

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5

ΒΙΟΓΕΩΧΗΜΙΚΑ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΑ ΟΜΟΙΩΜΑΤΑ

Όπως προέκυψε από το προηγούμενο κεφάλαιο, ο βασικός κανόνας που ισχύει στα μαθηματικά ομοιώματα αυτού του τύπου είναι η διατήρηση της μάζας, ο οποίος εκφράζεται ως:

$$\frac{d}{dt}M = sources - \sin ks \quad (1)$$

Αν θεωρήσουμε ως C_n τη συγκέντρωση μίας παραμέτρου n σε μία περιοχή όγκου V , τότε η συνολική μάζα M στη περιοχή είναι:

$$M = \sum_n C_n V$$

και άρα

$$V \frac{d}{dt} C_n = sources_n - \sin ks_n \pm transfers_n \quad (2)$$

Παραδείγματα προσθήκης και απώλειας θρεπτικών αλάτων είναι η μεταφορά φορτίου θρεπτικών από ένα ποταμό ή τον ενταφιασμό θρεπτικών από τη στήλη νερού στο ίζημα. Ο όρος μεταφοράς αναφέρεται στους μετασχηματισμούς που η παράμετρος n υφίσταται προς μία άλλη παράμετρο $n+1$ ή $n-1$, και αντίστροφα. Ο μετασχηματισμός οφείλεται σε βιολογικές διεργασίες όπως η πρόσληψη θρεπτικών αλάτων κατά τη φωτοσύνθεση ή τη μικροβιακή μετατροπή κατά τη μεταφορά θρεπτικών στο ίζημα. Το βασικό πρόβλημα σε αυτού του τύπου τα ομοιώματα είναι ο προσδιορισμός της κατάλληλης συνάρτησης που περιγράφει αυτού του τύπου τους μετασχηματισμούς. Διεργασίες όπως η πρωτογενής παραγωγή και η μεταφορά θρεπτικών στο ίζημα είναι σύνθετες και η μαθηματική περιγραφή τους μπορεί να προκαλέσει σημαντικές απλοποιήσεις.

Ξεκινάμε με ένα απλό παράδειγμα όπου οι διεργασίες μετασχηματισμού χαρακτηρίζονται από μία πρώτης τάξης χημική αντίδραση, όπου μία παράμετρος S μετασχηματίζεται σε μία άλλη παράμετρο P με σταθερό ρυθμό k . Αρχικά, τη χρονική στιγμή $t = 0$ υπάρχει μόνο η παράμετρος $S = S_0$ στο σύστημα ενώ $P_0 = 0$. Θεωρώντας ότι η παράμετρος S μειώνεται με το χρόνο με τον ίδιο ρυθμό που η παράμετρος P αυξάνει, έχουμε τις εξισώσεις:

$$\frac{d}{dt}S = -kS, \quad \frac{d}{dt}P = kS \quad (3)$$

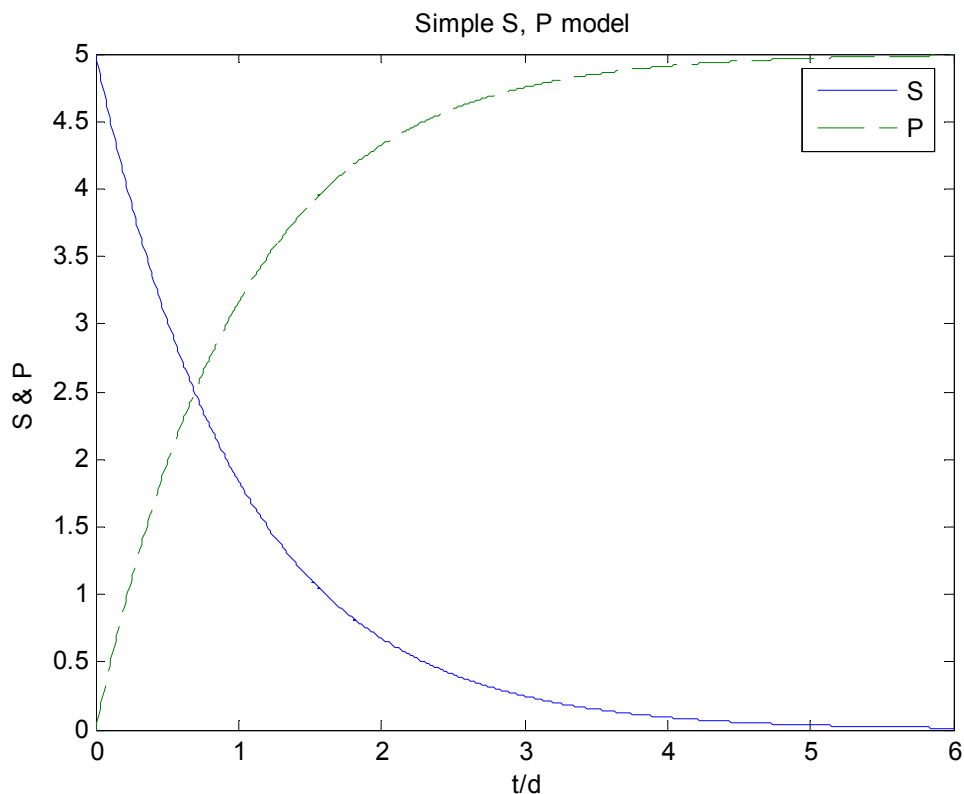
Προσθέτοντας τες έχουμε

$$\frac{d}{dt}(S + P) = 0$$

η οποία εκφράζει τη διατήρηση της μάζας του συστήματος.

Η ολοκλήρωση των παραπάνω εξισώσεων δίνει:

$$S = S_0 e^{-kt} \quad P = S_0 (1 - e^{-kt}) \quad (4)$$



Η εφαρμογή του ομοιώματος με αρχική συγκέντρωση της παραμέτρου $S_0 = 5 \text{ mmol/m}^3$, $P_0 = 0$, $k = 1/d$, δίνει τα αποτελέσματα του παραπάνω διαγράμματος.

Μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε μια τέτοια προσέγγιση για να προσομοιώσουμε την ανάπτυξη φυτοπλαγκτού σε ένα παράκτιο οικοσύστημα? Εκτός από το φως, είναι γνωστό ότι η πρωτογενής παραγωγή εξαρτάται από τη παρουσία θρεπτικών αλάτων. Θεωρώντας τη παράμετρο N (θρεπτικό άλας) και P (φυτοπλαγκτόν) εφαρμόζουμε το παραπάνω ομοίωμα. Ωστόσο, θα πρέπει να λάβουμε υπόψη μας ότι για την εκκίνηση της πρωτογενούς παραγωγής απαιτείται η παρουσία κάποιων ατόμων πλαγκτού τα οποία στη συνέχεια πολλαπλασιάζονται.

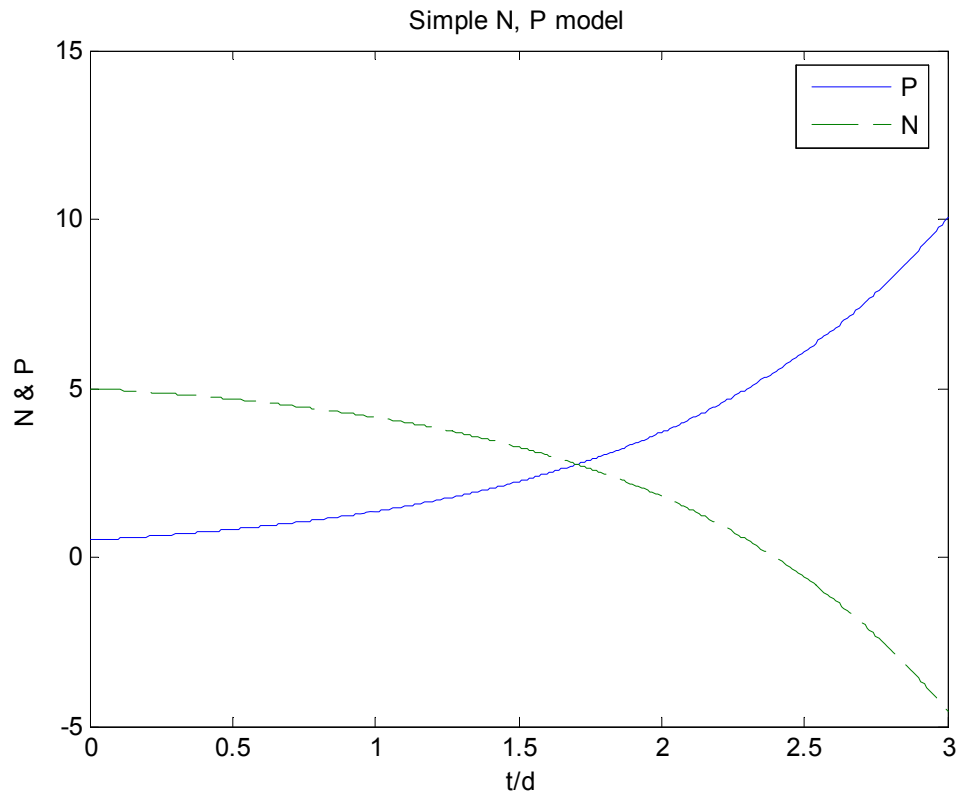
Άρα το ομοίωμα:

$$\frac{d}{dt}P = kP, \quad \frac{d}{dt}N = -kP \quad (5)$$

με αρχικές συνθήκες $P(0) = P_0$ και $N(0) = N_0$, οι λύσεις είναι:

$$P = P_0 e^{kt} \quad N = N_0 + P_0(1 - e^{kt})$$

Τα αποτελέσματα δίνονται στο παρακάτω σχήμα ($N_0 = 5 \text{ mmol/m}^3$, $P_0 = 0.5 \text{ mmol/m}^3$, $k = 1/d$) από το οποίο προκύπτει ότι μετά από κάποιο χρονικό διάστημα η συγκέντρωση θρεπτικών γίνεται αρνητική. Άρα το ομοίωμα είναι ασταθές.



Με σκοπό να υπερβούμε αυτό το πρόβλημα, θεωρούμε μια συγκέντρωση αναφοράς ίση με το N_0 και ένα ρυθμό μετατροπής k' ίσο με k προς τη συγκέντρωση αναφοράς. Το ομοίωμα γίνεται:

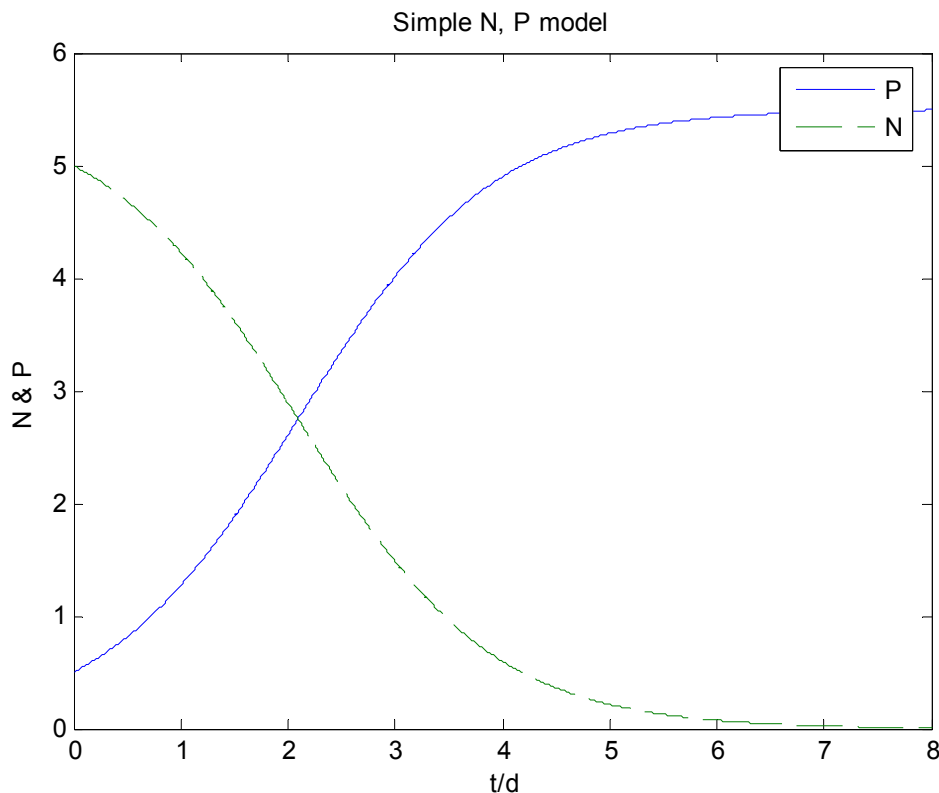
$$\frac{d}{dt}N = -k'NP, \quad \frac{d}{dt}P = k'NP \quad (6)$$

Τα αποτελέσματα είναι:

$$P = P_0 \frac{P_0 + N_0}{P_0 + N_0 \exp(-k'(N_0 + P_0)t)} \quad (7)$$

$$N = N_0 \frac{(P_0 + N_0) \exp(-k'(N_0 + P_0)t)}{P_0 + N_0 \exp(-k'(N_0 + P_0)t)}$$

Τα αποτελέσματα για αρχικές συνθήκες $N_0 = 5 \text{ mmol/m}^3$, $P_0 = 0.5 \text{ mmol/m}^3$, $k' = k/N_0 = 0.2/\text{d}/\text{mmol N/m}^3$ δίνονται στο παρακάτω σχήμα.



Το ομοίωμα αυτό είναι ευσταθές λόγω του όρου P δευτέρας τάξης. Ωστόσο, ένα ασθενές σημείο είναι η παραδοχή ότι ο ρυθμός ανάπτυξης πλαγκτού αυξάνει ακόμα και σε υψηλές συγκεντρώσεις θρεπτικών αλάτων.

Περιοριστικός παράγοντας φωτοσύνθεσης

Είναι γνωστό ότι οι ρυθμοί που ελέγχουν τη πρωτογενή παραγωγή δεν είναι σταθεροί αλλά εξαρτώνται από πλήθος παραγόντων όπως είναι το φως και τα θρεπτικά άλατα. Άρα ρυθμοί όπως το k των χημικών αντιδράσεων (3) δεν είναι σταθεροί αλλά χρήζουν νέας θεώρησης. Έτσι αναπτύχθηκε ο Κανόνας του Ελαχίστου (Law of the Minimum) που ορίζει ότι αν ένα από τα βασικά θρεπτικά άλατα περιοριστεί σημαντικά στο παράκτιο υδατικό σύστημα, τότε η ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού σταματά. Το δεύτερο σημαντικό γεγονός ήταν η ύπαρξη μίας σταθερής ποσοτικής αναλογίας μεταξύ του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ($C:N:P = 106:16:1$) στα ζωντανά κύτταρα φυτοπλαγκτού (λόγος Redfield). Αυτό σημαίνει ότι διαχειριστικά μπορούμε να επικεντρωθούμε σε μόνο το ένα από τα δύο βασικά θρεπτικά άλατα, δηλ. σε αυτό που περιορίζεται (εξαντλείται) πρώτο και άρα αποτελεί το περιοριστικό παράγοντα ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού. Επίσης, η γνώση της συγκέντρωσης του ενός θρεπτικού άλατος επιτρέπει τον υπολογισμό του άλλου άλατος.

Έστω N είναι η συγκέντρωση ενός θρεπτικού άλατος και P η συγκέντρωση φυτοπλαγκτού, τότε:

$$\frac{d}{dt}P = r_{\max} f(N)P \quad (8)$$

Όπου r_{\max} είναι ο μέγιστος ρυθμός ανάπτυξης πλαγκτού σε δεδομένες συνθήκες φωτός και θερμοκρασίας.

Μία εμπειρική σχέση για το $f(N)$ είναι:

$$f(N) = \frac{N}{k_N + N} \quad (9)$$

Όπου k_N είναι η σταθερά ημι-κορεσμού, π.χ., $f(N) = 0.5$.

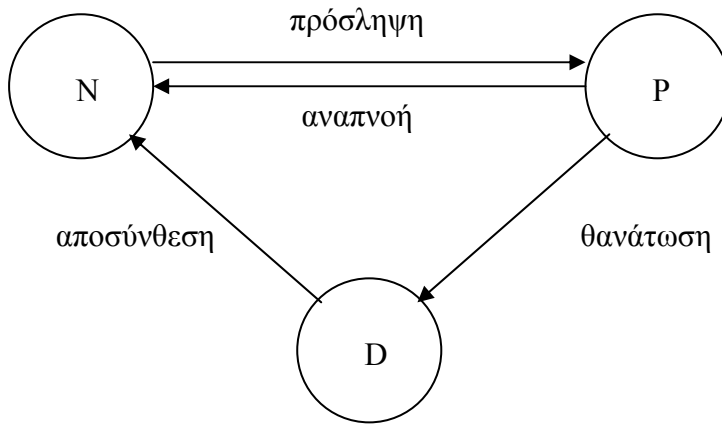
Οπότε οι σχέσεις (6) μετατρέπονται σε:

$$\frac{d}{dt}N = -r_{\max} \frac{N}{k_N + N}P, \quad \frac{d}{dt}P = r_{\max} \frac{N}{k_N + N}P \quad (10)$$

Τυπικές τιμές είναι $r_{\max} = 0.8 \text{ d}^{-1}$, $k_N = 2 \text{ mmol m}^{-3}$.

Ανακύκλωση Μάζας

Έως τώρα εξετάσαμε τη περίπτωση της πρόσληψης θρεπτικών αλάτων από το φυτοπλαγκτόν, κατά την οποία τα μοντέλα φθάνει σε κατάσταση ισορροπίας μόλις τα θρεπτικά καταναλωθούν πλήρως. Στο σημείο αυτό θα θεωρήσουμε την ανάστροφη διεργασία, δηλ. της μετατροπής πλαγκτού σε θρεπτικά μέσα από α) τη ταχεία έκλυση θρεπτικών κατά την αναπνοή και το μεταβολισμό του πλαγκτού, και β) την αργή αποσύνθεση νεκρών κυττάρων που ονομάζονται detritus (νεκρή οργανική ύλη). Το μοντέλο αυτό καλείται NPD γιατί περιλαμβάνει Nutrients – Plankton – Detritus. Θεωρούμε μόνο ένα θρεπτικό άλας ως το περιοριστικό παράγοντα ανάπτυξης πλαγκτού, π.χ., το άζωτο. Η πρωτογενής παραγωγή οφείλεται στην ηλιακή ακτινοβολία σε συνδυασμό με τη πρόσληψη των διαθέσιμων θρεπτικών αλάτων (N) από το πλαγκτόν (P). Ο μεταβολισμός και η αναπνοή του πλαγκτού προκαλούν την άμεση έκλυση θρεπτικών αλάτων. Η περιορισμένη διάρκεια ζωής του πλαγκτού το μετατρέπει σε νεκρή οργανική ύλη (D), η αποσύνθεση της οποίας προκαλεί αύξηση στη συγκέντρωση θρεπτικών.



Σχήμα 1. Διάγραμμα κατανόησης διεργασιών μοντέλου NPD.

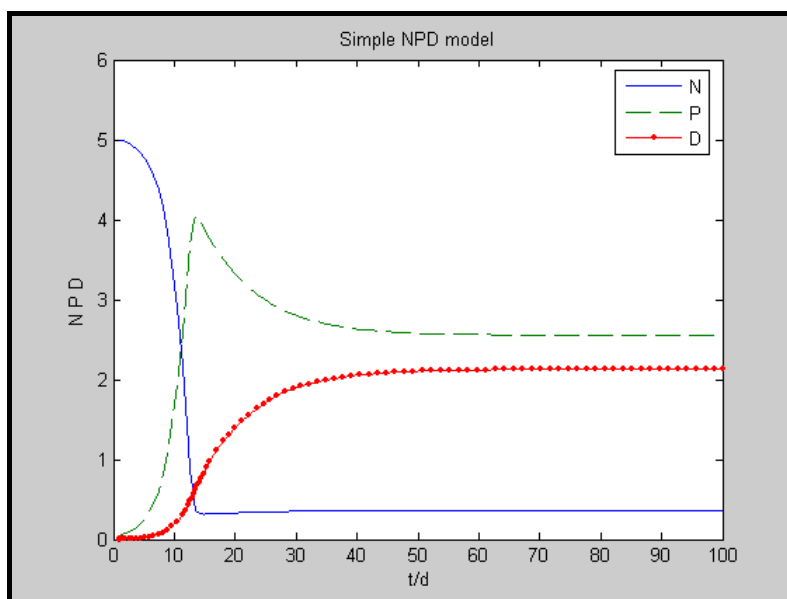
Οι εξισώσεις του μοντέλου είναι:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}N &= -r_{\max} \frac{NP}{k_N + N} + l_{PN}P + l_{DN}D \\ \frac{d}{dt}P &= r_{\max} \frac{NP}{k_N + N} - l_{PN}P - l_{DN}D \\ \frac{d}{dt}D &= l_{PD}P - l_{DN}D \end{aligned} \quad (11)$$

Όπου l_{XY} οι όροι μεταφοράς μάζας από το ένα τμήμα του μοντέλου στο άλλο. Η άθροιση και των τριών εξισώσεων οδηγεί σε:

$$\frac{d}{dt}(N + P + D) = 0 \quad (12)$$

που εκφράζει τη διατήρηση της μάζας του συστήματος.



Σχήμα 2. Αποτέλεσμα μοντέλου NPD για $k_N = 0.3 \text{ mmol m}^{-3}$, $r_{\max} = 1 \text{ d}^{-1}$, $N_0 = 5 \text{ mmol m}^{-3}$, $P_0 = 0.05 \text{ mmol/m}^3$, $D_0 = 0$.

Ορίζουμε επίσης μία ‘κριτική’ τιμή θρεπτικών αλάτων N^* κατά την οποία η ανάπτυξη και η απώλεια πλαγκτού εξισορροπούνται, ως εξής:

$$N^* = \sqrt{k_N \frac{l_{PN} + l_{PD}}{r_{\max} - l_{PN} - l_{PD}}} \quad (13)$$

Ανάπτυξη Ζωοπλαγκτού

Στο σημείο αυτό το μοντέλο γίνεται ακόμη πιο σύνθετο με την εισαγωγή του επόμενου τροφικού επιπέδου, του ζωοπλαγκτού. Η κατανάλωση φυτοπλαγκτού από το ζωοπλαγκτόν οδηγεί στη μείωση της συγκέντρωσης του πρώτου. Άρα το φυτοπλαγκτόν αποτελεί το περιοριστικό παράγοντα της ανάπτυξης του ζωοπλαγκτού. Έστω Z είναι η συγκέντρωση ζωοπλαγκτού ανά μονάδα όγκου, τότε η ανάπτυξή του περιγράφεται από τη σχέση:

$$\frac{d}{dt} Z = g(P)Z \quad (14)$$

Όπου $g(P)$ είναι ο ρυθμός κατανάλωσης του φυτοπλαγκτού. Η έκφραση για τη συνάρτηση $g(P)$ είναι:

$$g(P) = g_{\max} (1 - e^{-I_u P}) \quad (15)$$

Όπου I_u είναι η παράμετρος I_u εν.

Οι εξισώσεις του μοντέλου είναι:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} N &= -R(N, t)P + l_{PN}(P - P_0) + l_{ZN}(Z - Z_0) + L_{DN}D + A_{mix}(D - N) + S_N^{ext} \\ \frac{d}{dt} P &= +R(N, t)P - G(P, t)Z - (l_{PN}P + l_{PD})(P - P_0) \\ \frac{d}{dt} Z &= G(P, t)Z - (l_{ZD} + l_{ZN})(Z - Z_0) \\ \frac{d}{dt} D &= l_{ZD}(Z - Z_0) + l_{PD}(P - P_0) - L_{DN}D - A_{mix}(D - N) + S_D^{ext} \end{aligned} \quad (16)$$

Η ανάπτυξη φυτοπλαγκτού με ρυθμό $R = r_{\max}f(N)$ αποτελεί πηγή για τη παράμετρο P αλλά απώλεια για τη παράμετρο N . Το ζωοπλαγκτό Z καταναλώνει P με ρυθμό G . Όπως προηγούμενα ορίζουμε όρους μεταφοράς μάζας L_{XY} ή I_{XY} ως ‘απώλεια του X προς το Y ’, όπου I_{XY} αναφέρεται σε σταθερούς ρυθμούς μεταφοράς και L_{XY} σε μεταβαλλόμενους.

Η διεργασία πρόσληψης θρεπτικών με ρυθμό R και η διεργασία κατανάλωσης πλαγκτού με ρυθμό G ‘ξεκινούν’ να συμβαίνουν με βάση ένα διακόπτη $\theta^+ = \theta(\Delta d - d_0)$, που σημαίνει ότι οι ρυθμοί είναι μη-μηδενικοί μόνο κατά τη περίοδο του έτους που το κανονικοποιημένο μήκος της ημέρας Δd υπερβαίνει το μήκος ημέρα ‘κατωφλίου’ d_0 . Έτσι ορίζεται η βιολογικά ενεργή περίοδος του μοντέλου. Ο ρυθμός ανάμειξης A_{mix} ελέγχει τη μείξη του επιφανειακού

και του πυθμιαίου στρώματος από το τέλος του φθινοπώρου έως την άνοιξη με βάση το διακόπτη $\theta = \theta(d_0 - \Delta d)$.

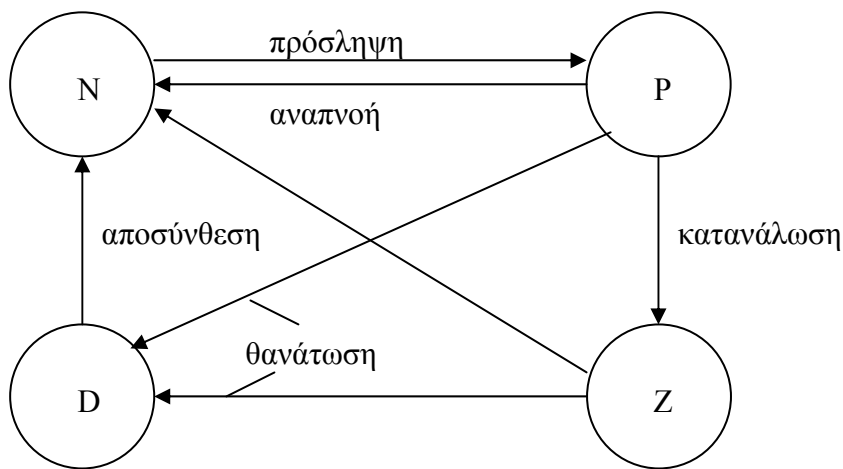
Έτσι ο ρυθμός ανάπτυξης φυτοπλαγκτού είναι:

$$R(N, t) = \theta^+ r_{\max} f(N) = \theta(\Delta d - d_0) r_{\max} \frac{N^2}{k_N^2 + N^2} \quad (17)$$

Ο μέγιστος ρυθμός πρόσληψης είναι συνάρτηση της θερμοκρασίας και του φωτός. Ο ρυθμός κατανάλωσης ζωοπλαγκτού ορίζεται ως:

$$G(P, t) = \theta^+ g_{\max} g(P) = \theta(\Delta d - d_0) g_{\max} (1 - \exp(-I_u P^2)) \quad (18)$$

Τόσο ο R όσο και ο G είναι μηδενικοί κατά τη περίοδο από τέλος φθινοπώρου έως αρχή άνοιξης.



Σχήμα 3. Διάγραμμα κατανοήσης διεργασιών μοντέλου NPZD.

Οι παραπάνω σχέσεις αποτελούν διαφοροποιήσεις των γνωστών εξισώσεων Michaelis-Menten (εξίσωση 9) και Ivlev (εξίσωση 15). Ο μέγιστος ρυθμός κατανάλωσης ζωοπλαγκτού, g_{\max} , αποτελεί γενικά συνάρτηση της θερμοκρασίας, ενώ ο ρυθμός απώλειας ζωοπλαγκτού περιλαμβάνει τόσο το φυσικό θάνατο (mortality) όσο και το θάνατο από ανώτερα τροφικά επίπεδα. Ο όρος $A_{\text{mix}}(D-N)$ περιγράφει τη κατακόρυφη ανάμειξη των δύο στρωμάτων του συστήματος η οποία συμβαίνει κυρίως το χειμώνα με ρυθμό α_{mix} , δηλαδή:

$$A_{\text{mix}} = \alpha_{\text{mix}} \theta(d_0 - \Delta d) \quad (19)$$

Λόγω της ανάμειξης αυτής έχουμε τη μεταφορά και τη μετατροπή του υλικού της νεκρής οργανικής ύλης σε θρεπτικά άλατα που καταλαμβάνουν ολόκληρη την υδάτινη στήλη ($D=N$). Θεωρώντας ως t_0 η στιγμή που η ανάμειξη ξεκινά, και καθώς ισχύει η διατήρηση της μάζας έχουμε $N+D = N_0+D_0$, οπότε:

$$\frac{d}{dt}D = -2\alpha_{mix}D + \alpha_{mix}(N_o + D_o) \quad (20)$$

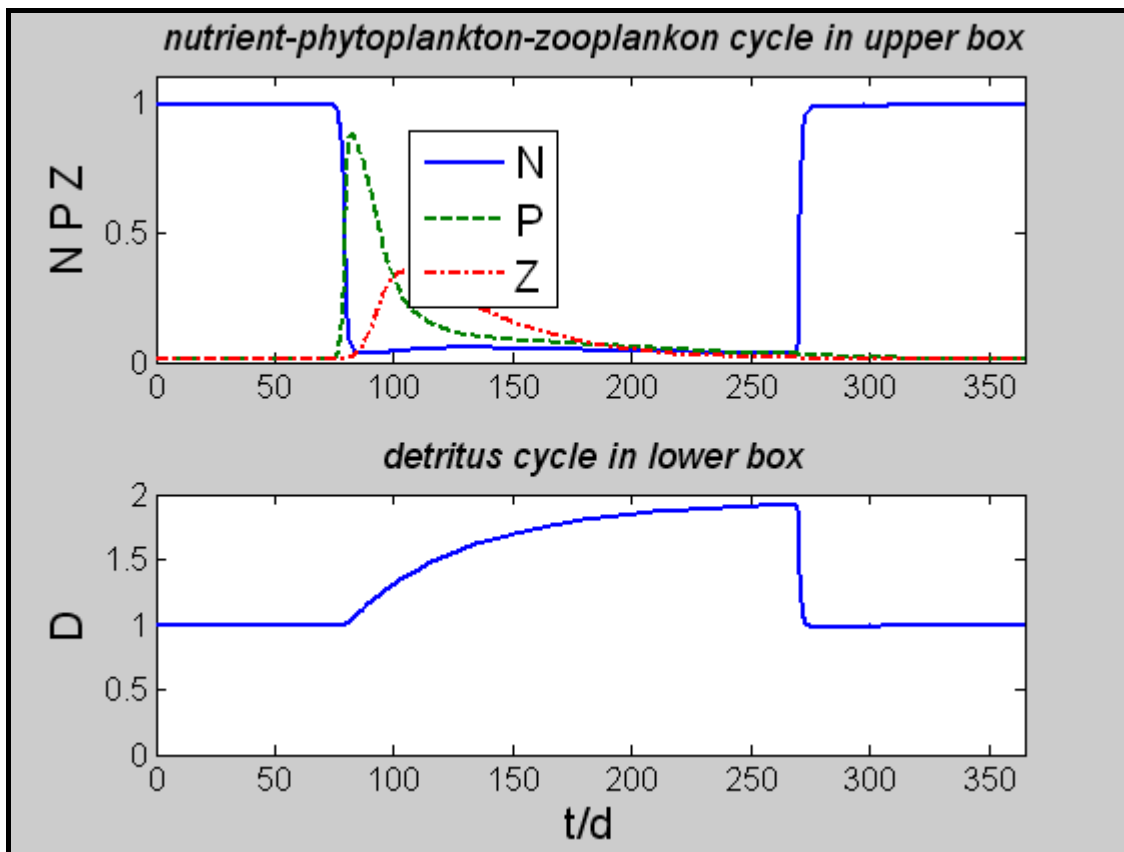
Η λύση για το D είναι:

$$D = \frac{1}{2}(D_o + N_o + (D_o - N_o)e^{-2\alpha_{mix}t}) \quad (21)$$

Η λύση για το N είναι:

$$N = \frac{1}{2}(D_o + N_o + (D_o - N_o)e^{-2\alpha_{mix}t}) \quad (22)$$

Το μοντέλο της εξίσωσης (16) αποτελείται από ένα σετ μη-γραμμικών διαφορικών εξισώσεων. Ενδεικτικά αποτελέσματα του ομοιώματος δίνονται στο Σχήμα 4 όταν οι τιμές των διαφόρων παραμέτρων είναι όπως αυτές του Πίνακα 1.



Σχήμα 3. Ετήσιος κύκλος (365 ημέρες) της μεταβολής των κύριων μεταβλητών του ομοιώματος NPZD.

Πίνακας 1. Ενδεικτικές τιμές των παραμέτρων του ομοιώματος NPZD.

Σύμβολο	Αριθμητική τιμή	Σύμβολο	Αριθμητική τιμή
r_{\max}	1 d^{-1}	g_{\max}	0.5 d^{-1}
k_N	0.1	I_u	1.2
I_{PN}	0.01 d^{-1}	I_{ZN}	0.01 d^{-1}
I_{PD}	0.02 d^{-1}	I_{ZD}	0.02 d^{-1}
α_{mix}	0.5 d^{-1}	I_D	0
$N(0)$	0.99	$P(0)$	0.01
$Z(0)$	0.01	$D(0)$	0.99
Z_o	0.01	P_o	0.01
S_N^{ext}	0	S_D^{ext}	0

Από τα αποτελέσματα προκύπτει ότι η ανάπτυξη φυτοπλαγκτού κατά την άνοιξη (spring bloom) εμφανίζεται περίπου 75 ημέρες από την αρχή του έτους, και φθάνει στο μέγιστό της μετά από 5-7 ημέρες, όταν περίπου το 80% των θρεπτικών αλάτων έχουν καταναλωθεί από το φυτοπλαγκτόν. Στη συνέχεια, περίπου 25-30 ημέρες μετά την ‘έκρηξη’ φυτοπλαγκτού (ημέρα 100-105 του μοντέλου), η συγκέντρωσή του είναι περίπου η μισή της μέγιστης εκείνης τιμής. Η ανάπτυξη φυτοπλαγκτού περιορίζεται από τη θανάτωση του και τη μετατροπή του σε νεκρή οργανική ύλη (detritus), όπως φαίνεται από το κατώτερο σχήμα του μοντέλου, και από τη κατανάλωση ζωοπλαγκτού (grazing). Η καμπύλη του ζωοπλαγκτού ακολουθεί αυτή του φυτοπλαγκτού με μία υστέρηση περίπου 15 ημερών, οπότε η μέγιστη Z-τιμή (η οποία είναι περίπου το 40% της μέγιστης τιμής φυτοπλαγκτού) εμφανίζεται μετά από 20-30 ημέρες. Η συγκέντρωση θρεπτικών αλάτων μειώνεται απότομα μετά την εμφάνιση της ανάπτυξης φυτοπλαγκτού, οπότε η τιμή τους φθάνει περίπου το 10% της χειμερινής τιμής. Η συγκέντρωση της νεκρής οργανικής ύλης προσεγγίζει τη διπλάσια της χειμερινής της τιμής κατά το τέλος του καλοκαιριού. Την ημέρα 270 η στρωματοποίηση της υδάτινης στήλης θεωρείται ότι καταστρέφεται λόγω της έντονης ανεμογενούς μείξης και τη κατακόρυφη αναδιανομή των μαζών της στήλης. Τότε, η νεκρή οργανική ύλη και τα θρεπτικά άλατα φθάνουν σε περίπου ίσα επίπεδα σε ολόκληρη την υδάτινη στήλη, ενώ το φυτοπλαγκτόν και το ζωοπλαγκτόν μειώνονται προς τα αρχικά τους επίπεδα. Παρά το γεγονός ότι το μοντέλο επιτυχώς προσομοίωσε τις διεργασίες της παράκτιας υδάτινης στήλης, οι διεργασίες αυτές περιγράφονται κατά τρόπο απλό και σταθερό στη διάρκεια του έτους.

Μοντέλο NPZD με μεταβλητούς ρυθμούς μεταφοράς μάζας

Οι σταθεροί ρυθμοί μεταφοράς μάζας και διεργασιών που χρησιμοποιήθηκαν στο προηγούμενο ομοίωμα δεν είναι ικανοί να περιγράψουν τον εποχιακό κύκλο που συμβαίνει μετά την ανοιξιάτικη 'έκρηξη' παραγωγής φυτοπλαγκτού. Ως πρώτο βήμα για τη βελτίωση του μοντέλου, ασχολούμαστε με τη καλύτερη περιγραφή των διεργασιών καθίζησης της νεκρής οργανικής ύλης. Ειδικότερα, θεωρούμε ότι ο διαφορετικός ρυθμός ιζηματοποίησης της οργανικής ύλης κατά τη διάρκεια του έτους μπορεί να εκφραστεί με χρονικά μεταβαλλόμενους συντελεστές. Στο προηγούμενο μοντέλο ο ρυθμός καθίζησης ήταν 0.02 d^{-1} γεγονός που σημαίνει ότι για ένα επιφανειακό στρώμα πάχους 20 μ. η ταχύτητα καθίζησης είναι 0.4 μ/ημέρα. Οι χρονικά μεταβαλλόμενοι ρυθμοί καθίζησης αντιπροσωπεύουν τις διαφορετικές ιδιότητες καθίζησης τα κύριων ειδών φυτοπλαγκτού των παράκτιων υδατικών συστημάτων (διάτομα, δινωμαστιγωτά, κυανοβακτήρια). Όλα αυτά τα είδη ενσωματώνονται στη μεταβλητή P. Ωστόσο, στη πραγματικότητα τα διάτομα αναπτύσσονται πρώτα και βυθίζονται σχετικά γρήγορα. Τα δινωμαστιγωτά έχουν δυνατότητα κολύμβησης και δεν βυθίζονται εύκολα ενώ τα κυανοβακτήρια συγκεντρώνονται στην επιφάνεια της θάλασσας. Έτσι απαιτείται η χρήση ενός χρονικά μεταβαλλόμενου ρυθμού καθίζησης με υψηλούς ρυθμούς την άνοιξη (διάτομα) και χαμηλότερους το καλοκαίρι (δινωμαστιγωτά, κυανοβακτήρια). Αυτός ο ρυθμός περιγράφεται στη παρακάτω εξίσωση:

$$L_{PD} = \theta(\Delta d - d_0) L_{PD} \exp(-(t - t_{start})/30) + \theta(d_0 - \Delta d) L_{PD}^0 \quad (23)$$

Όπου t_{start} είναι ο χρόνος εμφάνισης της υπέρμετρης ανάπτυξης φυτοπλαγκτού κατά την άνοιξη. Αυτό σημαίνει ότι η μεταβλητή P περιλαμβάνει διαφορετικά είδη πλαγκτού σε διαφορετικές χρονικές στιγμές.

Κατά το δεύτερο στάδιο βελτίωσης του ομοιώματος προσπαθούμε να εισάγουμε την επίδραση της θερμοκρασίας στους ρυθμούς διεργασιών του ομοιώματος. Η επίδραση της θερμοκρασίας συνήθως εκφράζεται με τη παράμετρο Eppley ως $(\exp(\alpha_E T))$, όπου T η θερμοκρασία σε βαθμούς Κελσίου και $\alpha_E = 0.063 \text{ (}^\circ\text{C)}^{-1}$. Η εμπειρική σχέση που εκφράζει το μέγιστο ρυθμό ανάπτυξης ως συνάρτηση της θερμοκρασίας είναι:

$$\log_{10} r_{max} = 0.0275T - 0.070 \quad (24)$$

Επομένως ο μεταβλητός ρυθμός μέγιστης ανάπτυξης φυτοπλαγκτού ως συνάρτηση της θερμοκρασίας εκφράζεται:

$$r_{max} = \exp(\ln 10(0.0275T - 0.070)) = \exp(0.063T) 1.175 \quad (25)$$

Ο ρυθμός ανάπτυξης εξαρτάται από τη θερμοκρασία μέσω του ρυθμού μέγιστης πρόσληψης:

$$r_{\max} = r_{\max}^0 \exp(\alpha_E T) \Delta d \quad (26)$$

Όπου r_{\max}^0 είναι ο ρυθμός ανάπτυξης σε θερμοκρασία $T=0^\circ\text{C}$ και Δd το μήκος της ημέρας ως έκφραση της εποχικότητας και του διαθέσιμου φωτός. Επιπλέον, καθώς κατά το καλοκαίρι επικρατούν τα δινομαστιγωτά σε σχέση με τα διάτομα (τα οποία επικρατούν την άνοιξη), θεωρούμε ότι η σταθερά ημι-κορεσμού εξαρτάται από τη θερμοκρασία ως $k_N^0 \exp(-\alpha_E T)$. Άλλη μεταβολή αφορά τη σύνδεση του ρυθμού αναπνοής φυτοπλαγκτού με το ρυθμό πρόσληψης θρεπτικών ως:

$$L_{PN} = l_{PN} R(N, T) \quad (27)$$

Οπότε ένα μέρος των καταναλωθέντων θρεπτικών αλάτων χάνεται μέσω της αναπνοής.

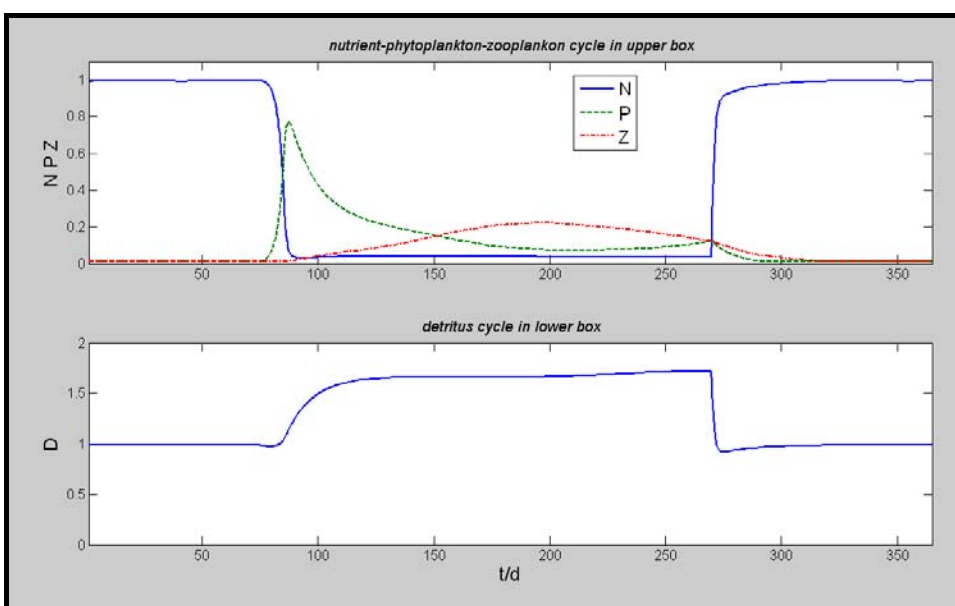
Όμοια, η εξίσωση κατανάλωση ζωοπλαγκτού γράφεται:

$$g_{\max} = g_{\max}^0 \exp(\alpha_E T) \Delta d \quad (28)$$

και

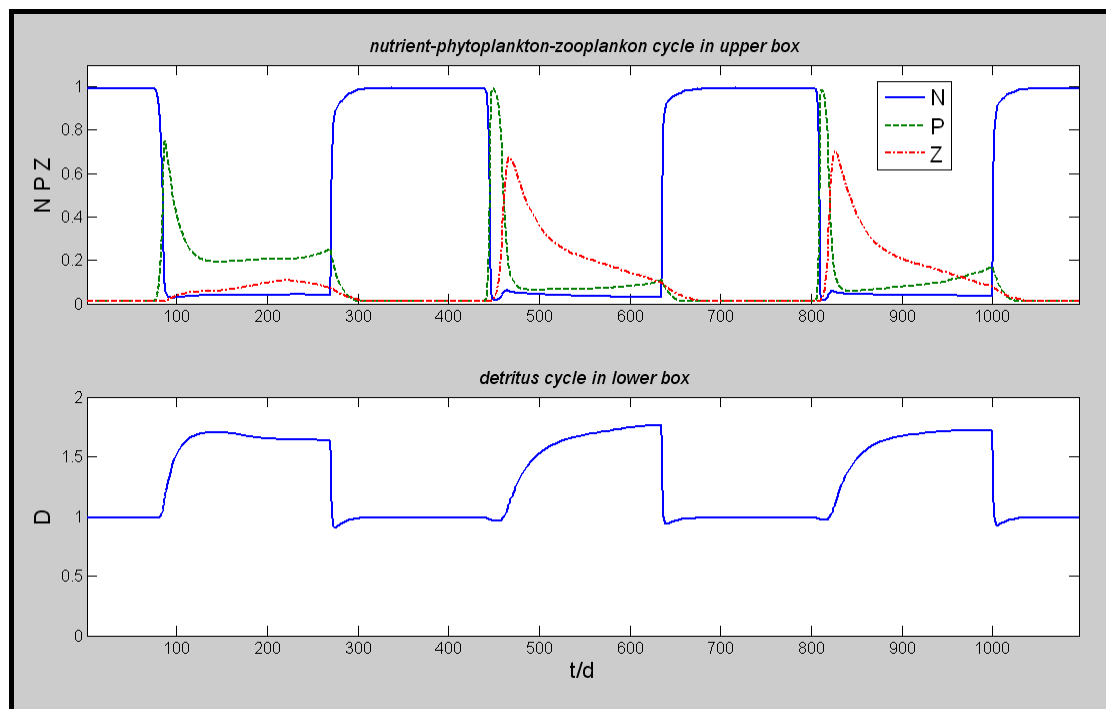
$$I_u = I_u^0 \exp(\alpha T) \Delta d \quad (29)$$

Τέλος ο όρος εισόδου θρεπτικών αλάτων από τα ποτάμια στη παράκτια υδάτινη περιοχή μελέτης γίνεται με ένα ρυθμό $S_N^{\text{ext}}=0.005 \text{ d}^{-1}$ γεγονός που σημαίνει ότι η συνολική μάζα του συστήματος αυξάνεται γραμμικά με το χρόνο. Για να διατηρήσουμε τη μάζα του συστήματος σταθερή θεωρούμε ότι μία ίση ποσότητα χάνεται μέσω του ενταφιασμού της στα ιζήματα πυθμένα, άρα $S_D^{\text{ext}} = -0.005 \text{ d}^{-1}$. Τα αποτελέσματα της προσομοίωσης είναι αυτά του Σχήματος 4.



Σχήμα 4. Ετήσιος κύκλος (365 ημέρες) της μεταβολής των κύριων μεταβλητών του ομοιώματος NPZD με μεταβλητούς ρυθμούς μεταφοράς μάζας.

Το μοντέλο δίνει σωστά τις μέγιστες τιμές ζωοπλαγκτόν κατά το καλοκαίρι και βρίσκει μία δεύτερη αυξημένη τιμή κατά το φθινόπωρο. Η εξωτερική φόρτιση του συστήματος με θρεπτικά άλατα θα πρέπει να παίζει σημαντικό ρόλο. Επαναλαμβάνουμε τη προσομοίωση με αυξημένη εξωτερική φόρτιση σε θρεπτικά $S_N^{ext}=0.002 \text{ d}^{-1}$ και $S_D^{ext} = -S_N^{ext}$. Τα αποτελέσματα δίνονται στο Σχήμα 5 όπου φαίνεται ότι η πλεονάζουσα ποσότητα θρεπτικών αλάτων του επιφανειακού στρώματος μεταφέρεται μέσω της τροφικής αλυσίδας και συγκεντρώνεται στο ζωοπλαγκτόν.

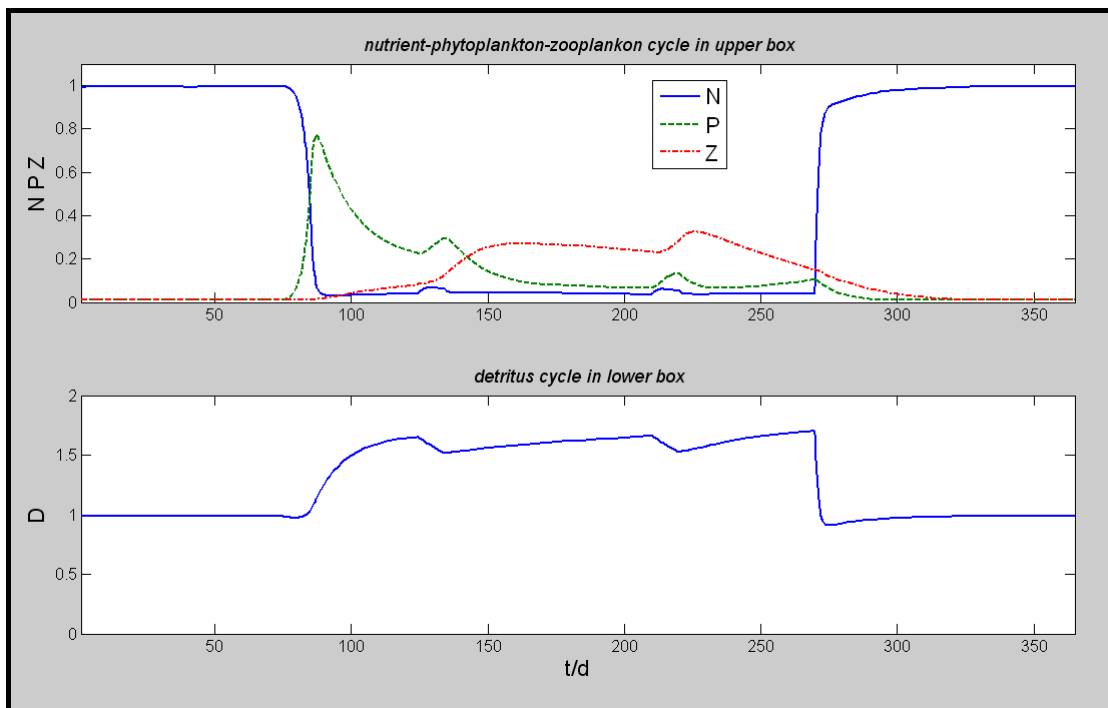


Σχήμα 5. Τριετής μεταβολή των κύριων μεταβλητών του ομοιώματος NPZD με μεταβλητούς ρυθμούς μεταφοράς μάζας και με εξωτερική φόρτιση.

Πειράματα ευτροφισμού με το μοντέλο NPZD

Εκτελούμε με το μαθηματικό μοντέλο NPZD μία σειρά υπολογιστικών πειραμάτων για να κατανοήσουμε τη δυναμική του ευτροφισμού. Αρχικά μελετούμε την επίδραση της έντονης κατακόρυφης ανάμειξης λόγω του ανέμου, η οποία προσπαθεί να ελαττώσει το θερμοκλινές αποστρωματοποιώντας την υδάτινη στήλη και να τροφοδοτήσει τα επιφανειακά νερά με θρεπτικά άλατα προερχόμενα από το πυθμένα. Θεωρούμε ότι η επίδραση του ανέμου είναι διάρκειας 10 ημερών (π.χ., από την ημέρα 210 έως 220), οπότε κατά τη περίοδο αυτή μία σημαντική ροή θρεπτικών με ρυθμό μεταφοράς $I_{DN}=0.01 \text{ d}^{-1}$ κινείται προς την επιφάνεια. Έτσι:

$$L_{DN} = I_{DN}[\theta(t - 210) - \theta(t - 220)] \quad (30)$$



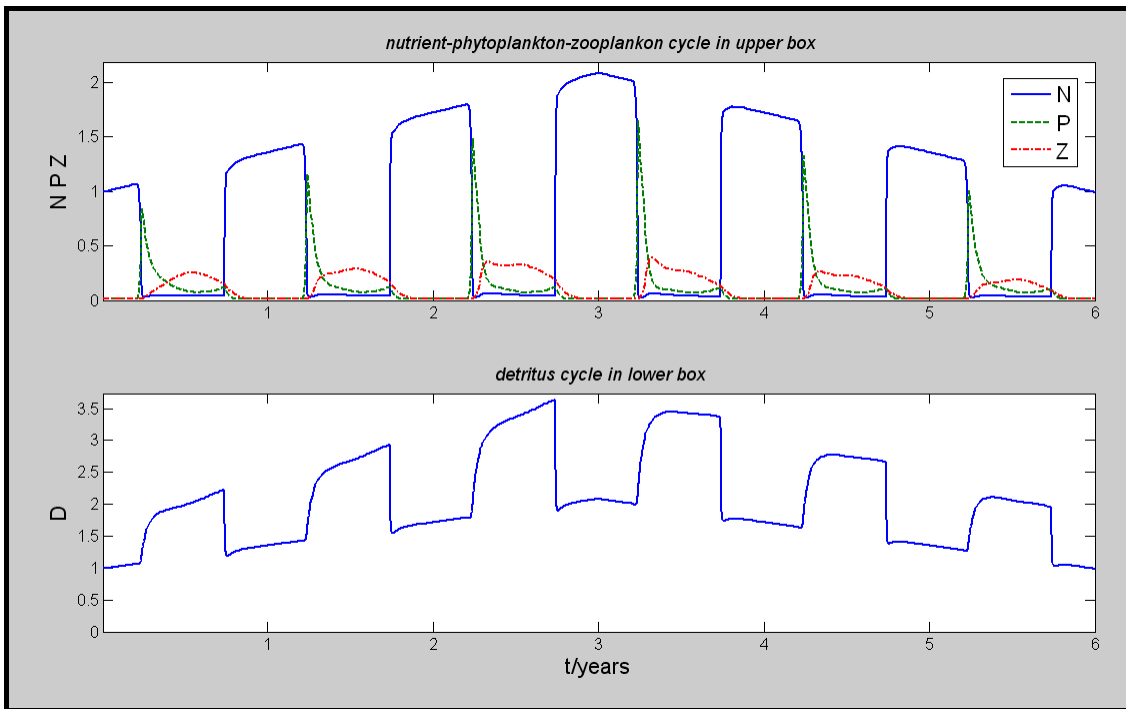
Σχήμα 6. Ετήσιος κύκλος (365 ημέρες) της μεταβολής των κύριων μεταβλητών του ομοιώματος NPZD με μεταβλητούς ρυθμούς μεταφοράς μάζας και με άνεμο κατά τις ημέρες 210-220.

Τα αποτελέσματα δείχνουν την άμεση απόκριση του φυτοπλαγκτού στην είσοδο θρεπτικών κατά τη περίοδο 210-220 ημέρες, το οποίο στη συνέχεια καταναλώνεται από το ζωοπλαγκτόν, δηλ. τα θρεπτικά άλατα γρήγορα μεταφέρονται κατά μήκος της τροφικής αλυσίδας.

Μπορούμε επίσης να διερευνήσουμε το φαινόμενο του ευτροφισμού ο οποίος προκαλείται από την υπερβολική φόρτιση του συστήματος. Για να συμβεί ο ευτροφισμός θα πρέπει να αυξήσουμε το ρυθμό εισροής θρεπτικών στο σύστημα, δηλ. $S_N^{ext}=0.002 \text{ d}^{-1}$ αλλά να μειώσουμε τον όρο ιζηματοποίησης στις εξισώσεις ($S_D^{ext} = -0.001 \text{ d}^{-1}$). Το ερώτημα όμως είναι πως αντιδρά το σύστημα όταν ο ευτροφισμός αναστραφεί. Ένα τέτοιο πείραμα μπορεί εύκολα να προσομοιωθεί με το μοντέλο αυτό, αν θεωρήσουμε αρχικά ότι ο ρυθμός S_N^{ext} είναι διπλάσιος του S_D^{ext} για μία περίοδο τριών ετών, αλλά στη συνέχεια οι ρυθμοί αντιστρέφονται:

$$S_N^{ext} = 0.002(1 + \theta(\tau - t)), \quad S_D^{ext} = -0.002(1 + \theta(\tau - t)) \quad (31)$$

Τα αποτελέσματα δίνονται το Σχήμα 7 όπου φαίνεται η αναστροφή του φαινομένου του ευτροφισμού. Η αναστροφή αυτή αποτελεί πολύ σημαντική διεργασία και το ερώτημα είναι κατά πόσο είναι δυνατή στη πραγματικότητα.



Σχήμα 7. Εξαετής κύκλος της μεταβολής των κύριων μεταβλητών του ομοιώματος NPZD με μεταβλητούς ρυθμούς μεταφοράς μάζας και με μεταβαλλόμενη φόρτιση θρεπτικών αλάτων και μεταβαλλόμενο ρυθμό απώλειας νεκρής οργανικής ύλης λόγω ιζηματοποίησης.