлены эти области в плоскости параметров K_1 и K_2 при $K_P = 1$. Область существования внутреннего равновесия E_4 определялась путем численного решения уравнения (6). В обоих вариантах присутствия фитопланктона в рационе мезозоопланктона область существования внутреннего равновесия накладывается на область параметров, в которой существует равновесие $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$. При $\rho_1 = 0.8$ область существования равновесия $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$ расширяется и практически во всей области 4 одновременно существуют все три равновесия.

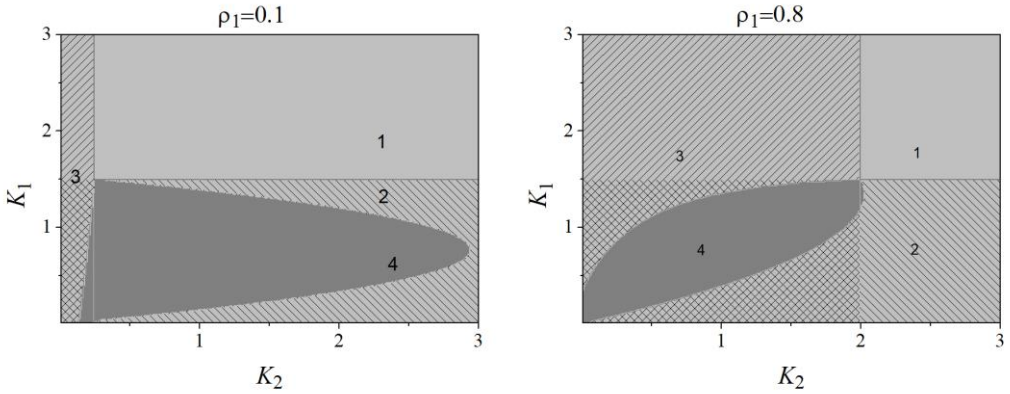

Рис. 1. Области существования равновесий системы (2) при K_P = 1: 1 – не существует равновесий E_2, E_3, E_4, 2 – существует равновесие E_2, 3 – существует равновесие E_3, 4 – существует равновесие E_4.

На основе численного исследования были определены параметрические области устойчивости равновесий $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$, $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$ и $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$. На рисунке 2 представлено изменение области устойчивости внутреннего равновесия в пространстве параметров K_1 и K_2 при различных значениях емкости экологической ниши фитопланктона K_P и его доли ρ_1 в рационе мезозоопланктона. Рост экологической ниши приводит к увеличению области устойчивости внутреннего равновесия, а изменение рациона макрозоопланктона несущественно влияет на эти области. В обоих случаях увеличение K_2 приводит к следующей смене режимов: устойчивость равновесия $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$, затем устойчивость внутреннего равновесия E_4. Дальнейшее увеличение константы полунасыщения мезозоопланктона приводит к следующим сценариям. Либо сначала теряет устойчивость равновесие E_4 через суперкритическую бифуркацию Хопфа, а затем мезозоопланктон вымирает, и остается лишь неустойчивое равновесие $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$, либо устойчивое равновесие $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$ переходит в устойчивое равновесие $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$.

При росте константы полунасыщения микрозоопланктона равновесие E_4 становится устойчивым либо через субкритическую бифуркацию Хопфа, либо в него переходит устойчивое равновесие $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$. Однако потеря устойчивости при $\rho_1 = 0.1$ происходит с переходом в устойчивое равновесие $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$, а при $\rho_1 = 0.8$ – в устойчивое равновесие $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$.

Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. doi: 10.17537/2019.14.393

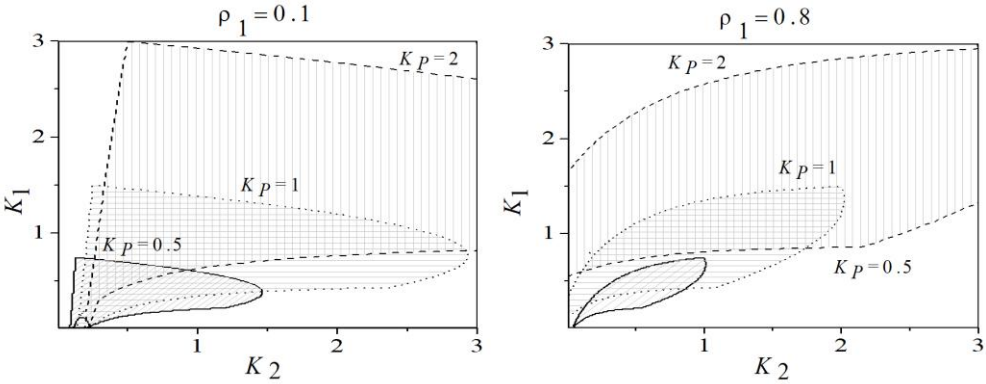

Рис. 2. Области устойчивости внутреннего равновесия E_4 системы (2).

Для $K_P = 2.3$, $K_2 = 0.24$ и $\rho_1 = 0.1$ были построены бифуркационные диаграммы, представляющие изменения динамических режимов в модели (2) с ростом параметра K_1 при различных начальных условиях (рис. 3).

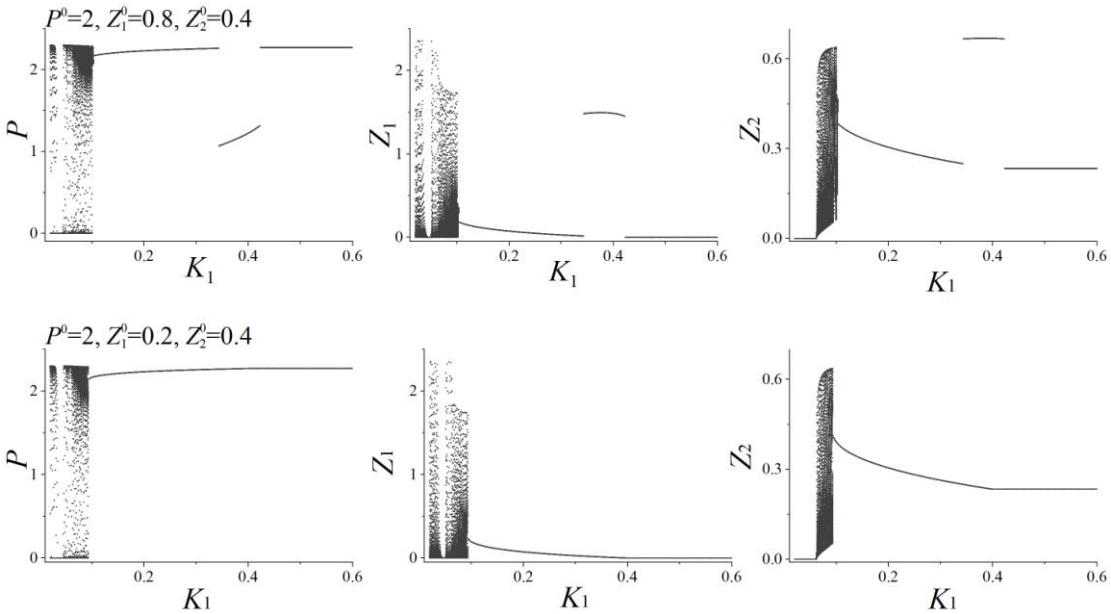

Рис. 3. Бифуркационные диаграммы по параметру K_1 при различных начальных данных.

При небольшом значении константы полунасыщения микрозоопланктона все равновесия являются неустойчивыми, в этой области параметра сначала наблюдается устойчивый аттрактор в плоскости $Z_2 = 0$, с увеличением K_1 – аттрактор вокруг равновесия E_4. На первом графике рисунка 4 представлены фазовые портреты системы (2) при $K_1 = 0.04$ и $K_1 = 0.08$, равновесия для каждого значения константы отмечены тем же цветом, что и траектории. При $K_1 = 0.1$ в результате субкритической бифуркации Хопфа становится устойчивым одно из трех внутренних равновесий $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$. Причем в окрестности значения $K_1 = 0.1$ одновременно существуют и устойчивое равновесие E_4 и устойчивый аттрактор. На втором графике рисунка 4 представлен аттрактор, три граничных равновесия и три внутренних равновесия. При $K_1 = 0.35$ появляется еще одно устойчивое внутреннее равновесие. Система стремится к одному из них в зависимости от начальных данных. При $K_1 = 0.39$ одно из внутренних равновесий переходит в устойчивое равновесие $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$, параллельно с ним некоторое время (до $K_1 = 0.43$) устойчиво и второе внутреннее равновесие. Но, начиная

с $K_1 = 0.44$ в системе нет внутренних равновесий, и при больших значениях константы полунасыщения микрозоопланктона в системе остаются лишь фитопланктон и мезозоопланктон. Анализ показал, что в диапазоне $K_1 = (0.35,\ 0.41)$ в системе наблюдается мультистабильность, т. е. одновременно являются устойчивыми несколько равновесий, и динамика системы определяется начальными условиями. Характерный вид бассейнов притяжения равновесий представлен на рисунке 5. В качестве начальной плотности фитопланктона выбиралось значение $P^0 = 1$. Цифрами 1 и 2 обозначены бассейны притяжения при $K_1 = 0.37$ равновесий $E_4^1 = (2.267; 0.007; 0.242)$ и $E_4^2 = (1.135; 1.495; 0.669)$, при $K_1 = 0.41$ равновесий $E_3 = (2.271;0.00;0.234)$ и $E_4 = (1.262;1.476;0.668)$. При $K_1 = 0.1$ обозначены бассейны притяжения цифрой 1 – равновесия $E_4^1 = (2.165; 0.195; 0.391)$, цифрой 3 – аттрактора.

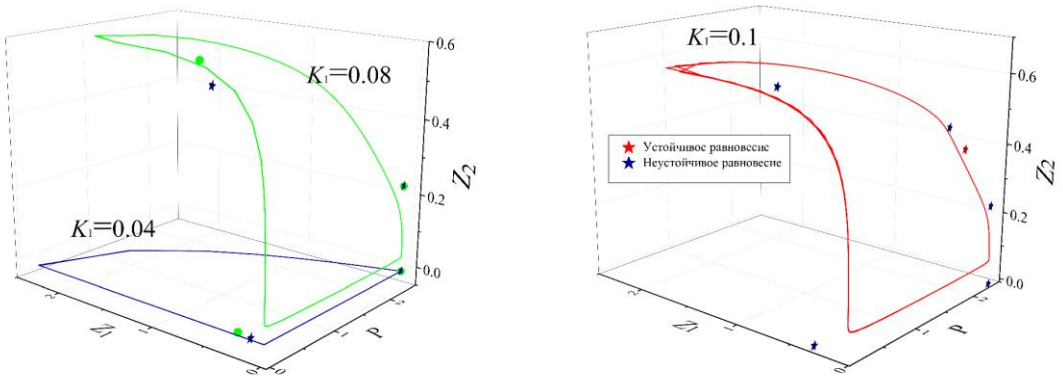

Рис. 4. Фазовые портреты системы (2) при $K_1 = 0.04$, $K_1 = 0.08$ и $K_1 = 0.1$.

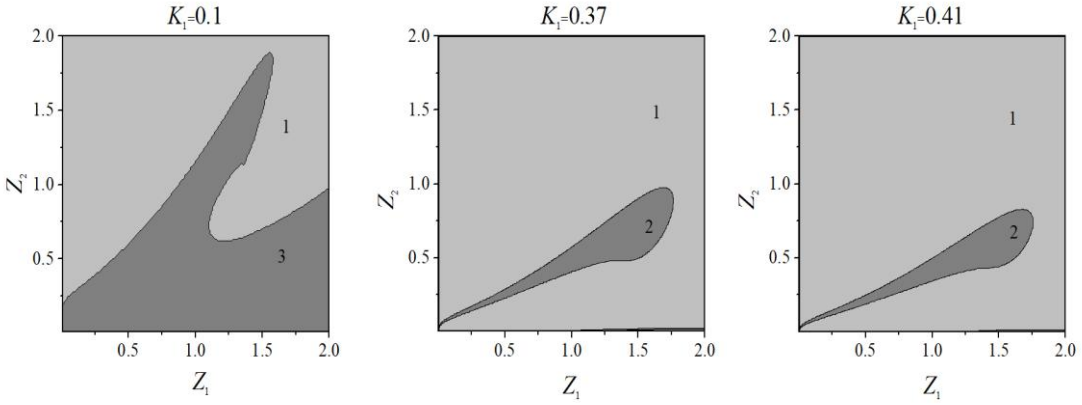

Рис. 5. Бассейны притяжения равновесий системы (2) при $P^0 = 1$. Цифрами 1 и 2 обозначены бассейны притяжения при $K_1 = 0.37$ равновесий $E_4^1 = (2.267;0.007;0.242)$ и $E_4^2 = (1.135;1.495;0.669)$, при $K_1 = 0.41$ равновесий $E_3 = (2.271;0.00;0.234)$ и $E_4 = (1.262;1.476;0.668)$. При $K_1 = 0.1$ обозначены бассейны притяжения: 1 – равновесия $E_4^1 = (2.165;0.195;0.391)$, 3 – аттрактора.

Возможность мультистабильных режимов рассматривалась и с изменением других параметров. При значениях $K_2 = 0.24$ и $K_P = 2.3$, 1 в плоскости параметров ρ_1 и K_1 были определены области устойчивости равновесий. В случае $K_P = 2.3$ область устойчивости одного из внутренних равновесий накладывается на область устойчивости второго и устойчивости равновесия $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$. В итоге при доле фитопланктона до 50 % в областях 2 и 3 наблюдается мультистабильность. Если же фитопланктон преобладает в рационе мезозоопланктона, устойчиво одно из внутренних равновесий. Уменьшение емкости среды для фитопланктона приводит к росту области устойчивости сосуществования лишь фитопланктона и мезозоопланктона. С увеличением константы

полунасыщения K_2 мезозоопланктона область устойчивости равновесия $E_3 = (P^3, 0, Z_2^3)$ сокращается и остается лишь одно устойчивое внутреннее равновесие.

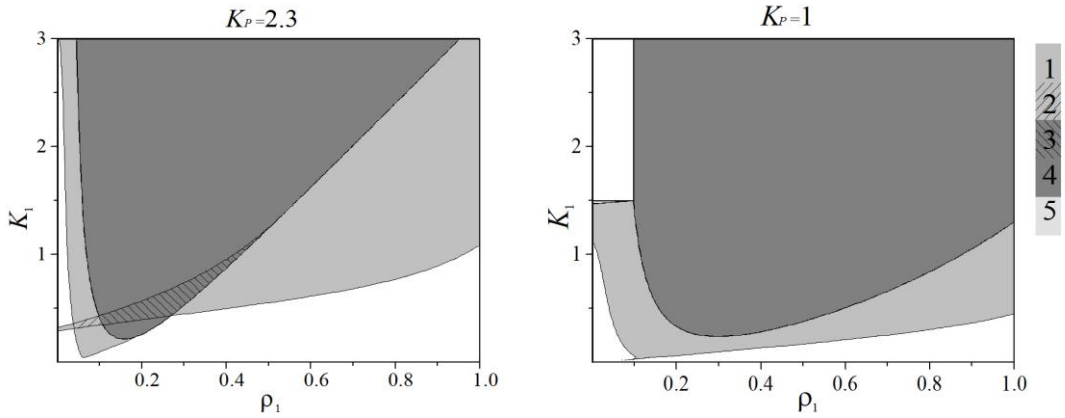

Рис. 6. Области устойчивости равновесий системы (2): 1 – устойчивость равновесия E_4, 2 – устойчивость двух равновесий E_4, 3 – устойчивость равновесий E_3 и E_4, 4 – устойчивость равновесия E_3, 5 – устойчивость равновесия E_2.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАВНОВЕСИЙ РАСПРЕДЕЛЕННОЙ МОДЕЛИ

Рассмотрим вопрос устойчивости равновесия $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$ к малым пространственно-неоднородным возмущениям. Пусть в окрестности равновесия $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$ система (2) асимптотически устойчива, т.е. корни характеристического уравнения $\lambda^3 + p_2\lambda^2 + p_1\lambda + p_0 = 0$ имеют отрицательные действительные части. В соответствии с критерием Рауса – Гурвица это выполняется, если $p_2 > 0,\ p_0 > 0,\ p_2 p_1 - p_0 > 0.$ Коэффициенты характеристического уравнения определяются следующим образом:

$$\begin{aligned} p_2 &= -(a_{11} + a_{22} + a_{33}), \\ p_1 &= a_{11}a_{22} + a_{11}a_{33} + a_{22}a_{33} - a_{23}a_{32} - a_{12}a_{21} - a_{13}a_{31}, \\ p_0 &= a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{21}a_{33} + a_{13}a_{22}a_{31} - a_{12}a_{23}a_{31} - a_{13}a_{21}a_{32} - a_{11}a_{22}a_{33}. \end{aligned} \tag{7}$$

Здесь a_{ij} – элементы матрицы Якоби системы (2) в точке $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$.

Линеаризуем систему (1) в окрестности равновесия $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \overline{P}}{\partial t} &= D_P \frac{\partial^2 \overline{P}}{\partial x^2} + a_{11}\overline{P} + a_{12}\overline{Z_1} + a_{13}\overline{Z_2}; \\ \frac{\partial \overline{Z_1}}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 \overline{Z_1}}{\partial x^2} + a_{21}\overline{P} + a_{22}\overline{Z_1} + a_{23}\overline{Z_2}; \\ \frac{\partial \overline{Z_2}}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 \overline{Z_2}}{\partial x^2} + a_{31}\overline{P} + a_{32}\overline{Z_1} + a_{33}\overline{Z_2}. \end{aligned} \tag{8}$$

Здесь $\overline{P}(x,t), \overline{Z_1}(x,t), \overline{Z_2}(x,t)$ – малые возмущения равновесия $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$. Следуя теории линейной устойчивости, решение системы (8) может быть записано в виде суперпозиции волн вида

$$\overline{P}(x,t) = P^k e^{\lambda t}\cos kx,\ \overline{Z_1}(x,t) = Z_1^k e^{\lambda t}\cos kx,\ \overline{Z_2}(x,t) = Z_2^k e^{\lambda t}\cos kx, \tag{9}$$

где $k = n\pi / \overline{x}$ – волновое число для моды $n = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots$, P^k, Z_1^k, Z_2^k – амплитуды колебаний, λ – скорость роста решения. Заметим, что решения (9) удовлетворяют и

Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. doi: 10.17537/2019.14.393

граничным условиям системы (1). Подставляя (9) в (8) и сокращая на $e^{\lambda t}\cos kx$, получим систему вида

$$M\cdot(P^k, Z_1^k, Z_2^k)^T = 0, \quad M = \begin{pmatrix} \lambda + k^2 D_P - a_{11} & -a_{12} & -a_{13} \\ -a_{21} & \lambda + k^2 D_1 - a_{22} & -a_{23} \\ -a_{31} & -a_{32} & \lambda + k^2 D_2 - a_{33} \end{pmatrix}.$$

Характеристическое уравнение системы:

$$\phi(\lambda) = \lambda^3 + r_2(k^2)\lambda^2 + r_1(k^2)\lambda + r_0(k^2) = 0, \tag{10}$$

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

$$r_1(k^2) = k^4(D_P D_1 + D_P D_2 + D_1 D_2) - k^2(D_P(a_{22} + a_{33}) + D_1(a_{11} + a_{33}) + D_2(a_{11} + a_{22})) + p_1,$$

$$r_0(k^2) = k^6 D_P D_1 D_2 - k^4(D_P D_1 a_{33} + D_P D_2 a_{22} + D_1 D_2 a_{11}) +$$
$$+ k^2(D_P(a_{22}a_{33} - a_{23}a_{32}) + D_1(a_{11}a_{33} - a_{13}a_{31}) + D_2(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})) + p_0.$$

Коэффициенты характеристического уравнения системы (2) p_2, p_1, p_0 определяются в соответствии с (7). Для того чтобы равновесие $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$ было устойчиво относительно пространственных возмущений, действительные части всех корней уравнения (10) 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 $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$ – устойчивое равновесие в однородной среде, то $p_2 > 0$, $p_0 > 0$, $p_2 p_1 - p_0 > 0$, а значит $r_2(k^2) > 0$.

Нарушение двух других условий приводит к неустойчивости равновесия. Если существует $k^2 > 0$ такое, что $r_0(k^2) < 0$, то система (1) неустойчива по Тьюрингу. Нарушение условия $r_2(k^2)r_1(k^2) - r_0(k^2) > 0$ при каком-то $k^2 > 0$ свидетельствует о волновой неустойчивости [24].

Для системы (1) в области параметров ρ_1 и K_1 проведен численный анализ устойчивости равновесия $E_4(P^*, Z_1^*, Z_2^*)$ относительно пространственно-неоднородных возмущений. О наличии диффузионной неустойчивости для каждой пары параметров свидетельствуют условия: $(k^2)^T_{\min} > 0 : r_0((k^2)^T_{\min}) < 0$ – для неустойчивости по Тьюрингу, $(k^2)^B_{\min} > 0 : r((k^2)^B_{\min}) = r_2((k^2)^B_{\min})r_1((k^2)^B_{\min}) - r_0((k^2)^B_{\min}) < 0$ – для волновой неустойчивости. Экстремумы находятся из условий $\dfrac{d(r_0(k^2))}{d(k^2)} = 0$ и $\dfrac{d(r(k^2))}{d(k^2)} = 0$, соответственно. Максимальную глубину положим равной 100 м. Нормируя пространственную координату, принимаем $\bar{x} = 1$. Значение коэффициентов вертикальной турбулентной диффузии фитопланктона и микрозоопланктона положим 10^{-4} сутки$^{-1}$, а мезозоопланктона – 10^{-2} сутки$^{-1}$.

На рисунке 7 в плоскости параметров ρ_1 и K_1 определены области устойчивости однородных равновесий к пространственным возмущениям (остальные параметры те же, что и на рис. 6). Область, помеченная цифрой 2, соответствует диапазонам параметров, при которых внутреннее равновесие является неустойчивым по Тьюрингу. Для обоих значений K_P диффузионная неустойчивость в системе возможна при небольших значениях ρ_1. Сравнительная динамика системы (1) при значениях K_P = 2.3, 1 и ρ_1 = 0.04, 0.07 приведена на рисунке 8. Значение константы полунасыщения микрозоопланктона K_1 = 0.5 находится в области неустойчивости Тьюринга для всех

вариантов. С изменением параметров смещаются по глубине лишь пики максимумов биомассы популяций, в целом же модель демонстрирует близкую пространственную структуру системы. Микро- и мезозоопланктон, агрегируются на одной глубине, выедая в этих областях фитопланктон.

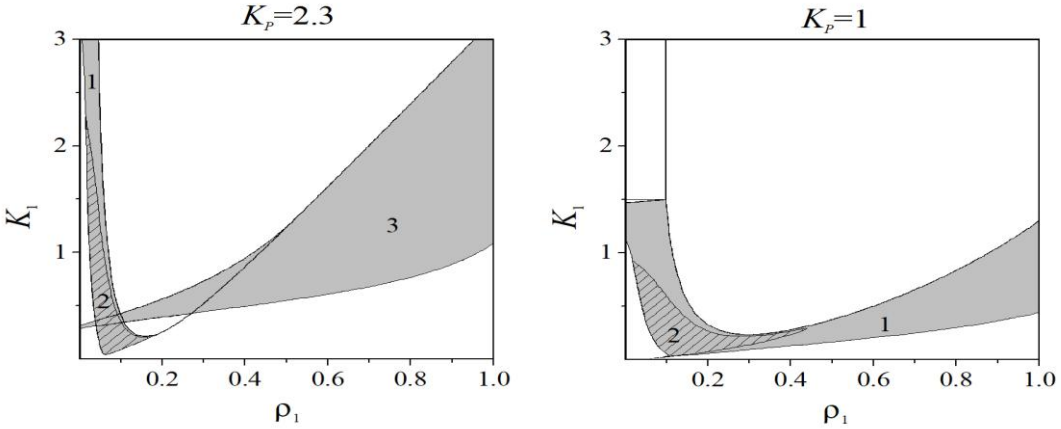

Рис. 7. Области устойчивости равновесий системы (1): 1 и 3 – устойчивость равновесий E_4, 2 – неустойчивость E_4 по Тьюрингу.

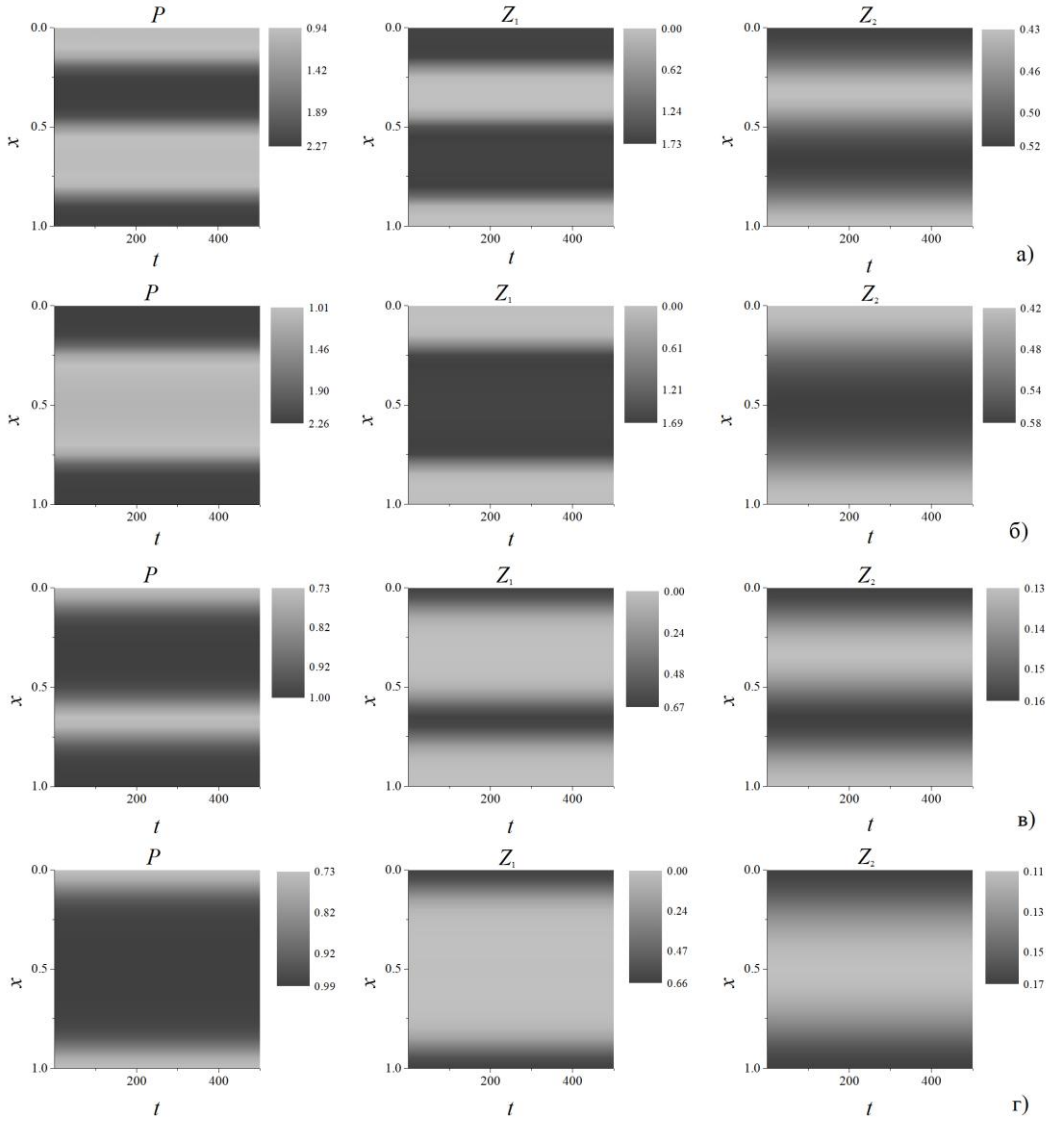

Рис.8. Пространственно-временная динамика системы (1): **а)** $K_P = 2.3$, $K_1 = 0.5$, $\rho_1 = 0.04$, **б)** $K_P = 2.3$, $K_1 = 0.5$, $\rho_1 = 0.07$, **в)** $K_P = 1$, $K_1 = 0.5$, $\rho_1 = 0.04$, **г)** $K_P = 1$, $K_1 = 0.5$, $\rho_1 = 0.07$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлена модель пространственно-временной динамики популяций фитопланктона, микро- и мезозоопланктона. Модель описывает трофические взаимодействия в планктонном сообществе по типу хищник – жертва с учетом неоднородности распределения популяций в столбе воды. Трофическая функция мезозоопланктона учитывает его преференции в питании относительно растительной и животной пищи. Доля фитопланктона в его рационе является одним из параметров, влияние которого на состояние системы анализируется в работе. Другим фактором, который также может определить динамику всего сообщества, является константа полунасыщения зоопланктона.

Константа полунасыщения отражает адаптацию организмов к наличию ресурсов, ее величина характеризует эффективность их потребления [25]. При малых значениях рост хищника не очень ограничен в случае низкой плотности жертвы, при больших – его можно назвать неэффективным. Модель, представленная в работе, демонстрирует влияние этого параметра на состояние планктонного сообщества. При малых значениях K_2 если емкость среды фитопланктона небольшая, то мезозоопланктон вытесняет микрозоопланктон при любой структуре своего рациона. С увеличением K_P возможно устойчивое сосуществование всех трех популяций, если основу рациона мезозоопланктона составляет фитопланктон. С увеличением константы полунасыщения мезозоопланктона при любом его рационе устойчиво равновесие $E_4 = (P^*, Z_1^*, Z_2^*)$. Если же емкость среды для фитопланктона невелика, а доля его в рационе копепод выше доли микрозоопланктона, то становится устойчивым равновесие $E_2 = (P^2, Z_1^2, 0)$. Копеподы могут вытеснить микрозоопланктон из системы лишь при высоких значениях K_1, означающих его низкую эффективность хищничества.

Численный анализ модели выявил возможность при одних и тех же параметрах реализации одного из устойчивых динамических режимов в зависимости от начального состояния системы. При этом вариант с высокой плотностью микрозоопланктона возможен лишь для небольшой области начальных данных. В остальных вариантах микрозоопланктон полностью вытеснен из системы копеподами, либо присутствует в небольшом количестве.

В модели с учетом пространственной неоднородности возможно образование пространственных структур, вызванное неустойчивостью Тьюринга. Это означает, что в системе с учетом диффузионных процессов наблюдаются стационарные вертикальные профили биомассы планктона. Такой динамический режим реализуется в случае эффективного хищничества мезозоопланктона и преобладания в его рационе животной пищи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 18-01-00213).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. doi: 10.1357/0022240973224472.
2. 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. V. 16. P. 23–50. doi: 10.1016/S0924-7963(97)00098-5.
3. 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. V. 2. P. 199–218. doi: 10.1029/GB002i003p00199.

4. 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. doi: 10.1007/978-1-4899-0762-2_22.
5. 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. V. 40. № 9. P. 1793–1814. doi: 10.1016/0967-0637(93)90033-Y.
6. Neuer S., Cowles T.J. Protist herbivory in the Oregon upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*. 1994. V. 113. P. 147–162. doi: 10.3354/meps113147.
7. Edwards C.A., Batchelder H.P., Powell T.M. Modeling microzooplankton and macrozooplankton dynamics within a coastal upwelling system. *Journal of Plankton Research*. 2000. V. 22. № 9. P. 1619–1648. doi: 10.1093/plankt/22.9.1619.
8. Sherr E.B., Sherr B.F. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnology and Oceanography*. 1988. V. 33. P. 1225–1227. doi: 10.4319/lo.1988.33.5.1225.
9. Fileman E., Petropavlovsky A., Harris R. Grazing by the copepods Calanus helgolandicus and Acartia clausi on the protozooplankton community at station L4 in the Western English Channel. *Journal of Plankton Research*. 2010. V. 32. № 5. P. 709–724. doi: 10.1093/plankt/fbp142.
10. Hansen F.C., Reckermann M., Klein Breteler W.C.M., Riegman R. Phaeocystis blooming enhanced by copepod predation on protozoa - Evidence from incubation experiments. *Marine Ecology Progress Series*. 1993. V. 102. P. 51–57. doi: 10.3354/meps102051.
11. Gifford D.J., Dagg M.J. Feeding of the estuarine copepod Acartia tonsa dana: Carnivory vs. herbivory in natural microplankton assemblages. *Bulletin of Marine Science*. 1988. V. 43. P. 458–468.
12. Saiz E., Calbet A. Copepod feeding in the ocean: scaling patterns, composition of their diet and the bias of estimates due to microzooplankton grazing during incubations. *Hydrobiologia*. 2011. V. 666. № 1. P. 181–196. doi: 10.1007/s10750-010-0421-6.
13. Löder M.G.J., Meunier C., Wiltshire K.H., Boersma M., Aberle N. The role of ciliates, heterotrophic dinoflagellates and copepods in structuring spring plankton communities at Helgoland Roads, North Sea. *Marine Biology*. 2011. V. 158. № 7. P. 1551–1580. doi: 10.1007/s00227-011-1670-2.
14. Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*. 1959. V. 91. P. 385–399. doi: 10.4039/Ent91385-7.
15. Fenchel T. Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1988. V. 19. P. 19–38. doi: 10.1146/annurev.es.19.110188.000315.
16. Chen B., Laws E.A., Liu H., Huang B. Estimating microzooplankton grazing half- saturation constants from dilution experiments with nonlinear feeding kinetics. *Limnology and Oceanography*. 2014. V. 59. № 3. P. 639–644. doi: 10.4319/lo.2014.59.3.0639.
17. Rosenzweig M.L., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*. 1963. V. 97. № 895. P. 209–223. doi: 10.1086/282272.
18. Campbell R.G., Sherr E.B., Ashjian C.J., Plourde S., Sherr B.F., Hill V., Stockwell D.A. Mesozooplankton prey preference and grazing impact in the western Arctic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2009. V. 56. № 17. P. 1274–1289. doi: 10.1016/j.dsr2.2008.10.027.

19. Tang K.W., Jakobsen H.H., Visser A.W. Phaeocystis globosa (Prymnesiophyceae) and the planktonic food web: feeding, growth, and trophic interactions among grazers. *Limnology and Oceanography*. 2001. V. 46. P. 1860–1870. doi: 10.4319/lo.2001.46.8.1860.
20. Kleppel G.S. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series*. 1993. V. 99. P. 183–195. doi: 10.3354/meps099183.
21. Ohman M.D., Runge J.A. Sustained fecundity when phytoplankton resources are in short supply: omnivory by *Calanus finmarchicus* in the Gulf of St. Lawrence. *Limnology and Oceanography*. 1994. V. 39. P. 21–36. doi: 10.4319/lo.1994.39.1.0021.
22. Rivkin R.B., Putland J.N., Anderson M.R., Deibel D. Microzooplankton bacterivory and herbivory in the NE subarctic Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 1999. V. 46. P. 2579–2618. doi: 10.1016/S0967-0645(99)00077-6.
23. Lewis N.D., Morozov A., Breckels M.N., Steinke M., Codling E.A. Multitrophic interactions in the sea: assessing the effect of infochemical-mediated foraging in a 1-d spatial model. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2013. V. 8. № 6. P. 25–44. doi: 10.1051/mmnp/20138603.
24. Васильев В.А., Романовский Ю.М., Яхно В.Г. *Автоволновые процессы*. Под ред. В.С. Чернавского. М.: Наука, 1987.
25. Mulder C., Hendriks A.J. Half-saturation constants in functional responses. *Global Ecology and Conservation*. 2014. V. 2. P. 161–169. doi: 10.1016/j.gecco.2014.09.006.

Рукопись поступила в редакцию 16.05.2019, переработанный вариант поступил 04.07.2019.
Дата опубликования 11.07.2019.