

УДК 577.472/28/:51

## МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА В ОЗЕРНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ

А. А. УМНОВ

(Институт эволюционной физиологии и биохимии АН СССР, Ленинград)

Построена математическая модель пелагической озерной экосистемы, состояние которой определяется биомассой фито- и зоопланктона, количеством мертвого органического вещества начальной стадии разложения, стойкого органического вещества, биогенных элементов, растворенных в воде и находящихся в перечисленных компонентах экосистемы. Сравнение полученных данных с результатами исследования экосистемы оз. Мястро показало пригодность созданной модели для описания динамических процессов, протекающих в озерных экосистемах. Модель использована для выяснения влияния концентрации биогенных элементов на сезонную динамику биомасс и продукций фито- и зоопланктона.

Рациональное использование биологических ресурсов естественных водоемов невозможно без разработки теории продукционного процесса и исследования закономерностей трансформации вещества и энергии в экологических системах. Огромная сложность природных экосистем затрудняет исследования. Особые трудности возникают при необходимости проследить за влиянием различных факторов на биологическую продуктивность и выявить основные закономерности протекающих в водоеме процессов. Тем не менее уже теперь оказывается возможным, привлекая математические методы исследования, объединить, сопоставить отдельные, частные материалы, выяснить наиболее общие особенности функционирования экосистем, обнаружить пробелы и неточности в имеющихся знаниях и тем наметить программу дальнейших исследований. Существенную помощь при этом оказывает исследование математических моделей экосистем [3, 5]. Хотя математическая модель очень неполно, лишь в самых общих чертах, отражает моделируемую экосистему, с ее помощью можно оценить достоверность отдельных положенных в ее основу предположений и выяснить внутренние механизмы сложных биологических явлений.

В настоящей работе делается попытка на основе математической модели экосистемы проследить за биотическим круговоротом в озере. Цель моделирования — показать, что, исходя даже из очень упрощенной схемы структуры экосистемы, можно получить полезные сведения о характере биотического круговорота и выделить основные факторы, определяющие продукционный процесс.

Прототипом модели послужило неглубокое, хорошо перемешиваемое, слабопроточное озеро. В модели рассматривается не весь водоем, а только часть пелагиали под  $1 \text{ м}^2$  поверхности. При этом в качестве компонентов экосистемы применены усредненные по вертикали величины. Например, световой режим озера описан лишь средней освещенностью в столбе воды, которая изменяется в зависимости от сезона.

Элементы экосистемы озера отражены в модели лишь в самом общем виде (рис. 1).

Состояние экосистемы определяется биомассой фитопланктона ( $Bf$ ), зоопланктона ( $Bz$ ), количеством мертвого органического вещества на начальной стадии разложения ( $li$ ) и из стойкого к разложению органического вещества ( $lt$ ). Предполагалось, что активность бактериопланктона пропорциональна концентрации мертвого органического вещества. Это позволяет считать, что минерализация органического вещества протекает как простая мономолекулярная реакция. Кроме

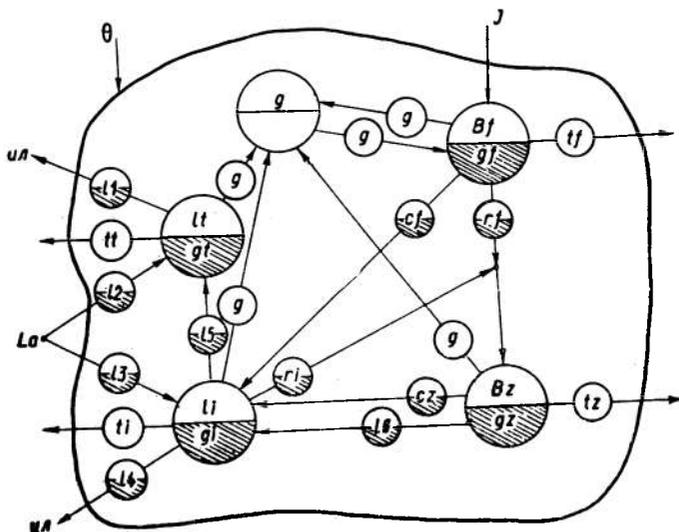


Рис. 1. Блок-схема модели.

того, состояние экосистемы определялось количеством биогенных элементов в каждом из перечисленных выше компонентов ( $gf$ ,  $gz$ ,  $gi$ ,  $gt$ ), а также растворенных в воде ( $g$ ).

При исследовании биотического круговорота в пелагиали озера предполагалось также, что процесс осаждения органического вещества компенсирован притоком аллохтонного органического вещества. Это позволяет рассматривать биотический круговорот в водной толще изолированно, без учета влияния дна. Бактериопланктон при моделировании подразделялся на две группы. В первую входят бактерии, разлагающие легкоокисляемую фракцию мертвого органического вещества. Принималось, что представителей этой группы зоопланктеры потребляют с мертвым органическим веществом на его начальной стадии разложения. Калорийность последнего и количество содержащихся в нем биогенных элементов определяли с учетом находящихся совместно с ним бактерий. Вторую группу составляют бактерии, разлагающие стойкую, не потребляемую зоопланктерами фракцию. На экосистему извне воздействует поток солнечной энергии ( $I$ ), определяемый им температурный режим водоема ( $\theta$ ), а также поступление мертвого органического вещества и биогенных элементов. Выходами экосистемы являются рассеяние энергии в результате жизнедеятельности гидробионтов и удаление из нее мертвого органического вещества и биогенных элементов со стоком и в результате осаждения на дно. Таким образом, состояние экосистемы в каждый момент времени описывалось вектором  $S = (Bf, Bz, li, lt, gf, gz, gi, gt, g)$ , а внешнее воздействие —

параметром  $\omega$ , имеющим четыре значения ( $\omega_1, \omega_2, \omega_3, \omega_4$ ) соответственно временам года.

Рассмотрим алгоритм, указывающий, как по состоянию системы —  $S(t)$  и внешнему воздействию в данный момент времени —  $\omega(t)$  определить состояние системы в последующий момент времени  $S(t+1)$ . Выбран временной шаг, равный одним суткам. Траты на обмен зоопланктона ( $tz$ ) принимались пропорциональными его биомассе с учетом температурной поправки Крюга [1]:

$$tz = \left(\frac{T}{B}\right)_z \cdot Bz \cdot \beta(\omega),$$

где  $\left(\frac{T}{B}\right)_z$  — траты на обмен единицы биомассы зоопланктона при температуре 20°C,  $\beta(\omega)$  — температурная поправка. Предполагалось, что энергия, необходимая для поддержания жизнедеятельности организмов ( $tz$ ), выделяется при распаде органического вещества; при этом выделяются еще и неорганические соединения биогенных элементов —  $\Delta gz$  в соответствии с их концентрацией в веществе зоопланктона ( $agz$ ):

$$\Delta gz = agz \cdot tz.$$

Пищевые потребности зоопланктеров удовлетворялись из двух источников — за счет фитопланктона и мертвого органического вещества начальной стадии разложения (в данной модели его рассматривали вместе с бактериопланктоном) пропорционально их биомассе:

$$rmi = \frac{rm \cdot li}{li + Bf}; \quad rmf = \frac{rm \cdot Bz}{li + Bf},$$

где  $rm$  — максимальный рацион зоопланктеров,  $rmi, rmf$  — его части, состоящие соответственно из фитопланктона и мертвого органического вещества. Напряженность пищевых отношений характеризуется трофоэкологическим коэффициентом, вычисляемым как отношение пищевых потребностей в веществе данного элемента экосистемы со стороны зоопланктона к количеству этого элемента:

$$x = \frac{rmi}{li} = \frac{rmf}{Bf} = \frac{rm}{li + Bf}.$$

Количество фитопланктона ( $rf$ ) и мертвого органического вещества ( $ri$ ), поедаемого зоопланктоном за сутки, определяли по следующим формулам:

$$ri = li \cdot a4 \cdot \left[1 - \exp\left(-\frac{x}{a4}\right)\right]; \quad rf = Bf \cdot a4 \cdot \left[1 - \exp\left(-\frac{x}{a4}\right)\right].$$

Это не что иное, как интерпретация соотношений реального и максимального рационов, полученных В. С. Ивлевым [4]. Эмпирический коэффициент ( $a4$ ) характеризует как фильтрационные и поисковые способности зоопланктона, так и доступность пищи. Биомассу зоопланктеров, погибших в результате естественной смертности ( $cz$ ), определяли как некоторую долю наличной биомассы ( $a5$ ) с учетом поправки на сезон —  $dz(\omega)$ :

$$cz = a5 \cdot Bz \cdot dz(\omega).$$

Изменение биомассы зоопланктона за время одного шага системы ( $\Delta Bz$ ) определяем по уравнению:

$$\Delta Bz = \frac{1}{u} \cdot (ri + rf) - tz - cz,$$

где  $\frac{1}{u}$  — коэффициент усвоения. Изменение количества биогенных элементов в биомассе зоопланктона за сутки ( $\Delta gz$ ) находим по уравнению:

$$\Delta gz = \frac{1}{u} \cdot (agf \cdot rf + agi \cdot ri) - agz \cdot (tz - cz),$$

где  $agf$  и  $agi$  — соответственно концентрация биогенных элементов в биомассе фитопланктона и мертвого органического вещества на начальной стадии разложения.

Величина валовой первичной продукции, создаваемой фитопланктоном под  $1 \text{ м}^2$  ( $pmf$ ), предполагалась зависимой от концентрации растворенных в воде биогенных элементов ( $g$ ), а также от величины солнечной радиации и температуры воды, изменение которых описывалось параметром  $w$ . Вычислена она по методу Г. Г. Винберга и Т. Н. Сивко [7], который предполагает, что фотосинтез достигает максимума в поверхностном слое и уменьшается с глубиной по линейному закону до нуля на границе евфотной зоны (мощность ее равнялась удвоенной прозрачности воды по диску Секки):

$$pmf = \Phi \cdot s$$

( $\Phi$  — величина фотосинтеза в поверхностном слое,  $s$  — прозрачность по диску Секки).  $\Phi$  находим по содержанию хлорофилла:

$$\Phi = \text{хл} \cdot \text{сач}$$

( $\text{хл}$  — концентрация хлорофилла,  $\text{сач}$  — суточное ассимиляционное число). Концентрацию хлорофилла определяли как некоторую долю биомассы фитопланктона:

$$\text{хл} = a1 \cdot Bf.$$

Зависимость первичной продукции от интенсивности солнечной радиации и температуры воды проявлялась в изменении суточного ассимиляционного числа. Кроме того, для отражения зависимости интенсивности фотосинтеза от концентрации биогенных элементов, растворенных в воде, при вычислении  $\text{сач}$  была введена следующая поправка:

$$\text{сач} = \text{сач}_0 \cdot \gamma_1(w) \cdot \gamma_2(agf),$$

где  $\text{сач}_0$  — средняя в течение года величина суточного ассимиляционного числа,  $\gamma_1(w)$  — сезонная поправка,  $\gamma_2(agf)$  — поправка, связанная с концентрацией биогенных элементов в воде. Функция  $\gamma_1$  имеет максимум, соответствующий оптимальным диапазонам температуры воды и интенсивности солнечной радиации. В рассматриваемой модели зависимость фотосинтеза от концентрации биогенных элементов в воде проявляется через изменение их концентрации в фитопланктоне. Падение концентрации биогенных элементов в фитопланктоне в некотором диапазоне не сказывается на интенсивности фотосинтеза до тех пор, пока она не становится меньше некоторой критической величины ( $m1$ ), после чего фотосинтез прекращается. Величина трат на обмен у фитопланктона принималась пропорциональной его биомассе с учетом температурной поправки Крога:

$$tf = \left( \frac{T}{B} \right)_f \cdot Bf \cdot \beta(w).$$

$\left(\frac{T}{B}\right)$ , здесь траты на обмен единицы биомассы фитопланктона при температуре 20°C. В соответствии с количеством органического вещества, израсходованного на поддержание жизнедеятельности фитопланктона, происходит выделение биогенных элементов —  $\Delta gf$ :

$$\Delta gf = agf \cdot tz.$$

Биомасса фитопланктона, погибшего от естественной смертности —  $cf$ , определялась как некоторая доля ( $a7$ ) наличной биомассы с учетом поправки на сезон  $af(w)$ :

$$cf = a7 \cdot Bf \cdot af(w).$$

Коэффициент  $a7$  играет сложную роль. Он отражает не только гибель фитопланктона от естественной смертности, но и процесс увеличения смертности в популяции фитопланктона при недостаточной концентрации растворенных в воде биогенных элементов. В рассматриваемой модели недостаток биогенных элементов в воде приводит к уменьшению их концентрации в веществе фитопланктона. Коэффициент  $a7$  резко возрастает при уменьшении концентрации биогенных элементов в веществе фитопланктона ниже некоторой критической величины  $m2$ .

При вычислении величины прозрачности по диску Секки ( $s$ ) исходили из следующих соображений. Согласно экспериментальным данным [6], произведение прозрачности ( $s$ ) на коэффициент поглощения света в столбе воды ( $k$ ) можно считать постоянной величиной ( $h3$ ), а коэффициент поглощения света изменяется в зависимости от концентрации сестона в воде по линейному закону. Следовательно, прозрачность по диску Секки равна:

$$s = \frac{h3}{h1 + h2 \cdot C},$$

где  $C$  — концентрация сестона в воде,  $h1$  — коэффициент поглощения света фильтрованной водой,  $h2$  — коэффициент погашения света. Таким образом, изменение биомассы фитопланктона за время одного шага системы ( $\Delta Bf$ ) определяется уравнением:

$$\Delta Bf = pmf - tf - fr - cf.$$

Потребление фитопланктоном биогенных элементов находили по соотношению между их концентрацией в воде ( $g$ ) и количеством, необходимым для нормального развития фитопланктона ( $\Delta gH$ ). Последнее устанавливали по уравнению:

$$\Delta gH = (agfn - agf) \cdot Bf + agfn \cdot pmf$$

( $agfn$  — нормальная концентрация биогенных элементов в фитопланктоне). Первое слагаемое характеризует количество биогенных элементов, необходимое для ликвидации отклонения концентрации их в фитопланктоне от нормы; второе указывает, какое их количество необходимо для вновь синтезируемого органического вещества. Напряженность в снабжении фитопланктона биогенными элементами характеризовалась коэффициентом  $\times g$ , который измеряется отношением потребности в биогенных элементах к концентрации их в воде ( $\times g = \Delta gH/g$ ). Количество биогенных элементов, потребляемое фитопланктоном за сутки ( $sgf$ ), определяли по соотношению:

$$sgf = g \cdot a3 \cdot [1 - \exp(-\times g/a3)].$$

При сделанных допущениях изменение количества биогенных элементов в биомассе фитопланктона за сутки ( $\Delta gf$ ) выразится уравнением:

$$\Delta gf = sgf - agf \cdot (tf + rf + cf).$$

Концентрация мертвого органического вещества на начальной стадии разложения пополняется за счет отмирающего фитопланктона, а также неусвоенной части рациона зоопланктеров и убывает при потреблении его зоопланктерами и разложении бактериопланктоном. В соответствии с формулой мономолекулярной реакции предполагалось, что за сутки разлагается некоторая доля ( $ki$ ) исходного органического вещества. При этом одна часть ее ( $dll$ ) минерализуется, другая — представляет стойкую фракцию. Таким образом, суточное изменение концентрации мертвого органического вещества на начальной стадии разложения ( $\Delta li$ ) находили по формуле:

$$\Delta li = cf + cz + \left(1 - \frac{1}{u}\right) \cdot rf - \frac{1}{u} \cdot ri - ki \cdot li.$$

Изменение количества биогенных элементов в этом органическом веществе ( $\Delta gi$ ) определяется уравнением:

$$\Delta gi = agf \cdot cf + agz \cdot cz + agf \left(1 - \frac{1}{u}\right) \cdot rf - agi \cdot \left(\frac{1}{u} \cdot ri + ki \cdot gi\right).$$

Концентрация стойкой фракции органического вещества пополняется за счет поступления его в процессе разложения мертвого органического вещества начальной стадии разложения и убывает при разложении его бактериопланктоном. Предполагалось, что разложившееся за сутки количество этого вещества составляет некоторую часть ( $kt$ ) от его первоначального количества. Таким образом, изменение концентрации стойкого органического вещества за сутки равно:

$$\Delta lt = (1 - dll) \cdot ki \cdot li - kt \cdot lt,$$

а происшедшее при этом изменение количества биогенных элементов

$$\Delta gt = (1 - dll) \cdot ki \cdot gi - kt \cdot gt.$$

Изменение концентрации растворенных в воде биогенных элементов обусловлено выделением их при минерализации органического вещества гидробионтами и потреблением фитопланктоном. Концентрация биогенных элементов в воде за сутки изменялась на величину  $\Delta g$ , которую находим по уравнению:

$$\Delta g = dll \cdot gi \cdot ki + gt \cdot kt + agf \cdot tf + agz \cdot tz - sgf.$$

Приведенная система уравнений описывает рассматриваемую модель. Параметры ее следующие:

Фитопланктон  $a_1 = 1\%$ ;  $sac_0 = 70 \frac{\text{мг } O_2}{\text{мг хл}}$ ;  $m_1 = 6\%$ ;  $m_2 = 9\%$ ;  $agfn = 10\%$ ;

$$\left(\frac{T}{B}\right)_f = 0,05$$

Зоопланктон  $\left(\frac{T}{B}\right)_z = 0,3$ ;  $a_4 = 0,2$ ;  $a_5 = 0,1$ ;  $\left(\frac{1}{u}\right) = 0,7$

Исходное органическое вещество  $ki = 0,2$ ;  $dll = 0,8$

Стойкое органическое вещество  $kt = 0,02$  (при  $20^{\circ}\text{C}$ )

Среда  $h_1 = 0,6 \frac{1}{\text{м}}$ ;  $h_2 = 0,15 \frac{1}{\text{м} \cdot \text{мг}}$ ;  $h_3 = 2$ ;  $a_3 = 0,4$ .

Числовые значения части этих параметров подкреплены экспериментальным материалом [1, 2, 4, 6, 7]. Начальное состояние системы выбирали произвольно, но после непродолжительного переходного процесса устанавливался стационарный режим.

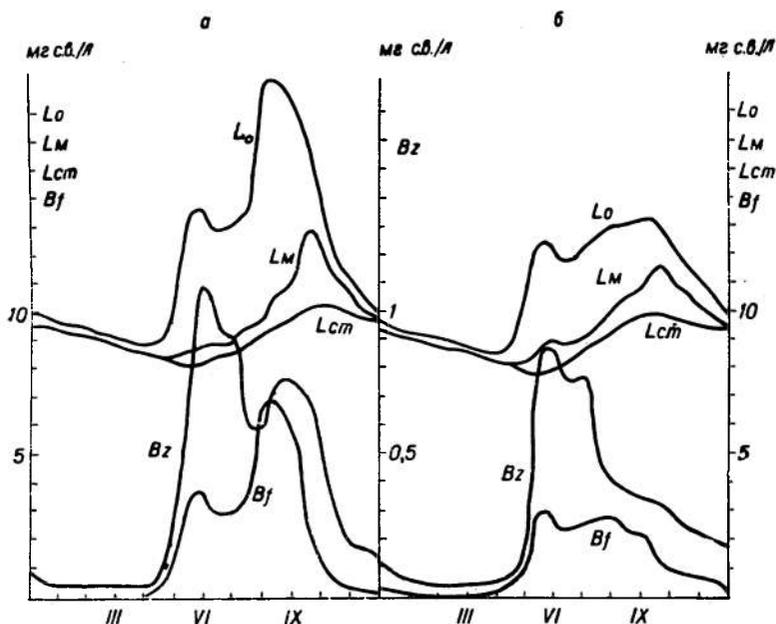


Рис. 2. Сезонная динамика органического вещества:

$L_o$  — общая концентрация органического вещества;  $L_m$  — мертвое органическое вещество;  $L_{cm}$  — стойкая его фракция;  $B_z$  — биомасса зоопланктона;  $B_f$  — биомасса фитопланктона. (Объяснения а и б для рис. 2 и 3 даны в тексте.)

Данные по сезонной динамике биомассы фито- и зоопланктона (рис. 2а) свидетельствуют о наличии двух максимумов. Первый максимум биомассы фитопланктона в начале лета (июнь) выражен слабо, что объясняется выеданием его зоопланктерами. В этот период концентрация растворенных в воде биогенных элементов достаточно высока (рис. 3а) и не лимитирует развития фитопланктона. Второй максимум наблюдается в сентябре. В это время концентрация растворенных в воде биогенных элементов наиболее низкая, но они еще не лимитируют развития фитопланктона. Содержание биогенных элементов в фитопланктоне близко к принятой норме. Данные по продукции и деструкции (см. рис. 3а) свидетельствуют, что величина валовой продукции за год примерно равна величине деструкции. Таким образом, рассматриваемая экосистема находится в равновесии по отношению к синтезу и разложению органического вещества. Рассмотренная динамика биомассы и продукции фито- и зоопланктона вполне соответствует современным представлениям об их сезонных изменениях. Следовательно, модель верно отражает наиболее существенные черты взаимоотношений внутри планктонного сообщества водоема.

Количество биогенных элементов минимально в сентябре во время осенней вспышки фитопланктона, к январю оно вновь достигает своего максимального значения. Прозрачность воды колебалась от 3 м зимой до 0,5 м в сентябре (см. рис. 3а).

Концентрация стойкой фракции мертвого органического вещества в течение года оставалась примерно на одном уровне, несколько уменьшаясь к началу вегетационного сезона и возрастая после его

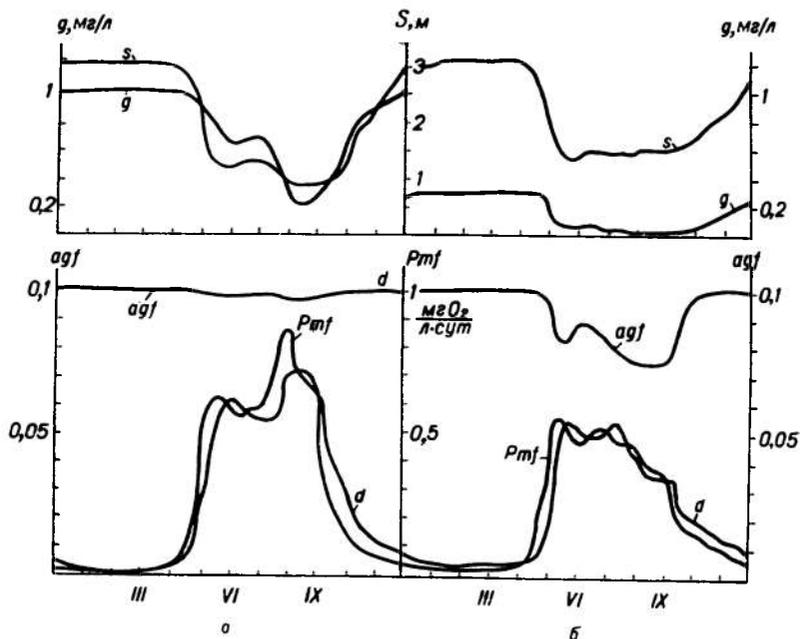


Рис. 3. Сезонная динамика прозрачности (s), концентрации биогенных элементов (g), валовой первичной продукции (pmf), деструкции (d), процентного содержания биогенных элементов в веществе фитопланктона (agf).

окончания (см. рис. 2а). Максимум концентрации мертвого органического вещества наблюдается в октябре. Сравнение кривых показывает, что увеличение концентрации мертвого органического вещества происходит за счет вещества, находящегося на начальной стадии разложения. При этом концентрация стойкой фракции несколько повышается при разложении исходного органического вещества.

На рисунках 2б и 3б показаны те же зависимости, но для варианта, когда суммарная концентрация биогенных элементов уменьшена в два раза. Видно, что при меньшей концентрации биогенных элементов снижается биомасса фито- и зоопланктона. При этом в динамике биомассы происходят существенные изменения — пропадает осенний максимум: концентрация биогенных элементов в воде в этом случае становится лимитирующим фактором. Процентное содержание биогенов в фитопланктоне существенно падает (см. рис. 3б). Сравнение данных обоих рисунков показывает, что с уменьшением общей концентрации биогенных элементов падает продукция фитопланктона. Так, в сентябре она снизилась вдвое по сравнению с вариантом «а». Это изменило кормовые условия зоопланктона и обусловило исчезновение осеннего максимума его биомассы.

Интересно отметить, что несмотря на уменьшение абсолютных величин биомассы и продукции фитопланктона с уменьшением общей

концентрации биогенных элементов произошло увеличение П/Б-коэффициента за вегетационный сезон с 16 до 24, что говорит о более интенсивном биотическом круговороте. Вопрос этот требует, однако, более детального исследования.

Таким образом, построенная лишь на описанных выше предположениях модель, несмотря на их неполноту и условность, достаточно правдоподобно описывает сезонную динамику отдельных элементов экосистемы и при уточнении исходных данных пригодна для исследования многих важных параметров биотического круговорота в озерных экосистемах.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г. 1950. Интенсивность обмена у ракообразных. «Ж. общ. биол.», 2.
2. Его же. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд-во АН БССР, Минск.
3. Винберг Г. Г., Анисимов С. И. 1966. Математическая модель водной экосистемы. В сб.: «Фотосинтез системы высокой продукт.», изд-во «Наука».
4. Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат.
5. Меншуткин В. В. 1970. Математическая модель круговорота вещества и потока энергии в озерной экологической системе. «Зоол. ж.», 49, 7.
6. Ковалевская Р. З. 1970. Первичная продукция оз. Дривяты. В сб.: «Биол. продуктивн. эвтрофн. озера», изд-во «Наука».
7. Winberg G. G., Sivko T. N. 1962. The significance of photosynthetic aeration in the oxygen balance of polluted waters. «Int. J. Wat. Poll.», 6.

Поступила 7.III 1972 г.

## A MATHEMATIC MODEL OF THE BIOTIC CIRCULATION WITHIN THE LAKE ECOSYSTEM

A. A. UMNOV

(Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry,  
Academy of Sciences, U.S.S.R., Leningrad)

### Summary

A mathematic model of pelagic lake ecosystem is proposed. The state of the ecosystem is determined by phyto- and zooplankton biomass, quantity of the dead organic substance, quantity of stable organic substance (in the given model dead organic substance is considered together with bacterioplankton), quantity of biogenic elements, dissolved in water and taking part in the ecosystem components enumerated above. The role of an external factor for an ecosystem play solar radiation and the thermal regime. The comparison of modelling results with those obtained in the study of ecosystem of the Mästro lake showed the good reliability of the model for description of dynamic processes in the lake ecosystems. The model have been used for study of effects of biogenic elements concentration of the seasonal biomass dynamics and the zoo- and phytoplankton productivity.