

Разработка методов ретроспективного анализа многолетней динамики первичной продукции органического вещества в Баренцевом море, биогенных элементов, биомассы фитопланктона и зоопланктона

Первичная продукция органического вещества во многом определяется особенностями циркуляции, пространственной изменчивостью и сезонной динамикой температуры и солености воды, ледовым режимом, гидрохимическими условиями моря. Неоднородность физико-географических условий в море приводит к неравномерному биопродуцированию различных акваторий.

При математическом моделировании динамики фитопланктонных сообществ морских экосистем наряду с изучением роли активной фазы жизненного цикла в формировании первичной продукции одноклеточных водорослей в зависимости от состояния среды обитания (освещенности, температуры, солености) и наличия в ней питательных веществ, важным является учет вклада других механизмов жизнедеятельности, таких, например, как способность клеток сохранять жизнеспособность в среде, где условия для роста и деления не являются благоприятными. Направление и скорость изменения биомассы фитопланктона зависит от соотношения скоростей различных процессов.

Метод ретроспективного анализа многолетней динамики первичной продукции органического вещества в Баренцевом море основан на модельном подходе описания баланса углерода в морской экосистеме, развивающем работы [1, 2].

Цикл углерода моделируется с использованием двух экологических групп фитопланктона (летний и весенний комплексы). Зоопланктон агрегирован в одну переменную. Отмирающие особи фитопланктона и зоопланктона образуют органические взвешенные фракции соответствующих биогенных элементов, которые при минерализации снова образуют растворенные питательные вещества. Растворенное и взвешенное органическое вещество (ОВ) подразделяется на автохтонную и аллохтонную компоненты. Для учёта зависимости первичной продукции от концентрации питательных веществ модель включает уравнения, описывающие динамику потенциально лимитирующих биогенных элементов (азота и фосфора) (1).

В качестве переменных состояния модели X , выделены следующие основные характеристики (в скобках указаны используемые далее обозначения):

- концентрация органического углерода (ОУ) фитопланктона весеннего комплекса (p_1), мг $C_{орг}/M^3$;
- концентрация ОУ фитопланктона летнего комплекса (p_2), мг $C_{орг}/M^3$;
- концентрация ОУ зоопланктона (z), мг $C_{орг}/M^3$;

- концентрация ОУ автохтонного взвешенного органического вещества (ВОВ) (детрита) (y_1), мг $C_{\text{орг}}/\text{м}^3$;
- концентрация ОУ автохтонного растворенного лабильного органического вещества (ЛОВ) (y_2), мг $C_{\text{орг}}/\text{м}^3$;
- концентрация ОУ аллохтонного трудноокисляемого растворенного органического вещества (ТОВ) (y_3), мг $C_{\text{орг}}/\text{м}^3$;
- концентрация ОУ аллохтонного ВОВ (y_4), мг $C_{\text{орг}}/\text{м}^3$;
- концентрация минерального азота (N) (сумма нитратного и аммонийного азота), мг $\text{N}/\text{м}^3$;
- концентрация минерального фосфора (P) (P- PO_4 -ортофосфаты), мг $\text{P}/\text{м}^3$;
- концентрация ОУ донных отложений (B).

Изменение каждой из рассматриваемых переменных состояния в результате водного обмена между компартментами описывается системой балансовых уравнений:

$$\begin{aligned}
 dM/dt &= UM + F, \\
 M_i &= V_i C_i \\
 F_i &= (Q_F^i C_F^i + Q_P^i C_P^i + Q_B^i C_B^i), \quad i=1 \dots N,
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

где C_i , C_F^i , C_P^i , C_B^i – концентрация одной из рассматриваемых переменных состояния в компартменте, в речной воде, осадках и водных массах, поступающих из соседних водоемов, соответственно; V_i – объем компартмента; Q_F^i – речной сток; Q_P^i – осадки; Q_B^i – поступление водных масс извне через жидкие границы с другими водоемами; U – матрица водообмена между компартментами, рассчитываемая гидрологической моделью (см. раздел 5 настоящего отчета); i – номер компартмента.

Модель биологической кинетики включает следующие основные потоки:

- фотосинтез (первичная продукция) и ассимиляция минеральных соединений азота и фосфора (A, P);
- отмирание фито- и зоопланктона (D);
- экскреция лабильных органических веществ (ЛОВ) фитопланктоном (E);
- потребление фитопланктона и взвеси зоопланктоном с учетом неусвоенной пищи (G, H);
- бактериальное окисление органических веществ в воде и донных отложениях и выход минеральных соединений (M);
- дыхание (R);
- оседание ВОВ (S);
- поступление аллохтонных растворённых (РОВ) и взвешенных (ВОВ) органических веществ и минеральных веществ с речным стоком (U).

Балансовые уравнения для учета этой группы процессов имеют вид (2):

$$\begin{aligned}
 dp_1/dt &= P_1 - D_{x1} - G_1 \\
 dp_2/dt &= P_2 - D_{x2} - G_2 \\
 dz/dt &= (G_1 + G_2 + G_y) - H_z - R_z - D_z \\
 dy_1/dt &= D_{x1} + D_{x2} + D_z + H_z - M_1 - G_y - S_1 \\
 dy_2/dt &= E_1 + E_2 - M_2 \\
 dy_3/dt &= -M_3 \\
 dy_4/dt &= -M_4 - S_4 \\
 dN/dt &= M_1/CN_{y1} + M_2/CN_{y2} + M_3/CN_{y3} + M_4/CN_{y4} - (1-\eta)A_1/CN_1 - (1-\eta)A_2/CN_2 - \\
 &\eta A_1/CN_{y2} - \eta A_2/CN_{y2} + GN + R_z/CN_z + R_B/CN_B \\
 dP/dt &= M_1/CP_{y1} + M_2/CP_{y2} + M_3/CP_{y3} + M_4/CP_{y4} - (1-\eta)A_1/CP_1 - (1-\eta)A_2/CP_2 - \\
 &\eta A_1/CP_{y2} - \eta A_2/CP_{y2} + GP + R_z/CP_z + R_B/CP_B \\
 dB/dt &= (S_1 + S_4) - R_B
 \end{aligned} \tag{2}$$

Продукция органического вещества при фотосинтезе рассчитывается по формуле (3):

$$\begin{aligned}
 P_i &= A_i - E_i, \\
 E_i &= \eta A_i, \\
 A_i &= r f(N,P) \chi(I) \mu(T) (1-ice_cover) p_i, \quad i = 1,2,
 \end{aligned} \tag{3}$$

где r - (в оптимальных условиях) скорость роста фитопланктона; η - коэффициент, учитывающий экскрецию (метаболизм), то есть прижизненные выделения клеток; ice_cover - доля акватории, покрытая льдом; $f(N,P)$, $\chi(I)$ $\mu(T)$ - зависимости скорости фотосинтеза (ассимиляции углерода) от обеспеченности элементами минерального питания (N,P), освещенности (I) и температуры среды (T); i - индекс фитопланктонного комплекса ($i=1$ весенний, $i=2$ летний).

В рамках предлагаемого подхода введена безразмерная характеристика $f(N,P)$, которая в совокупности отражает степень обеспеченности клеток фитопланктона такими веществами как минеральный азот и фосфор (4). Зависимость продукции ОУ от этого параметра имеет вид:

$$f(N,P) = \min \left\{ \frac{N}{k_N + N}, \frac{P}{k_P + P} \right\}, \tag{4}$$

где k_N , k_P - соответственно константы полунасыщения по азоту и фосфору.

Характерные особенности процесса фотосинтеза состоят в том, что его световые и температурные оптимумы у разных видов фитопланктона различны. Для описания влияния

температуры на скорость первичного продуцирования используют разнообразные эмпирические зависимости (5а-5в), например такие:

$$\mu(T) = 4 \cdot \theta^m (1 - \theta)^m, \theta = \frac{T - T_{tol,l}}{T_{tol,r} - T_{tol,l}}; \quad (5a)$$

$$\mu(T) = e^{-\frac{|T - T_{opt}|}{t_k}}, \quad (5б)$$

$$\mu(T) = \begin{cases} 0, & \text{если } T < T_{tol,l} \\ \frac{T - T_{tol,l}}{T_{opt,l} - T_{tol,l}}, & \text{если } T_{tol,l} < T < T_{opt,l} \\ 1, & \text{если } T_{opt,l} < T < T_{opt,r} \\ \frac{T - T_{opt,r}}{T_{tol,r} - T_{opt,r}}, & \text{если } T_{opt,r} < T < T_{tol,r} \\ 0, & \text{если } T > T_{tol,r} \end{cases}, \quad (5в)$$

где T , T_{opt} – температура воды, m , t_k – параметры; $(T_{opt,l}, T_{opt,r})$ - диапазон оптимальных температур воды, где скорость роста близка к максимально возможной; $(T_{tol,l}, T_{tol,r})$ - диапазон толерантности, который шире оптимального диапазона и за пределами которого скорость роста клеток примерно равна нулю.

Распределение интегральной (без дифференциации по спектральному составу) солнечной энергии по вертикали описывается полуэмпирическим соотношением (6) [3]:

$$I(z) = I_0 e^{-\beta z}, \quad (6)$$

где β - коэффициент ослабления света с глубиной (коэффициент экстинкции), Величина I_0 соответствует ФАР (фотосинтетически активной радиации) в подповерхностном горизонте. Доля ФАР в суммарной солнечной радиации, поглощенной водной поверхностью, составляет примерно 50% при изменении в пределах 40-60 %. Для прозрачной воды $\beta=0.04 \text{ м}^{-1}$. Детрит и клетки фитопланктона могут уменьшать прозрачность воды.

Влияние освещенности на интенсивность фотосинтеза задано с помощью эмпирической зависимости (7) (см. также [3]):

$$\chi(I) = \varepsilon \cdot e^{(1-\varepsilon)}, \varepsilon = I_0 / I^* \quad (7)$$

где I^* - освещенность, которой соответствует максимум фотосинтеза.

Убыль биомассы фитопланктона и связанного с ним ОУ обусловлена двумя причинами: отмиранием и выеданием зоопланктоном (8 - 12).

Поток отмирающих организмов (для биотических компонент) имеет вид:

$$D_i = \varepsilon_i X_i, \quad i = 1, 2, z, \quad (8)$$

где ε_i – параметры. Отмирающие клетки пополняют автохтонное взвешенное органическое вещество.

В зрелых экосистемах на долю выедания приходится примерно 20-30 % первичной продукции. Питание зоопланктона описывается соотношением:

$$G = \psi(T)g(h)z, \quad (9)$$

где $g(h)$ - зависимость скорости питания зоопланктона от концентрации пищи:

$$g(h) = \frac{M \cdot h}{(k_H + h)}, \quad (10)$$

где $h = p_1 + p_2 + y_1$ – концентрация пищи, M - максимальная скорость, k_H – параметр; $\psi(T)$ - температурный коэффициент для зоопланктона:

$$\psi(T) = e^{(C_z \cdot (T-10))}, \quad (11)$$

где C_z – параметр.

Распределение объёма пищи, потребляемой зоопланктоном, между отдельными пищевыми компонентами:

$$G = G_1 + G_2 + G_y, \quad (12)$$

$$G_i = \frac{x_i}{x_1 + x_2 + y_1} G$$

Для оценки эффективности использования пищи на рост зоопланктона были использованы два трофических коэффициента (13-14). Первый из них – коэффициент ассимиляции K_1 – определяется как отношение ассимилированной энергии к потребленной, а второй K_2 – производственный коэффициент – как отношение затрат на рост к ассимилированной энергии. В

этом случае часть потоков, а именно, неусвоенная пища H_z (пеллеты зоопланктона), траты на обмен R_z , продукция зоопланктона P_z , можно выразить через питание зоопланктона:

$$\begin{aligned} H_z &= (1-K_1)(G_1 + G_2 + G_y), \\ R_z &= (1-K_2) K_1 (G_1 + G_2 + G_y), \\ P_z &= (G_1 + G_2 + G_y) - H_z - R_z = K_1 K_2 (G_1 + G_2 + G_y). \end{aligned} \quad (13)$$

В донных отложениях аккумулируется и трансформируется органическое вещество, поступающее на дно преимущественно в результате седиментации отмерших планктонных организмов (автохтонное). Поток оседающего органического вещества задается линейной функцией от концентрации взвешенного органического вещества:

$$S = k_{s1} y_1 + k_{s4} y_4. \quad (14)$$

Скорости оседания k_{s1} и k_{s4} , в общем случае, зависят от интенсивности вертикального водообмена.

Органическое вещество донных отложений подвергается деструкции (минерализации) при участии донных гетеротрофных организмов, главным образом бактерий и зообентоса. Роль фитобентоса ограничивается лишь прибрежными мелководными участками. Решающее значение в процессах минерализации играют содержание кислорода в придонном слое и температура. Поскольку дыхание (деструкция) бентических организмов не дифференцируется по отдельным видам зообентоса и бактериям, то суммарная величина рассчитывается как (15):

$$\begin{aligned} R &= k(q, T)B, \\ k(q, T) &= \varphi(T)g(q), \end{aligned} \quad (15)$$

где $\varphi(T)$ - зависимость скорости минерализации ОВ от температуры; $g(q) = q^n$ - зависимость скорости минерализации ОВ от концентрации кислорода; n - параметр.

Скорости минерализации всех форм ОВ задаются следующим выражением (16):

$$M_i = \varphi_i(T) y_i, \quad i = 1..4, \quad (16)$$

где $\varphi_i(T)$ - зависимость скорости минерализации от температуры.

При описании зависимости от температуры среды таких процессов как окисление ОУ детрита и РОВ использована стандартная зависимость Крога [3] в экспоненциальной форме (17):

$$\varphi_i(T) = k_i e^{(C_i \cdot (T-20))}, \quad i = 1..4, \quad (17)$$

где k_i - скорость минерализации при температуре среды 20°C, C_i – параметры.

Учитывая сложную структуру детрита, скорость минерализации связанного с ним органического углерода (m_d) будем считать калибровочной константой, которая может изменяться в пределах 0.05-0.25 1/сут [3]. Интенсивность минерализации РОВ может быть на порядок меньше, чем скорость минерализации детрита из-за наличия в составе РОВ стойких фракций ОУ (15-17).

Зоопланктон, как и любые гетеротрофные организмы, участвует в процессе минерализации ОВ. Исходя из баланса азота и фосфора и с учётом различия в составе гидробионтов, можно рассчитать дополнительные потоки со стороны зоопланктона с учетом неусвоенной пищи (18):

$$\begin{aligned} GN &= (1-K_2) K_1 [G_1/CN_1 + G_2/CN_2 + G_y/CN_{y1}] + K_1 K_2 (G_1/CN_1 + G_2/CN_2 + G_y/CN_{y1} - \\ &(G_1 + G_2 + G_{y1})/CN_z) + (1-K_1) [G_1/CN_1 + G_2/CN_2 - (G_1 + G_2)/CN_{y1}], \\ GP &= (1-K_2) K_1 [G_1/CP_1 + G_2/CP_2 + G_y/CP_{y1}] + K_1 K_2 (G_1/CP_1 + G_2/CP_2 + G_y/CP_{y1} - \\ &(G_1 + G_2 + G_{y1})/CP_z) + (1-K_1) [G_1/CP_1 + G_2/CP_2 - (G_1 + G_2)/CP_{y1}]. \end{aligned} \quad (18)$$

Коэффициенты связи (сопряжения) между потоками углерода, азота, фосфора C/N/P для фитопланктона (CN_1, CP_1, CN_2, CP_2), зоопланктона (CN_z, CP_z), различных компартментов органического вещества ($CN_{y1}, CP_{y1}, CN_{y2}, CP_{y2}, CN_{y3}, CN_{y4}, CP_{y3}, CP_{y4}, CN_B, CP_B$) задаются различными, но постоянными (18).

Окончательный выбор параметризации процессов и величин параметров будет сделан на этапе верификации (экспериментальной проверки) модели.

Входными данными для модели являются:

- результаты расчета гидрологического модуля (водообмен между районами, температура водных масс $T(t)$, ледовитость);
- величины растворенного и взвешенного аллохтонного органического вещества и основных биогенных элементов, поступающими в Баренцево море с реками, осадками и морскими течениями;
- величина солнечной радиации (ФАР) $I_0(t)$.

Работа выполнена в рамках ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2014-2020 годы», проекта «Разработка методов экосистемного мониторинга заливов и шельфа Баренцева моря и высокоширотной Арктики, сценарного моделирования аварийных ситуаций при транспортировке нефтепродуктов и радиоактивных отходов и экспериментальных технологий их защиты от загрязнения в условиях морского перигляциала» (Уникальный идентификатор прикладных научных исследований (проекта) RFMEFI61616X0073, Соглашение № 14.616.21.0073 от 28.07.2016г.)

Литература

1. Berdnikov S.V. A mathematical model of the marine food web and its use in simulation of the biological invasion into Black and Azov Seas/ S.V. Berdnikov, V.V. Selyutin, V.V. Vasilchenko, J.F. Caddy // Environmental mathematical modeling and numerical analysis. – Rostov-on-Don, 1999. – P.11.
2. Интегрированная математическая модель большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей – инструмент для оценки природных рисков и эффективного использования биологических ресурсов/ С.В. Бердников [и др.] // Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений. - СПб: Реноме, 2014. - С. 345–365.
3. Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море / под ред. Ю. Н. Сергеева-Л.: Изд-воЛГУ, 1979. - 292 с.