УДК 517.925:579

А. И. Абакумов

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН
ул. Радио, 5, Владивосток, 690041, Россия
E-mail: abakumov@iacp.dvo.ru

УСТОЙЧИВОСТЬ В МОДЕЛЯХ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА *

Биологическая продуктивность водных экосистем в большой степени определяется продукцией фитопланктона, составляющего основу жизнедеятельности в водоеме. Дистанционные методы зондирования океана позволяют получать оценки содержания хлорофилла и минеральных веществ в поверхностном слое. На базе этих данных могут проводиться расчеты в математических моделях динамики численности основных видов фитопланктона с целью оценки продукционных характеристик. В работе представлены точечные модели динамики биомасс основных видов фитопланктона. Подобные математические модели используются также в описании динамики микробных культур в лабораторных экспериментах. Исследованы качественные свойства решений на структурном уровне.

Ключевые слова: математическая модель, фитопланктон, равновесие, устойчивость.

Введение

Оценка биологической продуктивности экологических систем имеет большое значение для изучения состояния природной среды и возможностей рационального природопользования. Для водных экосистем биологическая продуктивность может быть оценена на основе продуктивности фитопланктона [1]. Продуктивность фитопланктона в значительной мере определяется процессом потребления минеральных веществ при строительстве растительного организма в ходе фотосинтеза [2]. При изучении состояния и функционирования фитопланктона важную роль в настоящее время играют данные дистанционных методов зондирования поверхности морей и океанов. В частности, искусственные спутники Земли позволяют получить данные о содержании минеральных веществ и хлорофилла в поверхностном слое. Данные о хлорофилле (в первую очередь хлорофилле «а») дают возможность оценить содержание фитопланктона и дать грубую оценку первичной продукции [3]. Данные о минеральных веществах (на основе азота, фосфора, кремния и других химических элементов), составляющих материальную основу для построения растительных организмов в процессе фотосинтеза, позволяют оценить характеристики продукционных процессов фитопланктона [4]. На этом этапе полезны математические модели динамики численностей (биомасс) основных видов фитопланктонного сообщества [2].

Подобные математические модели используются также в описании динамики микробных культур в лабораторных экспериментах [4; 5]. В этой статье представлены группы моделей динамики биомасс сообществ микроорганизмов. Модели основаны на системах дифференциальных уравнений. Исследованы качественные свойства решений на структурном уровне (использованы свойства знак-устойчивости матриц).

* Работа поддержана грантом РФФИ, проект № 11-01-98517-р_восток_а, грантом ДВО РАН по программе «Интеллектуальные информационные технологии, математическое моделирование, системный анализ и автоматизация» фундаментальных исследований Президиума РАН, проект № 09-I-П2-02, и другими грантами ДВО РАН.

© А. И. Абакумов, 2012

Модели функционирования фитопланктонных сообществ

Модели описывают динамику преобразования веществ при фотосинтезе и построении растительного организма. Рассматриваются модели замкнутых и открытых по веществу систем. Для краткости сами модели будем называть замкнутыми или открытыми соответственно.

При описании микробиологических культур применяются открытые модели, берущие начало из описания хемостата [5]. Это модели проточных культур, когда в систему с некоторой скоростью попадают питательные вещества и содержимое выбывает из системы, чаще всего, с той же скоростью. Такие же модели применяются для описания функционирования фитопланктона в предположении, что в изучаемой среде выполняются условия протока. В иных природных ситуациях могут быть пригодны другие модели, в том числе частично или полностью замкнутые по веществу. В работе сравниваются открытые и замкнутые модели.

В моделях выделены биологические виды фитопланктона и группы минеральных питательных веществ. Фитопланктон представлен m видами, их содержание в среде обозначено y_i для вида i. Минеральное питание растительных организмов разбивается на n групп сходных веществ (на основе азота, фосфора, кремния и т. п.). Предполагается, что рассматриваемых моделях питательные вещества не взаимозаменяемы. Содержание веществ группы j в среде обозначается z_j. Рост биомассы клеток вида i происходит с удельной скоростью $\mu_i(z)$ в зависимости от содержания z биогенов во внешней среде. Под y понимается вектор с компонентами y_i, а под z – вектор с компонентами z_j. Одна из моделей сообщества в хемостате имеет вид [5]

$$\begin{cases} \dfrac{dy_i}{dt} = \left(\mu_i(z) - D\right) y_i \\ \dfrac{dz_j}{dt} = D\left(z_{j0} - z_j\right) - \sum\limits_{i=1}^{m} \nu_{ij}\left(z_j\right) y_i \end{cases} \tag{1}$$

для $i = 1, ..., m$; $j = 1, ..., n$, где D – скорость протока вещества в системе; z_0 – содержание минеральных питательных веществ во входящем потоке; $\nu_{ij}\left(z_j\right)$ – удельные скорости поглощения вещества группы j организмами вида i.

Сравним свойства решений в модели (1) с замкнутой моделью. Эта модель описывает динамику биомасс основных групп фитопланктона, минеральных веществ и отмершей органики. Сначала рассмотрим модель без различения минеральных веществ по группам, эти вещества и отмершая органика представлены одной группой каждая. Блок отмершей органики с массой s введен для описания замкнутого цикла преобразования веществ. Функция $r(s)$ описывает скорость преобразования органики в минеральные соединения при бактериальном разложении. Удельные скорости элиминации микроорганизмов задаются функциями $e_i(y_i)$ их содержания в среде. Элиминация включает процессы естественной смертности, внутривидовой конкуренции и изъятия особей из системы по иным причинам. Но вместе с тем принято предположение, что отмершая органика остается внутри системы (замкнутость по веществу). Остальные обозначения соответствуют предыдущей модели, опущены индексы там, где они не нужны. Тогда замкнутая модель приобретает вид системы дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dfrac{dy_i}{dt} = \mu_i(z) y_i - e_i(y_i) y_i \\ \dfrac{dz}{dt} = r(s) - \sum\limits_{i=1}^{m} \mu_i(z) y_i \\ \dfrac{ds}{dt} = \sum\limits_{i=1}^{m} e_i(y_i) y_i - r(s) \end{cases} \tag{2}$$

для $i = 1, ..., m$.

В сравнении с этими двумя моделями опишем модели, учитывающие состояние организмов с точки зрения возможностей их жизнедеятельности.

Учет внутреннего состояния

Для живого организма та или иная стратегия деятельности определяется не только окружающей средой, но и его состоянием. Внутреннее состояние организма можно характеризовать по-разному. В нашем случае как индикатор предлагается использовать внутриклеточное содержание питательных веществ на основе минеральных соединений во внешней среде.

Следующие две модели учитывают внутриклеточное содержание веществ, от которого зависит поведение растительных организмов. Такое представление ведется от моделирования физико-химических процессов в клетке [6; 7]. Один из конкретных вариантов такой модели предложен в монографии [8]. Начнем с ее обобщения.

Содержание питательных веществ группы j в клетке вида i обозначим q_{ij}. Эту величину называют клеточной квотой. Содержание минеральных веществ в среде обозначается z_j, а органических соединений той же группы – s_j. Скорость роста отдельного вида определяется на основе принципа Либиха – она ограничена скоростью роста наименее производительного минерального вещества [9]:

$$\mu_i\left(q_i\right)=\min_{j=1,\dots,n}\mu_{ij}\left(q_{ij}\right). \tag{3}$$

Потребление питательных веществ микроорганизмами осуществляется с удельной скоростью $\nu_{ij}\left(z_j,q_{ij}\right)$, а рост растительной биомассы происходит с удельной скоростью $\mu_{ij}\left(q_{ij}\right)$ в зависимости от вектора $z=\left(z_j\right)_{j=1}^{n}$ содержания минеральных веществ во внешней среде и матрицы $q=\left(q_{ij}\right)_{i,j=1}^{m,n}$ содержания питательных веществ в клетках растений. Открытая модель динамики масс системы имеет вид [8]

$$\begin{cases}\dfrac{dy_i}{dt}=\left(\mu_i\left(q_i\right)-D\right)y_i\\ \dfrac{dz_j}{dt}=D\left(z_{j0}-z_j\right)-\sum\limits_{i=1}^{m}v_{ij}\left(z_j,q_{ij}\right)y_i\\ \dfrac{dq_{ij}}{dt}=v_{ij}\left(z_j,q_{ij}\right)-\mu_i\left(q_i\right)\cdot q_{ij}\end{cases} \tag{4}$$

для $i=1,\dots,m;\ j=1,\dots,n.$ Под q_i понимается вектор $q_i=\left(q_{ij}\right)_{j=1}^{n}$, функция $\mu_i\left(q_i\right)$ вычисляется по формуле (3).

Модель (4) с указанной конкретизацией используется для анализа структуры фитопланктонных сообществ в северной части Черного моря [10]. Замкнутая модель при учете внутреннего состояния растительных организмов приобретает вид

$$\begin{cases}\dfrac{dy_i}{dt}=\mu_i\left(q_i\right)y_i-e_i\left(y_i\right)y_i\\ \dfrac{dz_j}{dt}=r_j\left(s_j\right)-\sum\limits_{i=1}^{m}v_{ij}\left(z_j,q_{ij}\right)y_i\\ \dfrac{ds_j}{dt}=\sum\limits_{i=1}^{m}e_i\left(y_i\right)q_{ij}y_i-r_j\left(s_j\right)\\ \dfrac{dq_{ij}}{dt}=v_{ij}\left(z_j,q_{ij}\right)-\mu_i\left(q_i\right)\cdot q_{ij}\end{cases} \tag{5}$$

для $i=1,\dots,m;\ j=1,\dots,n.$

Конкретизация функций модели может быть осуществлена на основе формулы М. Друпа [6] для удельной скорости роста фитоорганизмов $\mu_{ij}(q)=\mu_{ij}^{(0)}\left(1-\frac{\underline{q}_{ij}}{q_{ij}}\right)$. Через $\underline{q}_{ij}$ и $\overline{q}_{ij}$ обозначены нижние и верхние границы для внутриклеточных концентраций питательных веществ. Удельные скорости минерального питания в зависимости от содержания веществ во внешней среде определяются формулой

$$\nu_{ij}\left(z_i,q_{ij}\right)=\overline{\nu}_{ij}\left(q_{ij}\right)\frac{z_j}{k_{ij}+z_j}$$

(зависимость Дж. Моно [7]), где функция $\overline{\nu}_{ij}\left(q_{ij}\right)$ имеет предложенный С. Йоргенсеном [11] вид

$$\overline{\nu}_{ij}\left(q_{ij}\right)=\nu_{ij}^{(0)}\frac{\overline{q}_{ij}-q_{ij}}{\overline{q}_{ij}-\underline{q}_{ij}}.$$

Функция $\mu_i\left(q_i\right)$ определяется по принципу «узкого места» Либиха формулой (3).

Как видно из приведенных формул, открытые модели согласуются с замкнутыми общими зависимостями, что позволяет провести сравнение свойств решений в этих моделях.

Качественное исследование моделей

Свойства решений в модели (1) подробно исследованы в монографии [5]. В наибольшей степени речь идет о равновесных решениях, когда входящие и исходящие потоки в системе уравновешены так, что состояние системы обладает свойствами стационарности. Такие решения мы будем называть равновесными, считая, что это название хорошо отражает содержательную суть процессов в моделируемой системе. Результаты исследования [5] говорят о том, что в модели (1) имеется конечное число равновесных неотрицательных решений, причем число видов планктона с положительными биомассами не превышает число m групп минеральных веществ (лимитирующих факторов). Это известный принцип Г. Ф. Гаузе [5]. Устойчивость этих равновесных решений в общем случае в этой работе не исследована. Ниже мы доказали теорему для замкнутой модели (2). В ней применен способ доказательства локальной устойчивости равновесных решений с помощью знак-устойчивости матриц. Можно убедиться, что он годится и для модели (1), так что при достаточно общих условиях (аналогично теореме ниже) равновесия в модели (1) локально устойчивы.

Для понимания свойств замкнутой модели (2) в сравнении с открытой моделью (1) исследуем вопросы существования и устойчивости равновесных решений. Модель (2) замкнута по веществу: количество биогенных веществ каждой группы не меняется в процессе функционирования системы. Это условие налагает дополнительные связи на правые части систем дифференциальных уравнений. Получаются множества равновесных решений. Результаты для моделей (1), (2), (4), (5) получены исходя из следующего предположения:

(*) все функции в уравнениях моделей (1), (2), (4), (5) определены и непрерывно дифференцируемы на множествах неотрицательных значений своих аргументов; решение задачи Коши существует для $t\in\left[0,+\infty\right)$ при любых положительных начальных условиях.

Это предположение, как правило, выполняется в моделях динамики биомасс растительных микроорганизмов.

Теорема. Пусть функции μ_i,e_i,r в модели (2) строго возрастают на множествах неотрицательных значений своих аргументов. Тогда модель (2) имеет непустое множество положительных равновесных локально устойчивых решений, определяемых системой

$$\begin{cases} z+\sum_{i=1}^{m} y_i + s = c \\ \mu_i(z) - e_i(y_i) = 0 \\ \sum_{i=1}^{m} e_i(y_i) y_i - r(s) = 0 \end{cases}, \qquad (6)$$

координаты равновесий являются функциями положительного параметра *c*. Если начальное состояние системы близко к локально устойчивому равновесию и они имеют общее значение параметра *c*, то решение асимптотически притягивается к этому равновесию.

Доказательство

1. Положительные равновесные решения. Равновесные решения определяются из системы функциональных уравнений

$$\begin{cases} \mu_i(z) y_i - e_i(y_i) y_i = 0 \\ r(s) - \sum_{i=1}^{m} \mu_i(z) y_i = 0 \\ \sum_{i=1}^{m} e_i(y_i) y_i - r(s) = 0 \end{cases}, \qquad (7)$$

полученных приравниванием нулю правых частей системы уравнений (2). В силу замкнутости по веществу модели вдоль решений системы (2) справедливо соотношение $z+\sum_{i=1}^{m} y_i + s = c$ при некоторой константе *c*, определяемой начальными условиями. В системе уравнений (7) можно заменить уравнение $r(s) - \sum_{i=1}^{m} \mu_i(z) y_i = 0$ на уравнение $z+\sum_{i=1}^{m} y_i + s = c$ с сохранением множества решений неизменным. Из свойств монотонности функций системы уравнений (6) следует, что для всякой положительной константы *c* определяется единственное решение этой системы, и оно будет равновесным. И обратно, каждое положительное равновесное решение в системе уравнений (2) является решением системы уравнений (6) при некоторой положительной константе *c*.

2. Устойчивость положительных равновесий. Строим матрицу Якоби в точке равновесия для отображения, определяемого правыми частями системы дифференциальных уравнений (2). По теореме об устойчивости по линейным приближениям [12] достаточным условием устойчивости этого равновесия является устойчивость матрицы Якоби, т. е. отрицательность действительных частей всех ее собственных чисел. Поскольку мы имеем множество равновесий, то прямая проверка отрицательности действительных частей собственных чисел в зависимости от равновесия затруднительна. Поэтому мы используем методы структурной устойчивости. В данном случае применяем необходимое и достаточное условие знак-устойчивости матрицы Якоби [13]. Матрица *знак-устойчива*, если устойчивы все знак-эквивалентные ей матрицы. *Знак-эквивалентные* матрицы – это такие матрицы одинаковой размерности, у которых элементы, стоящие на одинаковых местах, имеют одинаковые знаки или оба равны нулю. Очевидно, что знак-устойчивость квадратной матрицы является достаточным условием ее устойчивости.

Необходимые и достаточные условия знак-устойчивости квадратной матрицы $A = (a_{ij})_{i,j=1}^{n}$ имеют следующий вид [13]:

1) $a_{ij} a_{ji} \le 0$ для всех $i \ne j$;

2) для любой последовательности $m \ge 3$ различных индексов $i_1, i_2, \ldots, i_m$ произведение $a_{i_1 i_2} \cdot a_{i_2 i_3} \cdot \ldots \cdot a_{i_m i_1} = 0$;

3) $a_{ii} \le 0$ для всех *i*, причем $a_{i_0 i_0} < 0$ для некоторого i_0;

4) существует ненулевой член в разложении $\det A$;

5) все подматрицы хищничества нарушают цветовой тест.

Подматрицами хищничества называются такие максимальные неразложимые подматрицы $B=(a_{kl})$, что если $a_{kl}\neq 0$, то $a_{lk}\neq 0$ и $a_{kl}\cdot a_{lk}<0$. Соответствующий этой подматрице неориентированный граф хищничества представляет собой максимальный связный подграф графа исходной матрицы A, вершины которого связаны ребром $i-j$ тогда и только тогда, когда $a_{ij}\cdot a_{ji}<0$. Цветовой тест содержит условие маркировки вершин знак-ориентированного графа двумя цветами (например, черным и белым) так, что:

а) все вершины с самолимитированием – черные;

б) найдется хотя бы одна белая вершина;

в) каждая белая вершина соединена, по крайней мере, с одной другой белой вершиной;

г) каждая черная вершина, соединенная с белой, соединена еще хотя бы с одной белой вершиной.

Для системы (2) знаковая структура матрицы линеаризации правых частей системы уравнений (2) имеет вид

$$\left(\begin{array}{c|cccccc|c|c}
 & y_1 & y_2 & \dots & y_i & \dots & y_m & z & s \\
\hline
y_1 & - & 0 & \dots & 0 & \dots & 0 & + & 0 \\
y_2 & 0 & - & \dots & 0 & \dots & 0 & + & 0 \\
. & . & . & . & . & . & . & . & . \\
y_i & 0 & 0 & \dots & - & \dots & 0 & + & 0 \\
. & . & . & . & . & . & . & . & . \\
y_m & 0 & 0 & \dots & 0 & \dots & - & + & 0 \\
\hline
z & - & - & \dots & - & \dots & - & - & + \\
\hline
s & + & + & \dots & + & \dots & + & 0 & -
\end{array}\right).$$

Необходимые и достаточные условия знак-устойчивости выполняются. ■

Замечание 1. Применение аналогичной процедуры исследования устойчивости к равновесиям в модели (1) дает достаточное условие в виде $\forall i\ \mu_i(z^*)\leq D$, где z^* – вектор равновесного содержания минеральных веществ в среде.

Замечание 2. Множество положительных равновесий в модели (2) континуально и представляет собой однопараметрическое многообразие. Равновесие, к которому асимптотически стремится решение, зависит от начальных условий. В модели же (1) множество неотрицательных равновесий конечно, каждое из них имеет свое множество начальных состояний, из которых решение асимптотически притягивается к данному равновесию.

Равновесия в проточной модели (4) устроены аналогично модели (1). Пусть функции μ_{ij},ν_{ij} определены на множествах неотрицательных значений своих аргументов. Пусть, кроме того, функции μ_{ij} строго возрастают по своим аргументам, а функции ν_{ij} строго возрастают по z_j и строго убывают по q_{ij}.

Тогда модель (4) имеет конечное число изолированных устойчивых неотрицательных равновесий.

Укажем алгоритмический способ поиска этих равновесий. Равновесные решения в модели (4) удовлетворяют системе уравнений

$$\begin{cases}
\left(\mu_i(q_i)-D\right)y_i=0 \\
D\left(z_{j0}-z_j\right)-\sum\limits_{i=1}^{m}v_{ij}\left(z_j,q_{ij}\right)y_i=0 \\
v_{ij}\left(z_j,q_{ij}\right)-\mu_i(q_i)\cdot q_{ij}=0
\end{cases}$$

для $i=1,\dots,m;\ j=1,\dots,n.$

Равновесное решение модели (4) обозначим $\left(y^*, z^*, q^*\right)$. Из уравнений

$$\nu_{ij}\left(z_j, q_{ij}\right) - \mu_i\left(q_i\right)\cdot q_{ij} = 0$$

однозначно определяются функции $q_{ij} = \tilde{q}_{ij}\left(z_j\right)$ для тех i, для которых в равновесии $y_i^* > 0$. Определим функции $\tilde{\mu}_{ij}\left(z_j\right) = \mu_{ij}\left(\tilde{q}_{ij}\left(z_j\right)\right)$ и матрицу $\overline{Z} = \left(\overline{z}_{ij}\right)_{i,j=1}^{m,n}$, где $\overline{z}_{ij} = \tilde{\mu}_{ij}^{-1}(D)$. Обозначим $M_j = \sum_{i=1}^{m} q_{ij} y_i + z_j$.

Утверждение 1. Пусть функции μ_{ij} в модели (4) строго возрастают по своим аргументам, а функции ν_{ij} строго возрастают по z_j и строго убывают по q_{ij}.

Тогда неотрицательное равновесное решение в модели (4) удовлетворяет следующим условиям.

1. Общая масса M_j вещества j в равновесии удовлетворяет уравнению $M_j^* = z_{j0}$. Уравнения для поиска равновесия представляются в виде

$$\begin{cases} \mu_i\left(q_i\right) y_i = D y_i \\ \sum_{i=1}^{m} q_{ij} y_i + z_j = z_{j0} \\ \nu_{ij}\left(z_j, q_{ij}\right) = \mu_i\left(q_i\right)\cdot q_{ij} \end{cases} \tag{8}$$

для $i = 1, ..., m;\ j = 1, ..., n$.

2. В устойчивом равновесном решении модели (3) для любого i существует такое j, что выполняется неравенство $z_j^* \le \overline{z}_{ij}$.

3. Если в равновесии для некоторого i выполняется неравенство $y_i^* > 0$, то для всех j выполняются неравенства $z_j^* \ge \overline{z}_{ij}$ и существует j с условием $z_j^* = \overline{z}_{ij}$.

Доказательство

1. В силу системы уравнений (4) выполняется уравнение $\frac{dM_j}{dt} = D\left(z_{j0} - M_j\right)$. Отсюда следует первое утверждение леммы и дополнительная полезная формула

$$M_j(t) = z_{j0} - \left(z_{j0} - M_j(0)\right)e^{-Dt}.$$

Уравнением $M_j = z_{j0}$ заменена вторая группа уравнений в системе равенства нулю правых частей системы уравнений (4), при этом новая система (8) остается эквивалентной первоначальной.

2. Если существует такое i, что для всякого j $z_j^* > \overline{z}_{ij}$, то выполняется неравенство $\mu_i\left(q_i^*\right) > D$, из которого следует $y_i^* = 0$. Тогда матрица Якоби для правых частей системы уравнений (4) в равновесии получает положительное собственное число. Это означает локальную неустойчивость равновесия.

3. Если существует j с условием $z_j^* < \overline{z}_{ij}$, то выполняется неравенство $\mu_i\left(q_i^*\right) < D$ и из условий равновесности следует $y_i^* = 0$. Аналогично при отсутствии j с условием $z_j^* = \overline{z}_{ij}$. ■

На основе леммы с помощью матрицы $\overline{Z}$ можно построить тот или иной алгоритм поиска устойчивых неотрицательных равновесных решений.

Для замкнутой модели (5) мы можем найти множество равновесий, а исследование устойчивости с помощью знак-устойчивости матрицы линеаризации дает результат в ряде частных

случаев, которые мы здесь не будем рассматривать подробно. Хотя в расчетах применительно к реальным ситуациям всегда реализуется асимптотическая устойчивость.

Утверждение 2. Пусть функции μ_{ij}, e_i, r_i в модели (5) строго возрастают по своим аргументам, а функции ν_{ij} строго возрастают по z_j и строго убывают по q_{ij}.

Тогда модель (5) имеет непустое множество положительных равновесных решений, определяемых системой

$$\begin{cases} z_j + \sum_{i=1}^{m} q_{ij} y_i + s_j = c_j \\ \mu_i(q_i) - e_i(y) = 0 \\ \sum_{i=1}^{m} e_i(y) q_{ij} y_i - r_j(s_j) = 0 \\ v_{ij}(z_j, q_{ij}) - \mu_i(q_i) \cdot q_{ij} = 0 \end{cases}, \tag{9}$$

координаты равновесий являются функциями вектора положительных параметров $c = (c_1, ..., c_n)$.

Доказательство

Положительные равновесные решения определяются из системы функциональных уравнений

$$\begin{cases} \mu_i(q_i) y_i - e_i(y_i) y_i = 0 \\ r_j(s_j) - \sum_{i=1}^{m} v_{ij}(z_j, q_{ij}) y_i = 0 \\ \sum_{i=1}^{m} e_i(y_i) q_{ij} y_i - r_j(s_j) = 0 \\ v_{ij}(z_j, q_{ij}) - \mu_i(q_i) \cdot q_{ij} = 0 \end{cases}, \tag{10}$$

полученных приравниванием нулю правых частей системы уравнений (5). В силу замкнутости модели вдоль решений системы (5) справедливы соотношения

$$z_j + \sum_{i=1}^{m} q_{ij} y_i + s_j = c_j \tag{11}$$

при некоторых константах c_j, определяемых начальными условиями. Систему уравнений (8) получаем заменой в системе уравнений (10) второй группы уравнений на уравнения (11) при всех j с сохранением эквивалентности системе (10). Из свойств монотонности функций системы уравнений (9) следует, что для всякого вектора положительных констант $c = (c_1, ..., c_n)$ определяется единственное решение этой системы, и оно будет равновесным. И, обратно, каждое положительное равновесное решение в системе уравнений (5) является решением системы уравнений (9) при некотором положительном векторе констант c. ■

Заключение

В рамках многомодельного подхода к изучению природных биосистем [14; 15] предложены четыре варианта описания динамики биомасс фитопланктонного сообщества в водной экосистеме: рассмотрены замкнутые и открытые модели, модели с учетом и без учета внутреннего состояния организмов. Свойства решений в этих классах моделей существенно различаются. В замкнутых моделях имеется континуальное множество положительных равновесных решений, в открытых моделях для проточных систем присутствует конечное множество изолированных неотрицательных равновесных решений. В моделях без учета внутриклеточного содержания вещества удается доказать устойчивость равновесных решений, в том числе и с использованием признаков структурной устойчивости (знак-устойчивости). В моделях с учетом внутриклеточного содержания питательных веществ это

можно сделать при некоторых ограничениях, хотя на основе вычислительных экспериментов остается представление о справедливости свойств устойчивости и для этой группы моделей в целом.

Список литературы

1. *Йоргенсен С. Е.* Управление озерными системами. М.: Агропромиздат, 1985. 160 с.

2. *Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 301 с.

3. *Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Гагарин В. И., Дъяконов В. Ю., Лебедева Л. П., Незлин Н. П.* Оценка продуктивности, скорости обмена, трофодинамики, а также запасов планктонных организмов в разнопродуктивных районах океана на основании спутниковых и экспедиционных наблюдений // Информационный бюллетень РФФИ. 1997. Т. 5, № 4. С. 278.

4. *Адамович В. В., Рогозин Д. Ю., Дегерменджи А. Г.* Поиск критерия регулирования в непрерывной культуре микроорганизмов // Микробиология. 2005. Т. 74, № 1. С. 5–16.

5. *Абросов Н. С., Боголюбов А. Г.* Экологические генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 333 с.

6. *Droop M. R.* The Nutrient Status of Algal Cells in Continuous Culture // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1974. Vol. 54. P. 825–855.

7. *Monod J.* The Growth of Bacterial Cultures // Ann. Rev. Microbiology. 1949. Vol. 111. No. 2. P. 371–394.

8. *Силкин В. А., Хайлов К. М.* Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука, 1988. 230 с.

9. *Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г.* Физическое и математическое моделирование экосистем. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 366 с.

10. *Паутова Л. А., Микаэлян А. С., Силкин В. А.* Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002–2005 гг. // Океанология. 2007. Т. 47, № 3. С. 408–417.

11. *Jørgensen S. E.* A Eutrophication Model for a Lake // J. Ecol. Modelling. 1976. Vol. 2. P. 147–165.

12. *Гантмахер Ф. Р.* Теория матриц. М.: Наука, 1988. 576 с.

13. *Логофет Д. О., Ульянов Н. Б.* Необходимые и достаточные условия знак-устойчивости матриц // Докл. АН СССР. 1982. Т. 264, № 3. С. 542–546.

14. *Абакумов А. И., Гиричева Е. Е.* Многомодельный подход к исследованию водных экосистем // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1 (7). С. 1399–1402.

15. *Абакумов А. И., Пак С. Я.* Динамика численности фитопланктона в зависимости от минерального питания (математические модели) // Информатика и системы управления. 2010. № 3 (25). С. 10–19.

Материал поступил в редколлегию 06.07.2011

A. I. Abakumov

STABILITY IN MODELS OF A VITAL ACTIVITY OF THE PHYTOPLANKTON

A production of the phytoplankton composes a basis of a biological productivity of aquatic ecosystems. The phytoplankton is a basis of vitality for an aquatic basin. Methods of remote ocean sounding provide estimates of the chlorophyll and mineral substances abundance. Calculation in mathematical models of dynamics of abundance of the basic species of a phytoplankton can be made on the basis of this data for estimates of productivity. Models of dynamics of biomasses of the basic species of a phytoplankton are presented in this article. Similar mathematical models for microbiological communities are used for description of the dynamics of cultures in laboratory experiments. Qualitative properties of solutions at structural level are investigated.

Keywords: mathematical model, phytoplankton, equilibrium, stability.