

Математическая модель межвидовой конкуренции фитопланктона за пищевой ресурс

Абакумов А.И.^{*}, Козицкая И.С.[†]

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

Аннотация. Фитопланктон в водной экосистеме является основой ее жизнедеятельности и основным продуцирующим звеном. В свою очередь, функционирование фитопланктона зависит от факторов внешней среды: минерального питания, фотосинтетически активной солнечной радиации, температуры воды и ряда других менее существенных. Солнечный свет является стабильным фактором, предсказуемо меняющимся во времени и пространстве, а температура воды представляет собой контролирующий фактор. Концентрации же минеральных веществ могут меняться достаточно быстро и значительно, это существенно влияет на растительные организмы. Таким образом, из факторов внешней среды решительным образом выделяется минеральное питание. С другой стороны, в крупных водоемах типа морей и океанических районов распределение живых организмов весьма неоднородно по пространству. Указанным двум аспектам – обеспеченности пищей и пространственной неоднородности распределения – и посвящена эта работа. Рассматривается модель конкурентного взаимодействия на примере двух видов фитопланктона с учетом пространственной неоднородности. Организмы в воде перемещаются пассивно, что имитируется диффузионным процессом. В модели присутствуют одно нетривиальное стационарное и однородное по пространству равновесие и два тривиальных, т.е. вырожденных хотя бы по одному виду фитопланктона. Тривиальные равновесия устойчивы лишь в некоторых «вырожденных» ситуациях, а нетривиальное равновесие в «нормальных» условиях устойчиво к временным и пространственным возмущениям. Исследовано поведение решений вблизи нетривиального равновесия для стационарной среды обитания и в случаях ее нестационарности. Возмущение нетривиального равновесия в стационарной среде приводит к сравнительно долгим по времени отклонениям от равновесия и медленным возвратом к нему. Неустойчивость тривиальных равновесий усиливает пространственную неоднородность решений. Вместе с тем, нетривиальное равновесие вычислительно демонстрирует слабые свойства глобальной по времени устойчивости. Нестационарность среды имитируется нестационарностью притока питательных веществ. Показано, что распределение питательных веществ может приводить к существенной неоднородности распределения особей по пространству места обитания.

Ключевые слова: математическая модель, фитопланктон, диффузия, питание, устойчивость, пространственная неоднородность.

ВВЕДЕНИЕ

Морские экосистемы характеризуются большими географическими районами обитания и сильной пространственной неоднородностью [1]. Для оценки состояния и

^{*} abakumov@dvo.ru

[†] irkozic@gmail.com

функционирования экосистемы в целом достаточно рассмотреть состояние ее нижнего трофического звена – фитопланктона [2–5]. Фитопланктон является нижним уровнем в трофической структуре водной экосистемы и основой жизни в водоеме. Наблюдатели давно отметили явную неоднородность и выраженную динамичность распределения фито- и зоопланктона по поверхности океана [1, 3, 6, 7].

Видовой состав фитопланктона определяется многими обстоятельствами: условиями обитания, межпопуляционными и внутривидовыми взаимодействиями, особенностями жизнедеятельности видов. Известно, например, что видовой состав меняется при смене типа года по температурному режиму, освещенности, физико-химическим характеристикам водной среды [4, 8, 9]. В свою очередь, видовой состав определяет особенности жизнедеятельности фитопланктона, его реакции на изменения условий обитания [10]. Видовой состав фитопланктона служит индикатором состояния водной экосистемы в целом [1, 2, 4]. Фитопланктон непосредственно влияет на жизнедеятельность зоопланктона [6, 11] и по трофическим цепочкам на рыб и другие популяции водных организмов с наличием сильных обратных воздействий [1, 2]. Биологическая продукция водной экосистемы почти полностью складывается из первичной продукции фитопланктона, которая, в свою очередь, определяется составляющими это сообщество видами [3, 4, 12].

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Модель сообщества двух видов фитопланктона с конкуренцией за пищевой ресурс учитывает, что растительные организмы в воде не способны на самостоятельное целенаправленное перемещение, особи пассивно перемещаются с водой [1, 3]. Направленный перенос водных масс не рассматривается, поэтому пассивный перенос моделируется диффузионными явлениями. Взаимодействие видов с ресурсом происходит локально. Предполагается, что виды конкурируют друг с другом только за пищевой ресурс. Это предположение основывается на представлении гидробиологов о доминантной роли минерального питания во влиянии на жизнедеятельность фитопланктона [1, 9, 13, 14]. Это отражается и в математических моделях динамики фитопланктона, в значительной мере сконцентрированных на исследовании связи с питанием [15–17].

Пища является основным регулятором динамики биомассы фитопланктона [3, 10, 15, 18]. Эти обстоятельства приводят нас к модели вида:

$$\begin{cases} \frac{\partial p_j}{\partial t} = D_j \frac{\partial^2 p_j}{\partial x^2} + f_j(p, s), & j=1,2, \\ \frac{\partial s}{\partial t} = D_s \frac{\partial^2 s}{\partial x^2} + h(p, s). \end{cases} \quad (1)$$

Здесь $p = (p_1, p_2)$ – вектор плотностей фитопланктона по видам, s – концентрация пищевого ресурса в единице объема воды. При этом предполагаем, что

$$f_j(p, s) = \left[\varphi_j \left(\frac{s}{p_j} \right) - \varepsilon_j \right] p_j, \quad h(p, s) = s_0 - \sum_{j=1}^2 \beta_j \varphi_j \left(\frac{s}{p_j} \right) p_j.$$

Функции $\varphi_j(s)$ выбираем в виде $\varphi_j(s) = \frac{\alpha_j s}{s_j + s}$. Обозначим

$$\psi_j(s, p_j) = \varphi_j \left(\frac{s}{p_j} \right) = \frac{\alpha_j s}{s_j p_j + s}, \quad \text{тогда:}$$

$$f_j(p, s) = [\psi_j(s, p_j) - \varepsilon_j] p_j, \quad h(p, s) = s_0 - \sum_{j=1}^2 \beta_j \psi_j(s, p_j) p_j.$$

Здесь параметры ε_j обозначают удельную смертность вида j , s_0 определяет скорость поступления пищевого ресурса извне в среду обитания видов. Функция ψ_j характеризует удельную скорость роста биомассы вида j , при этом максимум этой скорости равен α_j , а константа полунасыщения – s_j . Параметры β_j определяют удельную скорость потребления питательного вещества*.

В системе (1) сделаем замену переменных $p_j = s_j p_j$. После снятия знака « \sim » система (1) приобретает тот же вид (1), где под β_j понимается $\frac{\beta_j}{s_j}$. При этом

$$\psi_j(s, p_j) = \frac{\alpha_j s}{p_j + s}.$$

ТОЧЕЧНАЯ МОДЕЛЬ. ИССЛЕДОВАНИЕ СВОЙСТВ РЕШЕНИЙ

Начнем исследование с упрощенного аналога модели (1), когда функции не зависят от пространственной переменной x . Такую модель иногда называют точечной по отношению к модели (1). Она приобретает вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial p_j}{\partial t} = f_j(p, s), & j=1, 2, \\ \frac{\partial s}{\partial t} = h(p, s), \end{cases} \quad (2)$$

где в правых частях уравнений присутствуют только функциональные части модели (1). Такая модель описывает кинетику системы без учета пространственной неоднородности. Исследуем ее возможные стационарные (равновесные) решения. Они определяются условиями:

$$\begin{cases} f_j(p, s) = 0, \\ h(p, s) = 0. \end{cases}$$

Нетривиальное (положительное по всем переменным) равновесие

Его параметры находим из условий:

$$\begin{cases} [\psi_j(s, p_j) - \varepsilon_j] p_j = 0, \\ s_0 - \sum_{j=1}^2 \beta_j \psi_j(s, p_j) p_j = 0. \end{cases}$$

Нетривиальность равновесия приводит нас к системе

$$\begin{cases} \psi_j(s, p_j) = \varepsilon_j, \\ s_0 - \sum_{j=1}^2 \beta_j \varepsilon_j p_j = 0. \end{cases}$$

Отсюда получаем

* Все значения константных параметров модели (1) предполагаются положительными.

$$p_{j*} = \frac{\alpha_j - \varepsilon_j}{\varepsilon_j} s_*, \quad s_* = \frac{1}{q} s_0, \quad \text{где } q = \sum_{j=1}^2 \beta_j (\alpha_j - \varepsilon_j).$$

Условия существования нетривиального положительного равновесия получаются в виде:

$$\alpha_j - \varepsilon_j > 0, \quad (3)$$

Далее предполагаем выполненным условие (3).

Тривиальные равновесия

Рассмотрим равновесие $p_b = (p_{1b} > 0, p_{2b} = 0, s_b)$. Тогда

$$\begin{cases} \Psi_1(s, p_1) = \varepsilon_1, \\ s_0 - \beta_1 \varepsilon_1 p_1 = 0. \end{cases}$$

Отсюда

$$p_b = \left(p_{1b} = \frac{s_0}{\beta_1 \varepsilon_1} > 0, p_{2b} = 0 \right), \quad s_b = \frac{s_0}{\beta_1 (\alpha_1 - \varepsilon_1)}. \quad (4)$$

В случае $p_1 = 0$ равновесие определяется аналогично с взаимозаменой индексов 1 и 2.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАВНОВЕСИЙ

Нетривиальное равновесие

Для выявления условий локальной устойчивости равновесий вычисляем якобиан правых частей системы (2) [19]:

$$A = \begin{pmatrix} \Psi_{1p_1}'(s, p_1) p_1 + \Psi_1(s, p_1) - \varepsilon_1 & 0 & \Psi_{1s}'(s, p_1) p_1 \\ 0 & \Psi_{2p_2}'(s, p_2) p_2 + \Psi_2(s, p_2) - \varepsilon_2 & \Psi_{2s}'(s, p_2) p_2 \\ -\beta_1 (\Psi_{1p_1}'(s, p_1) p_1 + \Psi_1(s, p_1)) & -\beta_2 (\Psi_{2p_2}'(s, p_2) p_2 + \Psi_2(s, p_2)) & a_{33} \end{pmatrix},$$

где $a_{33} = -\beta_1 p_1 \Psi_{1s}'(s, p_1) - \beta_2 p_2 \Psi_{2s}'(s, p_2)$.

При этом

$$\Psi_{js}'(s, p_j) = \frac{p_j}{\alpha_j s^2} \Psi_j^2(s, p_j), \quad \Psi_{jp_j}'(s, p_j) = -\frac{1}{\alpha_j s} \Psi_j^2(s, p_j).$$

В точке (p_*, s_*) нетривиального равновесия якобиан приобретает вид

$$A_* = \begin{pmatrix} -\frac{\varepsilon_1^2 p_{1*}}{\alpha_1 s_*} & 0 & \frac{\varepsilon_1^2 \left(\frac{p_{1*}}{s_*}\right)^2}{\alpha_1} \\ 0 & -\frac{\varepsilon_2^2 p_{2*}}{\alpha_2 s_*} & \frac{\varepsilon_2^2 \left(\frac{p_{2*}}{s_*}\right)^2}{\alpha_2} \\ -\beta_1 \left(-\frac{\varepsilon_1^2 p_{1*}}{\alpha_1 s_*} + \varepsilon_1\right) & -\beta_2 \left(-\frac{\varepsilon_2^2 p_{2*}}{\alpha_2 s_*} + \varepsilon_2\right) & -\beta_1 \frac{\varepsilon_1^2 \left(\frac{p_{1*}}{s_*}\right)^2}{\alpha_1} - \beta_2 \frac{\varepsilon_2^2 \left(\frac{p_{2*}}{s_*}\right)^2}{\alpha_2} \end{pmatrix}.$$

Для дальнейшего заметим, что $\frac{p_{j*}}{s_*} = \frac{\alpha_j - \varepsilon_j}{\varepsilon_j}$. Обозначим $\gamma_j = \frac{\varepsilon_j(\alpha_j - \varepsilon_j)}{\alpha_j}$, $\delta_j = \frac{(\alpha_j - \varepsilon_j)^2}{\alpha_j}$. Эти четыре параметра также положительны при выполнении условия (3). Тогда последняя матрица принимает вид

$$A_* = \begin{pmatrix} -\gamma_1 & 0 & \delta_1 \\ 0 & -\gamma_2 & \delta_2 \\ \beta_1(\gamma_1 - \varepsilon_1) & \beta_2(\gamma_2 - \varepsilon_2) & -\beta_1\delta_1 - \beta_2\delta_2 \end{pmatrix}.$$

Дальше выписываем ее характеристическое уравнение и применяем признак Рауса – Гурвица [13]. Получаем условия локальной устойчивости нетривиального равновесия.

Заметим, что обращение формул для γ_j, δ_j приводит к формулам $\varepsilon_j = \frac{\gamma_j}{\delta_j}(\gamma_j + \delta_j)$, $\alpha_j = \frac{1}{\delta_j}(\gamma_j + \delta_j)^2$. Отсюда следует, что есть взаимно однозначное соответствие между положительными $\alpha_j > \varepsilon_j$ и положительными γ_j, δ_j .

Тогда матрица A_* принимает вид

$$A_* = \begin{pmatrix} -\gamma_1 & 0 & \delta_1 \\ 0 & -\gamma_2 & \delta_2 \\ -\beta_1 \frac{\gamma_1^2}{\delta_1} & -\beta_2 \frac{\gamma_2^2}{\delta_2} & -\beta_1\delta_1 - \beta_2\delta_2 \end{pmatrix}.$$

А это означает, что условия точечной (а ниже – и пространственной) устойчивости пространственно однородного равновесия мы можем проверять в терминах параметров $\beta_j, \gamma_j, \delta_j$.

Характеристическое уравнение $\det(\lambda I - A_*) = 0$ принимает вид:

$$\lambda^3 + b_1^0 \lambda^2 + b_2^0 \lambda + b_3^0 = 0, \quad (5)$$

где:

$$\begin{aligned} b_1^0 &= \beta_1\delta_1 + \beta_2\delta_2 + \gamma_1 + \gamma_2 > 0, \\ b_2^0 &= \gamma_1\gamma_2((\beta_1\delta_1 + \beta_2\delta_2) + (\beta_1\gamma_1 + \beta_2\gamma_2)) > 0, \\ b_1^0 b_2^0 - b_3^0 &= (\beta_1\delta_1 + \beta_2\delta_2 + \gamma_1 + \gamma_2)(\gamma_1(\beta_1\delta_1 + \beta_2\delta_2 + \gamma_2) + \gamma_2(\beta_1\delta_1 + \beta_2\delta_2) + \\ &+ \beta_1\gamma_1^2 + \beta_2\gamma_2^2) - \gamma_1(\gamma_2(\beta_1\delta_1 + \beta_2\delta_2) + \beta_2\gamma_2^2) - \beta_1\gamma_1^2\gamma_2 > 0. \end{aligned}$$

Проверка показывает, что выполняются условия критерия Рауса – Гурвица:

$$b_1^0 > 0, b_2^0 > 0, b_1^0 b_2^0 - b_3^0 > 0.$$

Это означает отрицательность действительных частей корней уравнения (5), откуда следует асимптотическая устойчивость нетривиального равновесия в точечной модели.

Тривиальное равновесие

Для тривиального равновесия (4) матрица A_b имеет вид:

$$A_b = \begin{pmatrix} -\frac{\varepsilon_1^2}{\alpha_1} \frac{P_{1b}}{s_b} & 0 & \frac{\varepsilon_1^2}{\alpha_1} \left(\frac{P_{1b}}{s_b}\right)^2 \\ 0 & \alpha_2 - \varepsilon_2 & 0 \\ -\beta_1 \left(-\frac{\varepsilon_1^2}{\alpha_1} \frac{P_{1b}}{s_b} + \varepsilon_1\right) & -\beta_2 \alpha_2 & -\beta_1 \frac{\varepsilon_1^2}{\alpha_1} \left(\frac{P_{1b}}{s_b}\right)^2 \end{pmatrix}.$$

При выполнении условия (3) существует положительный корень $\lambda = \alpha_2 - \varepsilon_2 > 0$ характеристического уравнения. Это означает неустойчивость равновесия (4).

Для тривиального равновесия с $p_1 = 0$ локальная неустойчивость устанавливается аналогично.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ

Возвращаемся к модели (1) и исследуем локальную устойчивость найденных равновесий как стационарных пространственно однородных решений в модели (1). Поскольку тривиальные равновесия неустойчивы (при выполнении условий (3)) в точечной модели (2), то они тем более неустойчивы в пространственной модели (1). Остается исследовать только нетривиальное равновесие.

Рассматриваем пространственные возмущения по отношению к нетривиальному равновесию в виде: $\Delta = \Delta^0 \exp(\lambda t + ikx)$ при комплексных λ и действительных k (i – мнимая единица) [20, 21]. Тогда линеаризация в окрестности точки равновесия приводит нас к матрице $(\lambda I + Dk^2 - A_*)$ и дисперсионному уравнению $\det(\lambda I + Dk^2 - A_*) = 0$, которое в нашем случае принимает вид:

$$\lambda^3 + b_1 \lambda^2 + b_2 \lambda + b_3 = 0,$$

где

$$\begin{aligned} b_1 &= (k^2 D_1 + \gamma_1) + (k^2 D_2 + \gamma_2) + (k^2 D_3 + \delta), \\ b_2 &= (k^2 D_1 + \gamma_1)(k^2 D_2 + \gamma_2) + (k^2 D_1 + \gamma_1)(k^2 D_3 + \delta) + (k^2 D_2 + \gamma_2) \cdot \\ &\quad \cdot (k^2 D_3 + \delta) + \beta_1 \gamma_1^2 + \beta_2 \gamma_2^2, \\ b_3 &= (k^2 D_1 + \gamma_1)(k^2 D_2 + \gamma_2)(k^2 D_3 + \delta) + (k^2 D_1 + \gamma_1) \beta_2 \gamma_2^2 + (k^2 D_2 + \gamma_2) \beta_1 \gamma_1^2. \end{aligned}$$

Здесь использовано обозначение $\delta = \beta_1 \delta_1 + \beta_2 \delta_2$.

Снова воспользуемся критерием Рауса – Гурвица. Достаточное условие устойчивости означает неравенства $b_1 > 0, b_3 > 0, b_1 b_2 - b_3 > 0$. Условия $b_1 > 0, b_3 > 0$ всегда выполняются, остается проверить условие $b_1 b_2 - b_3 > 0$.

Преобразование приводит к выражению:

$$\begin{aligned} b_1 b_2 - b_3 &= [(D_1 + D_2 + D_3)k^2 + (\delta + \gamma_1 + \gamma_2)][(D_1 D_2 + D_1 D_3 + D_2 D_3)k^4 + \\ &+ (D_1(\delta + \gamma_2) + D_2(\delta + \gamma_1) + D_3(\gamma_1 + \gamma_2))k^2 + (\gamma_1 \gamma_2 + (\gamma_1 + \gamma_2)\delta + \beta_1 \gamma_1^2 + \beta_2 \gamma_2^2)] - \\ &\quad - [(D_1 D_2 D_3)k^6 + (D_1 D_2 \delta + D_1 D_3 \gamma_2 + D_2 D_3 \gamma_1)k^4 + \\ &+ ((D_1 \gamma_2 + D_2 \gamma_1)\delta + D_3 \gamma_1 \gamma_2 + D_1 \beta_2 \gamma_2^2 + D_2 \beta_1 \gamma_1^2)k^2 + (\gamma_1 \gamma_2 \delta + \beta_1 \gamma_1^2 \gamma_2 + \beta_2 \gamma_1 \gamma_2^2)]. \end{aligned}$$

Тогда

$$b_1 b_2 - b_3 = \rho(k^2) = g_0 k^6 + g_1 k^4 + g_2 k^2 + g_3, \quad (6)$$

где

$$\begin{aligned} g_0 &= (D_1 + D_2 + D_3)(D_1 D_2 + D_1 D_3 + D_2 D_3) - (D_1 D_2 D_3) > 0, \\ g_1 &= (D_1 + D_2 + D_3)(D_1(\delta + \gamma_2) + D_2(\delta + \gamma_1) + D_3(\gamma_1 + \gamma_2)) + \\ &+ (D_1 D_2 + D_1 D_3 + D_2 D_3)(\delta + \gamma_1 + \gamma_2) - (D_1 D_2 \delta + D_1 D_3 \gamma_2 + D_2 D_3 \gamma_1), \\ g_2 &= (D_1 + D_2 + D_3)(\gamma_1 \gamma_2 + (\gamma_1 + \gamma_2)\delta + \beta_1 \gamma_1^2 + \beta_2 \gamma_2^2) + (\delta + \gamma_1 + \gamma_2) \cdot \\ &\cdot (D_1(\delta + \gamma_2) + D_2(\delta + \gamma_1) + D_3(\gamma_1 + \gamma_2)) - \\ &- ((D_1 \gamma_2 + D_2 \gamma_1)\delta + D_3 \gamma_1 \gamma_2 + D_1 \beta_2 \gamma_2^2 + D_2 \beta_1 \gamma_1^2), \\ g_3 &= (\delta + \gamma_1 + \gamma_2)(\gamma_1 \gamma_2 + (\gamma_1 + \gamma_2)\delta + \beta_1 \gamma_1^2 + \beta_2 \gamma_2^2) - \gamma_1 \gamma_2 (\delta + \beta_1 \gamma_1 + \beta_2 \gamma_2). \end{aligned}$$

Все коэффициенты многочлена (6) всегда положительны, и при $k^2 \geq 0$ невозможна отрицательность многочлена (6). Исследуемое равновесие устойчиво и относительно пространственных возмущений. Заметим, что если бы удалось обнаружить пространственную неустойчивость, то могли бы быть обнаружены устойчивые во времени и пространственно сложно устроенные структуры как решения системы уравнений (1). Подобные явления описываются как диффузионная неустойчивость: волновая неустойчивость, неустойчивость по Тьюрингу и т.п. [21, 22]. В модели (1) такие эффекты не обнаружены, структура ее решений не обладает подобными сложностями.

КОМПЬЮТЕРНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Проиллюстрируем динамические свойства решений модели (1) с упором на эффекты пространственной неоднородности. Расчеты сделаны в среде вычислительного пакета FreeFem. Численные значения параметров для расчетов приведены в таблице 1.

Таблица 1. Численные значения параметров для расчетов

Наименование	Вид 1	Вид 2
a_j	0.2	0.1
β_j	0.1	0.2
ε_j	0.05	0.04
s_0	0.1	–
D_j	0.0001	0.0001
D_s	0.001	–

Нетривиальное однородное по пространству равновесие имеет компоненты: $p_{1*} = 11.111$; $p_{2*} = 5.556$; $s_* = 3.704$. Это равновесие локально устойчиво. Как указано выше, существует еще два тривиальных (хотя бы по одной из переменных p_1, p_2) однородных равновесия

$$\begin{aligned} p_{1b} &= 20; p_{2b} = 0; s_b = 6.667; \\ p_{1c} &= 0; p_{2c} = 12.5; s_c = 8.333. \end{aligned}$$

Последние два равновесия локально неустойчивы.

Начнем с численной иллюстрации свойств устойчивости этих равновесий. Одномерное пространство обитания определим как промежуток $x \in [0,1]$. Время будет изменяться при $t \in [0, t_m]$, в расчетах $t_m = 200$ в условных единицах тактов времени. Граничные условия Неймана для зависимых переменных при $x = 0$ и $x = 1$ соответствуют условиям непротекания через границу:

$$p_1'(t,0) = p_1'(t,1) = 0; p_2'(t,0) = p_2'(t,1) = 0; s'(t,0) = s'(t,1) = 0. \quad (7)$$

Первый расчет иллюстрирует устойчивость нетривиального равновесия (рис. 1). Примерно через 20–60 тактов времени пространственное распределение становится почти однородным и близким к нетривиальному равновесию.

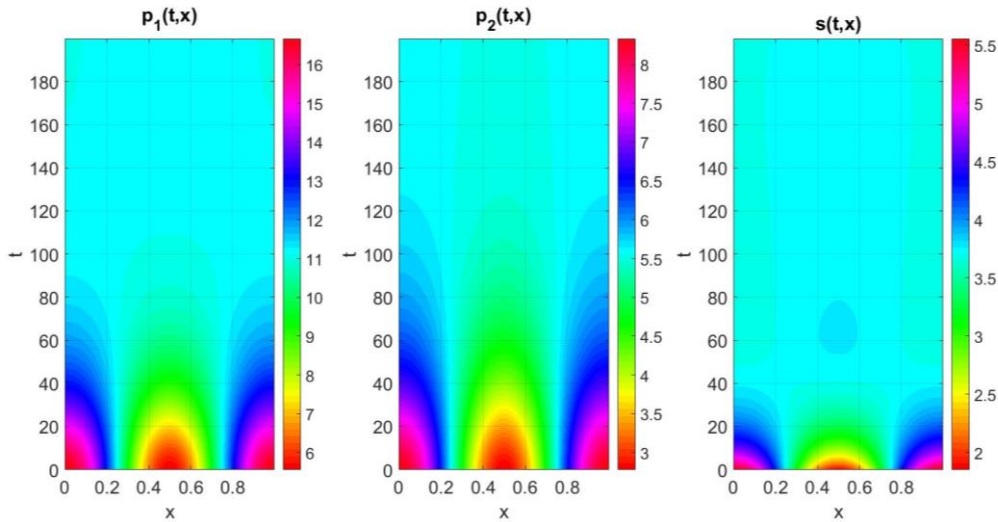


Рис. 1. Локальная устойчивость нетривиального равновесия. Начальные условия: $p_1(0, x) = p_{1*}(1 + 0.5 \cos(2\pi x))$; $p_2(0, x) = p_{2*}(1 + 0.5 \cos(2\pi x))$; $s(0, x) = s_*(1 + 0.5 \cos(2\pi x))$.

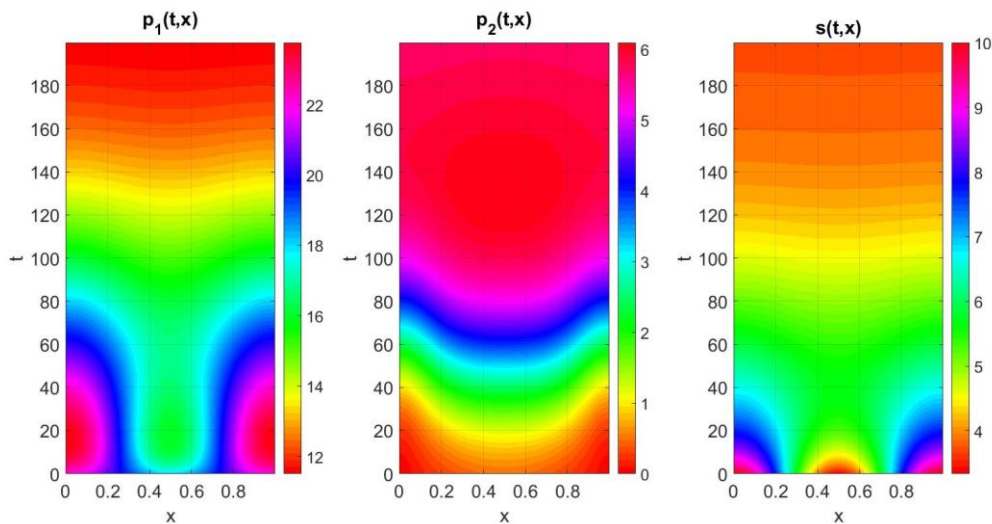


Рис. 2. Неустойчивость первого тривиального равновесия. Начальное условие: $p_1(0, x) = p_{1b}(1 + 0.1 \cos(2\pi x))$; $p_2(0, x) = 0.5 \sin(\pi x)$; $s(0, x) = s_b(1 + 0.5 \cos(2\pi x))$; $p_{1b} = 20$; $s_b = 6.667$.

Следующие два расчета иллюстрируют неустойчивость тривиальных равновесий (рис. 2, 3). Для большей выразительности здесь частично нарушены граничные условия (7). По мнению авторов это способствует большому разнообразию расчетов, не разрушая принципиального строя иллюстраций. Начальные условия близки к

тривиальным равновесиям, но через половину тактов времени решение опять же оказывается вблизи однородного нетривиального равновесия. Этот факт вычислительно свидетельствует в пользу глобальной устойчивости нетривиального равновесия в положительном ортанте трехмерного фазового пространства переменных (P_1, P_2, S) .

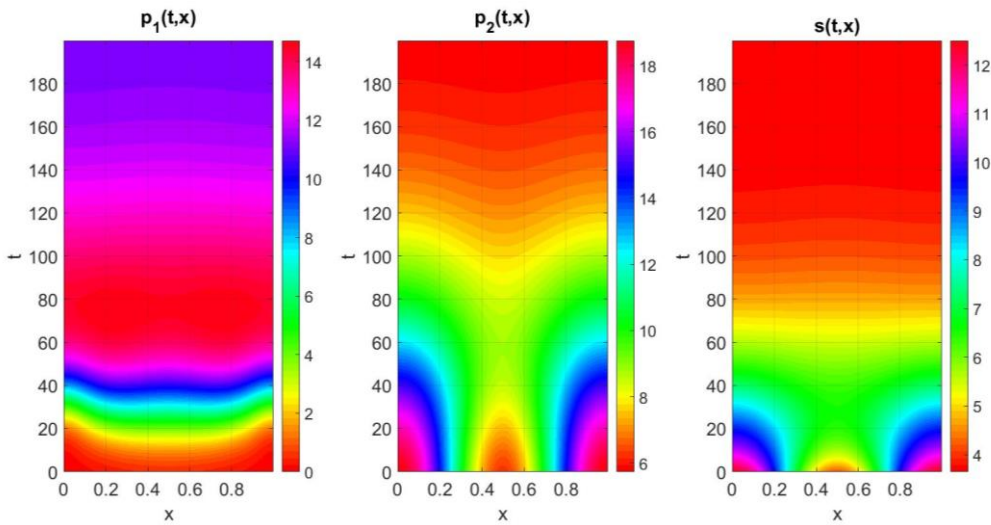


Рис. 3. Неустойчивость второго тривиального равновесия. Начальное условие: $p_1(0, x) = 0.5 \sin(\pi x)$; $p_2(0, x) = p_{2c}(1 + 0.5 \cos(2\pi x))$; $s(0, x) = s_c(1 + 0.5 \cos(2\pi x))$; $p_{2c} = 12.5$; $s_c = 8.333$.

Следующий расчет соответствует неавтономной модели. До сих пор функциональная часть уравнений не зависела прямо от времени t и пространственной переменной x . Теперь в этой части появляется прямая зависимость от пространственной переменной. Константный параметр s_0 становится функцией $s_0(x) = s_1 \exp(-s_2(x - 0.5)^2)$. Ресурс поступает неоднородно по пространству, его поступление стационарно по времени, но концентрируется в середине промежутка изменения пространственной переменной. Это влечет за собой концентрацию фитопланктона в середине промежутка обитания (рис. 4).

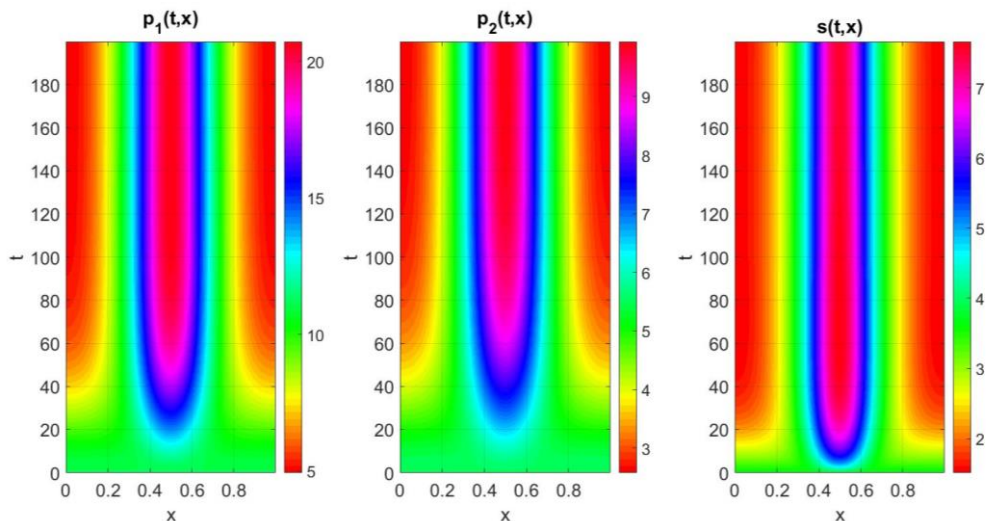


Рис. 4. Динамика в неавтономной системе: ресурс поступает неоднородно по пространству с $p_1(0, x) = p_{1*}$; $p_2(0, x) = p_{2*}$; $s(0, x) = s_*$. Константа s_0 в правой части третьего уравнения заменяется на функцию $s_0(x) = s_1 \exp(-100(x - 0.5)^2)$ при $s_1 = 0.565$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная динамика существенно отличается от точечного варианта. В нашей модели есть три стационарных по времени и однородных по пространству равновесных решения. Нетривиальное (положительное) равновесие локально устойчиво относительно однородных и неоднородных возмущений. Оба тривиальных равновесия неустойчивы. Это во многом определяет точечную и пространственную динамику (рис. 1–3). В случае неоднородного поступления ресурса пространственная динамика становится существенно неоднородной (рис. 4) [7, 13, 14, 23]. При этом фитопланктон концентрируется вокруг зоны с наибольшей скоростью поступления пищевого ресурса.

Свойства решений модели (1) свидетельствуют о качественном соответствии биологическим закономерностям поведения фитопланктонных организмов при постоянных условиях среды обитания [24]. Это позволяет рассматривать модель в качестве одной из пригодных для исследования особенностей пространственного поведения фитопланктона и в неравновесных условиях окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Моисеев П.А. *Биологические ресурсы Мирового океана*. М.: Агропромиздат, 1989.
2. Menshutkin, V.V., Rukhovets L.A., Filatov N.N. Ecosystem modeling of freshwater lakes (review): 2. Models of freshwater lake's ecosystem. *Water resources*. 2014. V. 41. Is. 1. P. 32–45. doi: [10.1134/S0097807814010084](https://doi.org/10.1134/S0097807814010084)
3. Falkowski P.G. The Ocean invisible fores. *Scientific American*. 2002. V. 54. P. 54–61.
4. Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я. Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием спутникового сканера цвета SeaWiFS. *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8. № 1. С. 81–106.
5. Pak S.Ya., Abakumov A.I. Phytoplankton in the Sea of Okhotsk along Western Kamchatka: warm vs cold years. *Ecological Modelling*. 2020. V. 433. No. 1. Article No. 109244. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2020.109244](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109244)
6. Edwards A.M., Brindley J. Oscillatory behaviour in a three-component plankton population model. *Dynamics and Stability of Systems*. 1996. V. 11. No. 4ggg. P. 347–370. doi: [10.1080/02681119608806231](https://doi.org/10.1080/02681119608806231)
7. Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Кузнецов Л.Л., Лисицын А.П., Мартынова Д.М., Новигатский А.Н., Чульцова А.Л. Пространственная вариабельность состава, обилия и продукции фитопланктона Белого моря в конце лета. *Океанология*. 2011. Т. 51. № 1. С. 24–32.
8. Захарков С.П., Лобанов В.Б., Гордейчук Т.Н., Морозова Т.В., Штрайхерт Е.А. Пространственная изменчивость хлорофилла "а" и видового состава фитопланктона в северо-западной части японского моря в зимний период. *Океанология*. 2012. Т. 52. № 3. С. 381–391.
9. Jang S.J., Baglama J. Nutrient-plankton models with nutrient recycling. *Computers & Mathematics with Applications*. 2005. V. 49. No. 2–3. P. 375–387. doi: [10.1016/j.camwa.2004.03.013](https://doi.org/10.1016/j.camwa.2004.03.013)
10. Geider R., MacIntyre H., Kana T. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnology and Oceanography*. 1998. V. 43. No. 4. P. 679–694. doi: [10.4319/lo.1998.43.4.0679](https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.4.0679)
11. Неверова Г.П., Жданова О.Л. Сравнительный анализ динамики простых математических моделей планктонного сообщества с различными функциями отклика. *Математическая биология и биоинформатика*. 2022. Т. 17. № 2. С. 465–480. doi: [10.17537/2022.17.465](https://doi.org/10.17537/2022.17.465)

12. Platt T., Sathyendranath S. Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color. *Journal of Geophysical Research*. 1993. V. 98. No. C8. P. 14561–14576. doi: [10.1029/93JC01001](https://doi.org/10.1029/93JC01001)
13. 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.
14. Mairet F., Bernard O., Lacour T., Sciandra A. Modelling microalgae growth in nitrogen limited photobioreactor for estimating biomass, carbohydrate and neutral lipid productivities. *IFAC Proceedings*. 2011. V. 44. P. 10591–10596.
15. Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A., Pakhomova S.V., Lifanchuk A.V. Mechanisms of regulation of invasive processes in phytoplankton on the example of the north-eastern part of the Black Sea. *Aquatic Ecology*. 2016. V. 50. No. 2. P. 221–234. doi: [10.1007/s10452-016-9570-7](https://doi.org/10.1007/s10452-016-9570-7)
16. Абакумов А.И., Пак С.Я. Моделирование процесса фотосинтеза и оценка динамики биомассы фитопланктона на основе модели Друпа. *Математическая биология и биоинформатика*. 2021. Т. 16. № 2. С. 380–393. doi: [10.17537/2021.16.380](https://doi.org/10.17537/2021.16.380)
17. Абакумов А.И., Пак С.Я. Два подхода к моделированию динамики биомассы фитопланктона на основе модели Друпа. *Математическая биология и биоинформатика*. 2022. Т. 17. № 2. С. 401–422. doi: [10.17537/2022.17.401](https://doi.org/10.17537/2022.17.401)
18. DeAngelis D.L. *Dynamics of nutrient cycling and food webs*. Springer, 2012. 288 p. doi: [10.1007/978-94-011-2342-6](https://doi.org/10.1007/978-94-011-2342-6)
19. Эльсгольц Л.Э. *Дифференциальные уравнения и вариационное исчисление*. М.: Наука. 1969.
20. Васильев В.А., Романовский Ю.М., Яхно В.Г. *Автоволновые процессы*. М.: Наука. 1987. 240 с.
21. Кузнецов С.П. *Динамический хаос*. М.: Физ.-мат. лит. 2001. 296 с.
22. Turing A.M. The Chemical Basis of Morphogenesis. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 1952. V. 237. No. 641. P. 37–72. doi: [10.1098/rstb.1952.0012](https://doi.org/10.1098/rstb.1952.0012)
23. 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. V. 17. No. 6. P. 1245–1271. doi: [10.1093/plankt/17.6.1245](https://doi.org/10.1093/plankt/17.6.1245)
24. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. *Математическая биофизика*. М.: Наука. 1984. 304 с.

Рукопись поступила в редакцию 23.11.2023, переработанный вариант поступил 07.12.2023.
Дата опубликования 14.12.2023.

Mathematical Model of Phytoplankton Interspecific Competition for Food Resource

Abakumov A.I., Kozitskaya I.S.

Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

Abstract. The phytoplankton in an aquatic ecosystem is the basis of its life activity and the main producing link. The functioning of phytoplankton in same time depends on environmental factors: mineral nutrition, photosynthetically active solar radiation, water temperature and other less significant ones. Sunlight is a stable factor, varying predictably over time and space. The water temperature is the small regulatory factor. Concentrations of mineral substances can change quite quickly and significantly, this much influences on plant organisms. Thus, mineral nutrition is a basic environmental factor of influence to phytoplankton. On the other hand, in large aquatic basin such as seas and oceanic areas the distribution of living organisms is very heterogeneous in space. These two aspects – nutrient and spatial heterogeneity – are the focus of this article. A model of competitive interaction is considered using the example of two species of phytoplankton. The phytoplankton move passively in water what is simulated by the diffusion process. The model contains one non-trivial stationary and spatially homogeneous equilibrium and two trivial ones, i.e. degenerate in at least one species of phytoplankton. Trivial equilibria are stable only in some “degenerate” situations. The non-trivial equilibrium in “normal” conditions is stable to temporal and spatial disturbances. The behavior of solutions near a nontrivial equilibrium for a stationary living environment and in cases of its nonstationary is studied. Perturbation of a nontrivial equilibrium in a stationary environment leads to relatively long-term deviations from equilibrium and a slow return to it. The instability of trivial equilibria increases the spatial heterogeneity of solutions. At the same time, the nontrivial equilibrium computationally demonstrates weak properties of global stability in time. The unsteadiness of the environment is simulated by the unsteadiness of the influx of nutrients. It has been shown that the distribution of nutrients can lead to significant heterogeneity in the distribution of individuals across the spatial habitat.

Key words: *mathematical model, phytoplankton, diffusion, nutrient, stability, spatial heterogeneity.*