

УДК: 51-7:517.97 (262.54)

О возможных преобразованиях в фитоценозах Азовского моря при потеплении

В. Г. Ильичев^а, В. В. Кулыгин, Л. В. Дашкевич

Институт аридных зон ЮНЦ РАН,
Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, д. 41

E-mail: ^а vitaly369@yandex.ru

Получено 23.06.2017, после доработки — 23.10.2017.

Принято к публикации 24.10.2017.

Рассмотрены основные современные сценарии изменений гидрохимического и температурного режимов вод Азовского моря на долгосрочную перспективу. Предложены новые схемы моделей механизмов адаптации водорослей к изменениям гидрохимического режима и температуры среды. По сравнению с традиционными эколого-эволюционными схемами данные модели имеют относительно малую размерность, высокое быстродействие и позволяют проводить разнообразные расчеты на многолетнюю перспективу (эволюционно значимые времена). На основе математической эколого-эволюционной модели нижних трофических уровней экосистемы оценено влияние изменения указанных факторов среды на динамику биомасс и микроэволюцию азовских водорослей. В каждом сценарии расчеты производились на 100 лет, при этом устанавливались финальные значения переменных и параметров, не зависящие от выбора момента старта в модели. В процессе такого асимптотического компьютерного анализа обнаружено, что в результате потепления климата и температурной адаптации организмов происходит естественное увеличение среднегодовой биомассы теплолюбивых водорослей (*Pyrrophyta* и *Cyanophyta*). Однако для ряда диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*), даже с учетом их температурной адаптации, среднегодовая биомасса может неожиданно уменьшиться. Вероятно, это явление связано с ужесточением конкуренции между видами с близкими температурными параметрами существования. Также было исследовано воздействие вариации химического состава стока р. Дон на динамику биогенных веществ и водорослей Азовского моря. Оказалось, что соотношение органических форм азота и фосфора в водах моря мало изменяется. Данное явление стабилизации будет иметь место для всех высокопродуктивных водоемов с низкой проточностью, так как обусловлено преимущественно автохтонным происхождением органического вещества.

Ключевые слова: математическая модель, Азовское море, температура вод, биогенные вещества, фитоценозы, механизмы адаптации

Работа выполнена в рамках государственного задания ИАЗ ЮНЦ РАН по теме «Современное состояние и многолетняя изменчивость прибрежных экосистем южных морей России» (№ госрегистрации 01201363187) и гранта РФФИ № 15-05-0854.

UDC: 51-7:517.97 (262.54)

On possible changes in phytocenoses of the Sea of Azov under climate warming

V. G. Il'ichev^a, V. V. Kulygin, L. V. Dashkevich

Institute of Arid Zones of SSC RAS,
Chehova st. 41, Rostov-on-Don, 344006, Russia

E-mail: ^a vitaly369@yandex.ru

Received 23.06.2017, after completion — 23.10.2017.

Accepted for publication 24.10.2017.

Base long-term modern scenarios of hydrochemical and temperature regimes of the Sea of Azov were considered. New schemes of modeling mechanisms of algal adaptation to changes in the hydrochemical regime and temperature were proposed. In comparison to the traditional ecological-evolutionary schemes, these models have a relatively small dimension, high speed and allow carrying out various calculations on long-term perspective (evolutionally significant times). Based on the ecology-evolutionary model of the lower trophic levels the impact of these environmental factors on the dynamics and microevolution of algae in the Sea of Azov was estimated. In each scenario, the calculations were made for 100 years, with the final values of the variables and parameters not depending on the choice of the initial values. In the process of such asymptotic computer analysis, it was found that as a result of climate warming and temperature adaptation of organisms, the average annual biomass of thermophilic algae (*Pyrrophyta* and *Cyanophyta*) naturally increases. However, for a number of diatom algae (*Bacillariophyta*), even with their temperature adaptation, the average annual biomass may unexpectedly decrease. Probably, this phenomenon is associated with a toughening of competition between species with close temperature parameters of existence. The influence of the variation in the chemical composition of the Don River's flow on the dynamics of nutrients and algae of the Sea of Azov was also investigated. It turned out that the ratio of organic forms of nitrogen and phosphorus in sea waters varies little. This stabilization phenomenon will take place for all high-productive reservoirs with low flow, due to autochthonous origin of larger part of organic matter in water bodies of this type.

Keywords: mathematical model, Sea of Azov, temperature parameters, nutrients, phytocenoses, adaptation mechanisms

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2017, vol. 9, no. 6, pp. 981–991 (Russian).

The research is carried out in the frame of government task of IAZ SSC RAS under project «The current state and long-term variability of coastal ecosystems of the southern seas of Russia» (state registration No. 01201363187) and grant RFBR No. 15-05-0854.

1. Введение

Одной из актуальных проблем современной науки является оценка влияния климатических факторов и изменений в стоке рек на устойчивость экосистемных параметров и продуктивность водоемов. На юге России такой задачей оказывается прогноз предполагаемого потепления и деформации гидрохимического режима речного стока на динамику биогенных веществ в водах Азовского моря и изменения в его фитоценозах. Здесь представляет интерес поиск устойчивых тенденций в поведении экологических систем на основе математических модельных расчетов [Бронфман, Хлебников, 1985; Ильичев, 2009; Бронфман и др., 1979; Ризниченко, Рубин, 2004]. В известных монографиях [Моисеев, 1981; Ворович и др., 1981] предлагается находить стабильные закономерности в природных динамических системах путем проведения расчетов на многолетнюю перспективу. В моделях экосистем такие расчеты будут корректными, если учитываются и процессы микроэволюции популяций. Во многих исследованиях указанный эволюционный аспект игнорируется, поэтому получаемые модельные оценки биологической продуктивности экосистем оказываются зачастую заниженными.

Цель данной статьи — провести сравнительный анализ поведения нижних трофических уровней экосистемы Азовского моря с учетом и без учета процессов адаптации водорослей. Расчеты будут проведены для двух основных районов: Таганрогского залива (ТЗ) и открытой части собственно Азовского моря (СМ) при заданных сценариях изменений температуры морской воды и гидрохимического режима стока р. Дон.

2. Постановка задачи, основные обозначения

Описание эколого-эволюционной модели. В предлагаемой модели «водоросли – азот и фосфор» рассматриваются три группы водорослей Азовского моря: диатомовые (*Bacillariophyta*), пиррофитовые (*Pyrrophyta*) и синезеленые (*Cyanophyta*) (таблица 1). Известно, что при всем многообразии видового состава фитопланктона в ТЗ наибольшую биомассу составляют диатомовые и синезеленые, а в СМ — диатомовые и пиррофитовые водоросли [Студеникина и др., 1999]. В соответствующих моделях фитоценозов учитывается конкурентное взаимодействие указанных групп.

Важную роль в динамике экологических систем играют процессы адаптации и микроэволюции популяций. На примере водорослей кратко рассмотрим важнейшие из них. Формальное математическое описание соответствующих моделей приведено в работе [Ильичев и др., 2015]. В данной непрерывной модели шаг расчета составляет 1 сутки.

Таблица 1. Экологические характеристики водорослей Азовского моря [Ильичев, 2009]

Группа водорослей	Оптимальная соленость, ‰	Оптимальная температура, °С	Содержание в клетках N и P , в долях к сырому весу	
			k_N	k_P
Диатомовые	9	2–14*	0.00525	0.00105
Пиррофитовые	14	19–22	0.00750	0.00112
Синезеленые	6	22–24	0.01050	0.00120

*Здесь указан весь спектр возможных благоприятных температур для роста диатомовых.

1. Механизм стабилизации. Довольно непросто бывает добиться в модели многолетнего устойчивого сосуществования различных групп водорослей. Здесь стабилизирующую роль может играть механизм перехода активных клеток водорослей в пассивное состояние (и обратно). Когда температура среды (θ) лежит вне интервала температурной толерантности (I), происхо-

дит переход клеток из активного состояния в пассивное (споры, цисты), в котором они не размножаются, не питаются и практически не умирают [Ушатинская, 1990]. Напротив, когда температура среды становится оптимальной (θ лежит внутри I), клетки водорослей возвращаются в активное состояние. Наличие этого механизма существенно сглаживает процессы межвидовой конкуренции, а также позволяет водорослям переживать длительные зимние условия среды.

На примере одной популяции приведем соответствующую формализацию. Здесь традиционная дискретная модель описывается следующей схемой:

$$\dot{x} = xf(x), \quad (1)$$

где x — текущая биомасса водорослей, $f(x)$ — убывающая функция, $f(0) > 0$ и $f(\infty) < 0$. С учетом обмена «активные клетки – пассивные клетки» получаем следующее расширение:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= xf(x) - p(\theta)x + q(\theta) \cdot s, \\ \dot{s} &= p(\theta) \cdot x - q(\theta) \cdot s, \end{aligned}$$

где s — текущая биомасса спор. Скорость перехода удовлетворяет следующим условиям: $p(\theta) \approx 0$, $q(\theta)$ велико при $\theta \in I$; иначе $p(\theta)$ велико, $q(\theta) \approx 0$.

Отметим, что данный механизм приводит к отсутствию прямой конкуренции популяций с непересекающимися интервалами толерантности. Однако сохраняется косвенная (опосредованная, через кормовую базу) конкуренция.

2. Адаптация к содержанию биогенных веществ. В модели круговорота азота (N) и фосфора (P) необходимо включать механизмы адаптации водорослей к содержанию биогенных веществ в среде. В противном случае при модельных расчетах на длительную перспективу может возникнуть «неограниченный рост» N или P [Ильичев, 2009]. Поэтому учет механизмов адаптации водорослей к данным элементам питания представляется обязательным. Здесь довольно удобным при модельной реализации является механизм адаптации, опирающийся на концепцию Ф. Добжанского [Dobzhansky, 1970] о жестком полиморфизме природных популяций. Следуя этой идее, всякая («исходная») популяция водорослей состоит из набора близких субпопуляций, каждая из которых имеет свои параметры: k_N — доля N , k_P — доля P в клетках водорослей. Дополнительно будем считать, что потребление азота и фосфора i -й субпопуляцией пропорционально их внутриклеточному содержанию (т. е. величинам k_N^i, k_P^i). Субпопуляцию с наибольшим k_N^i будем называть азотолубивой, а с наибольшим k_P^i — фосфоролубивой. Исход конкуренции данных субпопуляций зависит от содержания азота и фосфора в среде, которое должно быть согласовано с принципом компенсации Ле Шателье–Брауна. А именно, при больших N доминирует азотолубивая субпопуляция, поскольку в этом случае происходит наиболее сильное потребление N . Аналогично: при больших P доминирует фосфоролубивая субпопуляция.

Реализация этой адаптивной схемы в данной модели основывалась на задании трех субпопуляций: азотолубивой, фосфоролубивой и «нормальной», у которой внутриклеточное содержание биогенных веществ совпадает со стандартными величинами [Ильичев, 2009]. На самом деле достаточно первых двух субпопуляций. Приведем соответствующую формализацию.

Так, обозначим через x_1 и x_2 биомассы азотолубивой и фосфоролубивой субпопуляций. Пусть k_N и k_P — среднее содержание N и P в клетках данной группы водорослей, тогда получим следующие концентрации биогенных веществ для данных субпопуляций: для x_1 положим $k_N^1 = k_N \delta$ и $k_P^1 = k_P / \delta$; для x_2 положим $k_N^2 = k_N / \delta$ и $k_P^2 = k_P \delta$ (для некоторого $\delta > 1$).

Для описания динамики указанных конкурентов пригодна любая модель кинетики одноклеточных организмов (бактерий и водорослей) [Ризниченко, Рубин, 2004] при подходящем

выборе коэффициентов. Выделим здесь следующую схему Контуа [Contois, 1959]:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 \left[-d + \beta \frac{NP}{NP + s(k_N^1 P + k_P^1 N)} \right], \\ \dot{x}_2 &= x_2 \left[-d + \beta \frac{NP}{NP + s(k_N^2 P + k_P^2 N)} \right], \end{aligned} \quad (2)$$

где $s = x_1 + x_2$ и d, β — суточные скорости смертности и прироста водорослей.

Основное достоинство схемы Контуа заключается в том, что правая часть (2) является однородной функцией первой степени относительно всех переменных N, P, x_1, x_2 . Это позволяет производить простой переход от валовых значений веществ к их концентрациям, поскольку не требует пересчета констант. Разумеется, это очень удобно при переносе лабораторных закономерностей на натурные экосистемы. Такая слабая нелинейность выбранной схемы сближает ее с линейными моделями. Подобные однородные модели широко используются в последнее время [Arditi, Ginzburg, 2012].

Легко показать [Ильичев, 2009], что

при $N/k_N > P/k_P$ доминирует x_1 ; при $N/k_N < P/k_P$ доминирует x_2 .

Разумеется, можно использовать и несколько субпопуляций, варьируя параметр δ . Для того чтобы закрепить многовидовую структуру адаптивной схемы, следует добавить малый мутационный обмен между всеми субпопуляциями.

Функционирование модели (2) не устраняет возможности возникновения дисбаланса N и P в среде, а лишь смягчает его.

3. Адаптация к температуре. Ниже предлагается модельная конструкция механизма, в которой адаптирующийся к температуре среды параметр играет активную роль, и при этом он сам изменяется в процессе работы модели.

Напомним формальное определение: значение a_0 называется эволюционно устойчивым (ЭУ-параметр), если соответствующая популяция не вытесняется в сообществе конкурентов с близкими к a_0 значениями параметров. Поиск ЭУ-параметров можно осуществить в модели с помощью трех субпопуляций: носителей параметров $a, a + \delta$ и $a - \delta$ соответственно. Здесь δ положительно и мало. Последние две популяции можно считать мутантами исходной (первой) популяции.

Основная идея модельной реализации процесса такой адаптации заключается в движении параметра a в сторону значения параметра доминирующего мутанта [Ильичев, 2009]. Так, рассмотрим расширение модели (1):

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 f(s, a) + \mu, \quad \dot{x}_2 = x_2 f(s, a + \delta) + \mu, \quad \dot{x}_3 = x_3 f(s, a - \delta) + \mu, \\ \dot{a} &= \varepsilon \cdot Sel(x_1, x_2, x_3), \end{aligned} \quad (3)$$

где x_1, x_2, x_3 — текущие биомассы субпопуляций, $s = x_1 + x_2 + x_3$, μ — малое изменение субпопуляций, ε — скорость адаптации.

Каждая группа водорослей имеет свой интервал температурной толерантности (I). Ниже будем говорить, что a (середины I) является оптимальной температурой развития конкретной группы водорослей при заданном I .

Функция отбора устроена следующим образом: $Sel = 1$, когда x_2 намного больше (например, в 10 раз) x_1 ; $Sel = -1$, когда x_3 намного больше x_1 ; $Sel = 0$ в остальных случаях. В редких случаях может оказаться, что каждый из мутантов существенно больше исходной популяции, тогда для определения направления движения параметра a выбираем мутанта с наибольшей численностью.

Коэффициент μ позволяет закрепить трехвидовую структуру модели. Поэтому (3) сохраняет адаптивные свойства и при резкой смене температурного режима среды. Разумеется, такое закрепление видовой структуры полезно осуществить и в модели (2).

Отметим, что в полной модели азовского фитоценоза все процессы (1), (2) и (3) тесно взаимодействуют.

Строгое обоснование адекватности схемы (3) в переменных условиях довольно сложно и потребовало развития теории конкуренции и теории наследования локальных свойств в динамических системах [Ильичев, 2009]. Некоторые идеи последней теории используются в современном системном программировании [Непейвода, 2016].

Обсудим следующий примечательный тест для модели (3). Пусть внутри года температура водоема изменяется по синусоидальному закону в пределах от 4 до 24 °С, при этом содержание биогенных веществ постоянно. Расчеты показали, что в зависимости от выбора начального значения параметра его конечные значения оказываются вблизи экстремальных температур: величин 5 или 23. Первая ситуация соответствует реализации холодолюбивых диатомовых водорослей, а вторая — теплолюбивых синезеленых (а также пиррофитовых) водорослей.

При других вариантах температуры среды (θ) множество ЭУ-параметров содержит как экстремумы θ , так и значения некоторых точек перегиба [Матишов и др., 2008].

При деформации θ происходит не только смещение ЭУ-параметров в ту или иную сторону, но и возникновение новых ЭУ-параметров, а также исчезновение старых. Кроме того, определенное, но менее сильное влияние оказывает вариация содержания биогенных веществ в водоеме. Важно отметить, что поиск ЭУ-параметров имеет прежде всего стабилизирующее значение — способность выдержать конкурентное давление своих мутантов. Зачастую здесь реализуется и побочный эффект — увеличение биомассы популяции водорослей.

При модельной реализации температурной адаптации конкурентов наблюдается своеобразное «отталкивание» друг от друга соответствующих параметров. Это вызывает смягчение конкуренции. Напротив, в системе «хищник–жертва» указанные параметры могут «притягиваться».

Одновременный учет в модели указанных механизмов адаптаций (биогенной и температурной) требует включения в расчет нескольких субпопуляций, каждая из которых имеет свои параметры.

Ниже считаем, что фитоценоз характеризуется своим видовым составом водорослей, а водная толща — набором различных биогенных элементов (для простоты ограничимся лишь N и P). Минеральные соединения данных веществ потребляются водорослями, которые размножаются и частично отмирают, превращаясь в органические соединения. Далее, в результате распада органических соединений вещества N и P возвращаются в водную толщу.

В данной модели представлены два фитоценоза: ТЗ и СМ. В первом присутствуют только диатомовые и синезеленые водоросли. А во втором обитают только диатомовые и пиррофитовые водоросли. Температура среды задавалась ежемесячно на основе среднесезонных наблюдений [Climatic Atlas..., 2008]. Отметим, что в процессе микроэволюции диатомовые водоросли ТЗ и СМ могут адаптироваться к различным интервалам температур.

3. Результаты и обсуждение

1. Влияние гидрохимического режима р. Дон на динамику фитоценозов Азовского моря. В работе [Шикломанов, Линз, 1991] было высказано предположение, что изменение климата может вызвать не только деформацию гидрологического, но и гидрохимического стока рек. В этой связи нами было проведено исследование влияния химического состава стока р. Дон на фитоценозы ТЗ и СМ при сохранении современного температурного режима водоема (таблица 2). При модельных расчетах считалось, что в речном стоке содержание минеральных форм N и P равно нулю, а концентрация органических форм N и P задавалась парой (c_N, c_P) . Выявлено, что ключевое значение для анализа качественных изменений имеет отношение

$R = c_N / c_P$. Через N_m , N_o и P_m , P_o в таблице 2 обозначены минеральные и органические формы N и P соответственно.

В результате анализа таблицы 2 можно сделать вывод, что в СМ отношение органических форм азота и фосфора слабо изменяется, несмотря на сильную вариацию биогенных веществ в речном стоке.

Таблица 2. Среднегодовые характеристики азовских фитоценозов при расчетах на 100 лет [Ильичев и др., 2015]

Характеристика	R						
	2400/80	2400/140	2400/200	2400/260	2400/320	2400/380	2400/440
ТЗ							
Синезел., мг/м ³	2670	4659	6269	6167	5959	5962	5965
Диатом., мг/м ³	910	1585	2444	3666	4448	4457	4462
N_m/P_m	101	37	12	5	2.5	1.6	1.2
N_o/P_o	23	18	15	13	12	11	10
СМ							
Пироф., мг/м ³	3049	5333	7611	9556	9388	9237	9243
Диатом., мг/м ³	960	1683	2411	3332	4647	4815	4821
N_m/P_m	174	70	30	10	4	2	1
N_o/P_o	13	12.5	12.4	12.1	11	10.9	10.9

В статье [Ильичев и др., 2015] на основе дополнительных компьютерных экспериментов было найдено объяснение данного явления: в СМ превалирует автохтонное органическое вещество (отмершие водоросли), в котором отношение N/P достаточно стабильно.

Данное явление стабилизации будет иметь место для всех высокопродуктивных водоемов с низкой проточностью.

2. Влияние потепления на динамику фитоценозов Азовского моря. Существуют различные сценарии изменений температурного режима в Азовском регионе на долгосрочную перспективу [Будыко, 1991; Шикломанов, Линз, 1991]. Большинство прогнозируют потепление в холодное время года при относительной стабильности летних температур. Так, в работе [Евстигнеев и др., 2016] на основании 70-летнего ряда наблюдений (до 2010 г.) определены тренды температуры воздуха ΔA (таблица 3) на период 100 лет для каждого месяца по данным гидрометеорологических станций ТЗ и СМ.

Таблица 3. Тренды температуры воздуха ΔA и воды ΔW , °C [Евстигнеев и др., 2016]

Параметр	Район	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
ΔA	ТЗ	3.33	2.00	3.07	2.53	1.47	1.20	0.13	1.20	1.73	3.07	0.53	0.80
	СМ	1.63	1.37	3.47	2.17	0.87	1.13	-0.27	0.87	1.47	2.07	0.63	0.70
ΔW	ТЗ	1.80	1.18	2.51	1.68	0.76	0.86	-0.12	0.71	1.14	1.73	0.45	0.51
	СМ	1.31	0.88	2.40	1.62	0.74	0.82	-0.11	0.69	1.10	1.68	0.43	0.39

Для прогнозирования состояния фитоценозов Азовского моря необходимо преобразовать тренд изменений температуры воздуха в тренд изменений температуры воды. Обозначим через W_1 , W_2 среднемесячную температуру воды, A_1 , A_2 — среднемесячную температуру воздуха в ТЗ и СМ соответственно. Тогда вероятными представляются зависимости

$$\begin{aligned} W_1(t+1) &= (1 - c_1 - d_1 - e_1) \cdot W_1(t) + c_1 A_1(t) + d_1 A_2(t) + b_1, \\ W_2(t+1) &= (1 - c_2 - d_2 - e_2) \cdot W_2(t) + c_2 A_2(t) + d_2 A_1(t) + b_2 \end{aligned} \quad (4)$$

при ограничениях $c_i + d_i + e_i \leq 1$; $c_i, d_i, e_i, b_i \geq 0$ при $i = 1, 2$.

Здесь t — номер месяца, c_i — коэффициент влияния температуры воздуха над i -й акваторией на температуру воды, d_i — коэффициент влияния температуры воздуха над соседней акваторией на температуру воды i -й акватории, b_i и e_i — влияние других факторов. Например, к другим факторам можно отнести среднюю температуру ложа Азовского моря и непосредственное нагревание воды солнечными лучами.

Формально правая часть каждой из формул (4) является выпуклой комбинацией величин $W_i(t)$, $A_1(t)$, $A_2(t)$ и b_i / e_i .

Оценка параметров $\{c_i, d_i, e_i, b_i\}$ проводилась отдельно для двух периодов: зимнего и вегетационного (весна, лето и осень). Использовались среднемесячные данные наблюдений за температурой воздуха и воды на 6 береговых гидрометеорологических станциях Азовского моря за 1997–2006 гг. В таблице 4 представлены найденные значения параметров.

Таблица 4. Модельные параметры, калиброванные по данным за период 1997–2006 гг.

Район	Сезон	c	d	e	b	Корреляция	$c + d$
ТЗ	весна–лето–осень	0.192	0.553	0.192	3.242	0.854	0.745
	зима	0.419	0.249	0.249	1.525	0.673	0.668
СМ	весна–лето–осень	0.518	0.198	0.198	3.055	0.852	0.716
	зима	0.235	0.279	0.407	1.938	0.692	0.514

Отметим довольно высокий коэффициент корреляции данных наблюдений и модельных прогнозов температуры воды в теплый (вегетационный) период года.

В результате действия трендов (ΔA_i) происходят изменения температур воздуха:

$$A_1(t) \rightarrow A_1(t) + \Delta A_1(t), A_2(t) \rightarrow A_2(t) + \Delta A_2(t).$$

Тогда согласно формулам (4) получаем соответствующие тренды для воды ΔW (таблица 3):

$$\begin{aligned} \Delta W_1(t) &= c_1 \cdot \Delta A_1(t) + d_1 \cdot \Delta A_2(t), \\ \Delta W_2(t) &= c_2 \cdot \Delta A_2(t) + d_2 \cdot \Delta A_1(t). \end{aligned} \quad (5)$$

Сумма коэффициентов $c_i + d_i$ примерно составляет долю (таблица 4) от тренда температуры воздуха, переходящего в тренд температуры воды.

Сравнение двух сценариев динамики температуры представлено на рис. 1:

- 1) нормальный, когда ежегодно повторяется температура 2010 г.;
- 2) потепление, при котором повторяется гипотетическая температура 2110 г.

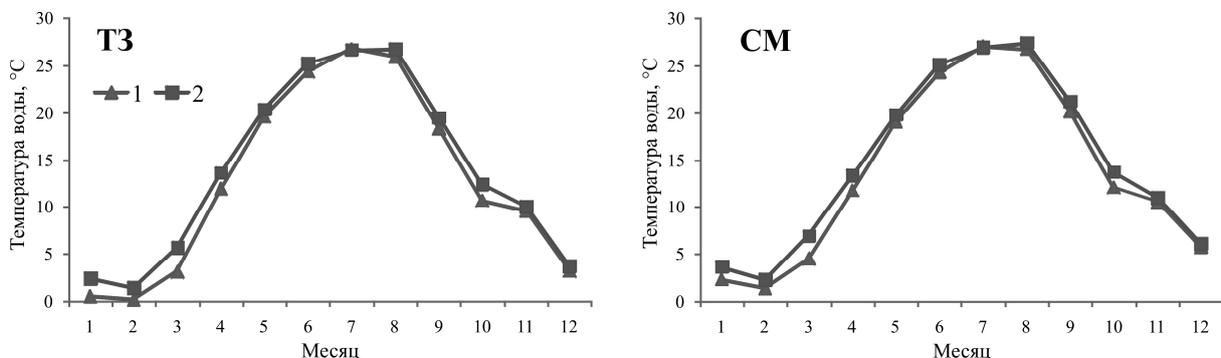


Рис. 1. Сравнение внутригодового режима температуры воды (°C) в норме (1) и при потеплении (2) для ТЗ и СМ

В результате потепления климата увеличивается скорость разложения органических веществ. Поэтому представляется весьма правдоподобной следующая гипотеза: при потеплении среднегодовая биомасса водорослей и их оптимальные температурные параметры будут увеличиваться. При расчетах выбирались следующие начальные оптимальные температуры развития азовских водорослей (близкие к данным таблицы 1): диатомовые — 6, пиррофитовые — 23, синезеленые — 24 °С.

Начальные значения биомасс водорослей задавались достаточно малыми числами. Отметим, что выбор того или иного варианта старта в модели не имеет особого значения, поскольку спустя 3–5 лет разные модельные траектории практически совпадают.

На рис. 2 продемонстрированы сравнительные результаты прогноза динамики фитоценозов ТЗ и СМ с учетом и без учета адаптации водорослей.

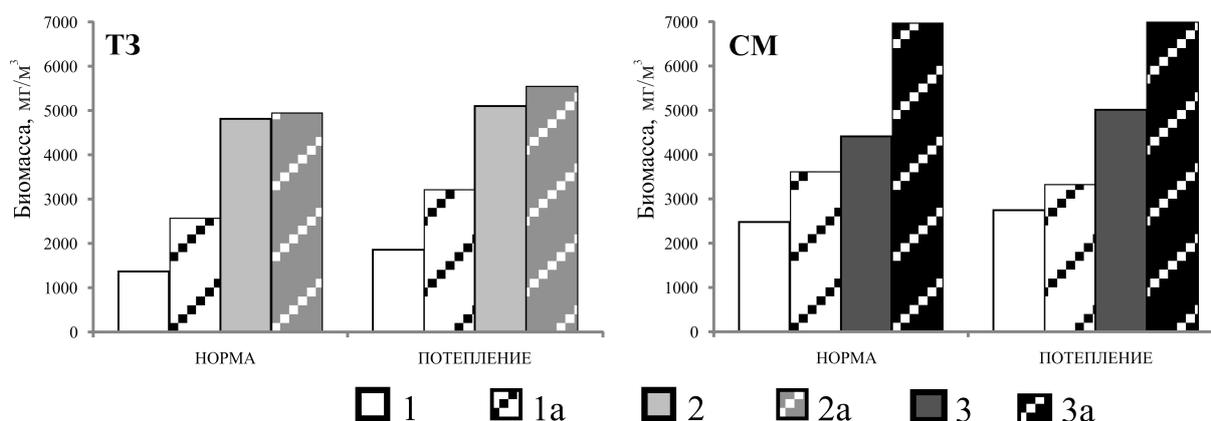


Рис. 2. Динамика фитоценозов ТЗ и СМ с учетом (индекс «а») и без учета температурной адаптации водорослей: 1 — диатомовые, 2 — синезеленые, 3 — пиррофитовые

Предварительно отметим, что при учете адаптации в ТЗ устанавливаются следующие оптимальные параметры для развития водорослей:

- норма — 2.48 °С (диатомовые) и 25.00 °С (синезеленые);
- потепление — 3.10 °С (диатомовые) и 25.30 °С (синезеленые).

Оказывается, действие процессов микроэволюции порождает сильный рост биомассы диатомовых и довольно слабый рост биомассы синезеленых водорослей в ТЗ при потеплении. Здесь финальные расстояния (25.00–2.48 и 25.30–3.10) между температурными параметрами диатомовых и синезеленых водорослей при *норме* и *потеплении* примерно одинаковы, поэтому характер межвидовой конкуренции практически не изменяется. Таким образом, ключевым фактором, определяющим продуктивность, является температура среды. Ее рост вызывает увеличение биомассы обоих видов водорослей.

В СМ при учете адаптации устанавливаются следующие оптимальные параметры для развития водорослей:

- норма — 3.47 °С (диатомовые) и 25.33 °С (пиррофитовые);
- потепление — 4.85 °С (диатомовые) и 25.50 °С (пиррофитовые).

Здесь наблюдаются аналогичные закономерности, за исключением 1а (рис. 2) в СМ: при потеплении биомасса диатомовых водорослей несколько снижается. Вероятно, это связано с тем, что температурные параметры диатомовых и пиррофитовых водорослей при потеплении сильнее сближаются. Это эволюционное обстоятельство ужесточает конкуренцию и вызывает уменьшение биомассы некоторых видов фитоценоза.

4. Заключение

В работе представлена оценка влияния климатических факторов и изменений в стоке рек на состояние фитоценозов Азовского моря. Для этого с использованием эколого-эволюционной модели были выполнены расчеты для сценариев изменения температуры морской воды и гидрохимического режима стока р. Дон.

Показано, что даже при существенной вариации химического состава стока р. Дон соотношение органических форм азота и фосфора в водах открытой части Азовского моря мало изменяется. Данное явление стабилизации будет иметь место для всех высокопродуктивных водоемов с низкой проточностью, так как обусловлено преимущественно автохтонным происхождением органического вещества в водоемах такого типа.

Согласно проведенным расчетам, действие процессов температурной адаптации при потеплении может вызвать значительный рост биомассы водорослей в Азовском море. Важную роль играет финальное значение ЭУ-параметров водорослей, близкие значения которых усиливают конкуренцию видов. Поэтому при прогнозировании нельзя игнорировать микроразвитый ответ экосистем на климатические изменения даже при небольшом потеплении.

Список литературы (References)

- Бронфман А. М., Дубинина В. Г., Макарова Г. Д.* Гидробиологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. — М.: Пищ. пром., 1979. — 288 с.
Bronfman A. M., Dubinina V. G., Makarova G. D. Gidrobiologicheskie i gidrohimicheskie osnovy produktivnosti Azovskogo morja [Hydrobiological and hydrochemical basics of the Azov sea productivity]. — Moscow: Pishh. prom., 1979. — 288 p. (in Russian).
- Бронфман А. М., Хлебников Е. П.* Азовское море. Основы реконструкции. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. — 271 с.
Bronfman A. M., Hlebnikov E. P. Azovskoe more. Osnovy rekonstrukcii [The sea of Azov. Foundations of the reconstruction]. — L.: Gidrometeoizdat, 1985. — 271 p. (in Russian).
- Будыко М. И.* Аналоговый метод оценки предстоящих изменений климата // Метеорология и гидрология. — 1991. — № 4. — С. 84–94.
Budyko M. I. Analogovyy metod ocenki predstojashhih izmenenij klimata [Analog method for the evaluation of future climate change] // Meteorology and hydrology. — 1991. — No. 4. — P. 84–94 (in Russian).
- Ворович И. И., Горелов А. С., Горстко А. Б. и др.* Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря. Математические модели. — М.: Наука, 1981. — 360 с.
Vorovich I. I., Gorelov A. S., Gorstko A. B. i dr. Racional'noe ispol'zovanie vodnyh resursov bassejna Azovskogo morja. Matematicheskie modeli [Rational use of water resources in the basin of the Azov sea. Mathematical model]. — Moscow: Nauka, 1981. — 360 p. (in Russian).
- Евстигнеев В. П., Наумова В. А., Евстигнеев М. П., Лемешко Н. А.* Физико-географические факторы сезонного распределения линейных трендов температуры воздуха на Азово-Черноморском побережье // Метеорология и гидрология. — 2016. — №1. — С.29–40.
Evstigneev V. P., Naumova V. A., Evstigneev M. P., Lemeshko N. A. Fiziko-geograficheskie faktory sezonnogo raspredelenija linejnyh trendov temperatury vozduha na Azovo-Chernomorskom poberezh'e [Physical-geographical factors, seasonal distribution of linear trends of air temperature in the Azov-black sea coast] // Meteorology and hydrology. — 2016. — No. 1. — P. 29–40 (in Russian).
- Ильичев В. Г.* Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах. — М.: Физматлит, 2009. — 192 с.
Il'ichev V. G. Ustojchivost', adaptacija i upravlenie v ekologicheskix sistemah [Resistance, adaptation and control in environmental systems]. — Moscow: Fizmatlit, 2009. — 192 p. (in Russian).
- Ильичев В. Г., Дашкевич Л. В., Кулыгин В. В.* Эволюционно устойчивые характеристики Азовского моря при вариации донского стока // Управление большими системами. — 2015. — № 55. — С. 259–279.

- Il'ichev V. G., Dashkevich L. V., Kulygin V. V.* Evoljucionno ustojchivye harakteristiki Azovskogo morja pri variacii donsogo stoka [Evolutionary-stable characteristics of the sea of Azov at a variation of the don flow] // Administration of large systems. — 2015. — No. 55. — P. 259–279 (in Russian).
- Матишов Г. Г., Ильичев В. Г., Семин В. Л., Кулыгин В. В.* Об адаптации популяций к температурному режиму среды. Результаты компьютерных экспериментов // Доклады Академии наук. — 2008. — Т. 420, № 2. — С. 282–285.
- Matishov G. G., Il'ichev V. G., Semin V. L., Kulygin V. V.* Ob adaptacii populjacij k temperaturnomu rezhimu sredy. Rezultaty komp'juternyh jeksperimentov [Adaptation of populations to temperature regime of the environment. The results of computer experiments] // Reports of the academy of sciences. — 2008. — Vol. 420, No. 2. — P. 282–285 (in Russian).
- Моисеев Н. Н.* Математические задачи системного анализа. — М.: Наука, 1981. — 488 с.
- Moiseev N. N.* Matematicheskie zadachi sistemnogo analiza [Mathematical problems of system analysis]. — Moscow: Nauka, 1981. — 488 p. (in Russian).
- Непейвода Н. Н.* О некоторых возможностях локальных вычислений в теории систем и базах данных // Программные системы, теория и приложение. — 2016. — Т. 7, вып. 4. — С. 145–160.
- Nepejvoda N. N.* O nekotoryh vozmozhnostjah lokal'nyh vychislenij v teorii sistem i bazah dannyh [Some of the capabilities of local computation in the theory of systems and databases] // Software systems, theory and application. — 2016. — Vol, 7, iss. 4. — P. 145–160 (in Russian).
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Биофизика. Биофизическая динамика продукционных процессов. — Ижевск: ИКИ, 2004. — 464 с.
- Riznichenko G. Yu., Rubin A. B.* Biofizika. Biofizicheskaja dinamika produkcijnyh processov [Biophysics. Biophysical dynamics of production processes]. — Izhevsk: IKI, 2004. — 464 p. (in Russian).
- Студеникина Е. И., Алдакимова А. Я., Губина Г. С.* Фитопланктон Азовского моря в условиях антропогенных воздействий. — Ростов н/Д: Эверест, 1999. — 175 с.
- Studenikina E. I., Aldakimova A. Ja., Gubina G. S.* Fitoplankton Azovskogo morja v uslovijah antropogennyh vozdejstvij [Phytoplankton of the sea of Azov under anthropogenic impact]. — Rostov on Don: Jeverest, 1999. — 175 p. (in Russian).
- Ушатинская Р. С.* Скрытая жизнь и анабиоз. — М.: Наука, 1990. — 182 с.
- Ushatinskaja R. S.* Skrytaja zhizn' i anabioz [Latent life and anabiosis]. — Moscow: Nauka, 1990. — 182 p. (in Russian).
- Шикломанов И. А., Линз Г.* Влияние изменений климата на гидрологию и водное хозяйство // Метеорология и гидрология. — 1991. — № 4. — С. 51–66.
- Shiklomanov I. A., Linz G.* Vlijanie izmenenij klimata na gidrologiju i vodnoe hozjajstvo [Effect of climate change on hydrology and water management] // Meteorology and hydrology. — 1991. — No. 4. — P. 51–66 (in Russian).
- Arditi R., Ginzburg L. R.* How Species Interact: Altering the Standard View on Trophic Ecology. — Oxford University Press, 2012. — 170 p.
- Climatic Atlas of the Sea of Azov 2008 / G. Matishov, D. Matishov, Yu. Gargopa, L. Dashkevich, S. Berdnikov, V. Kulygin, O. Archipova, A. Chikin, I. Shabas, O. Baranova, I. Smolyar; G. Matishov, S. Levitus, Eds. — NOAA Atlas NESDIS 65, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 2008. — 148 p. DVD-ROM.
- Contois D. E.* Kinetics of bacterial growth relationship between population density and specific growth rate of continuous culture // J. Gen. Microbiol. — 1959. — Vol. 21. — P. 40–50.
- Dobzhansky Th.* Genetics of the Evolutionary Process. — NY: Columbia Univ. Press, 1970. — 505 p.