

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ МОРСКИХ СИСТЕМ

**Моделирование биохимических процессов в бентосных
фитоценозах прибрежной зоны****Е. Ф. Васечкина*, Т. А. Филиппова***Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия
E-mail: vasechkina.elena@gmail.com

Поступила в редакцию 31.08.2018 г.

Введение. Предложена имитационная модель донного фитоценоза, разработанная с использованием технологии объектно-ориентированного моделирования морских экосистем.

Материалы и методы. Численная модель роста водоросли представляет собой систему обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих процессы фотосинтеза и продуцирования органического вещества, сопровождаемые поглощением неорганических соединений азота и фосфора из морской воды, а также выделением органических веществ и кислорода в окружающую среду. В качестве управляющих переменных задаются интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР), температура воды, концентрация нутриентов в воде.

Результаты исследования. Модель позволяет оценить значение концентраций азота и фосфора в тканях водоросли, скорость фотосинтеза, реальные параметры процессов поглощения нутриентов и выделения органических соединений в зависимости от значений управляющих параметров. Получены аналитические решения для стационарного состояния системы при постоянных значениях управляющих воздействий. Для параметризации фотосинтетических и кинетических параметров водоросли предлагается использовать их зависимость от величины удельной поверхности талломов. Выполнены тестовые расчеты роста биомассы красной макроводоросли *Gracilaria* в течение года при заданной динамике управляющих переменных (регион Южного берега Крыма). Для годового периода рассчитаны: количество выделенного кислорода, масса извлеченных из внешней среды неорганических форм азота и фосфора, содержание этих элементов в тканях водоросли; проведена оценка объема нутриентов, поступивших на следующий уровень трофической цепи (бентосные организмы и рыбы). Результаты расчетов показали хорошее соответствие опубликованным данным наблюдений в исследуемом районе.

Обсуждение и заключение. Разработанная модель будет использована в качестве отдельного блока, имитирующего динамику донного фитоценоза в трехмерной объектно-ориентированной физико-химико-биологической модели морской экосистемы.

Ключевые слова: морская экосистема, объектно-ориентированное моделирование, макроводоросли, фотосинтез, метаболические процессы, удельная поверхность талломов.

Благодарности: работа выполнена частично в рамках государственного задания по теме № 0827-2018-0004 «Комплексные междисциплинарные исследования океанологических процессов, определяющих функционирование и эволюцию экосистем прибрежных зон Черного и Азовского морей» (шифр «Прибрежные исследования») и частично по гранту РФФИ № 18-05-80028 (шифр «Опасные явления»).

Для цитирования: *Васечкина Е. Ф., Филиппова Т. А.* Моделирование биохимических процессов в бентосных фитоценозах прибрежной зоны // Морской гидрофизический журнал. 2019. Т. 35, № 1. С. 52–69. doi:10.22449/0233-7584-2019-1-52-69

Modeling of the Biochemical Processes in the Benthic Phytocenosis of the Coastal Zone

E. F. Vasechkina*, T. A. Filippova

Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Science, Sevastopol, Russia

**e-mail: vasechkina.elena@gmail.com*

Introduction. A simulation model of bottom phytocenosis based on object-oriented approach to marine ecosystems was proposed.

Data and methods. The dynamic model of macroalgae growth is based on the system of ordinary differential equations describing the processes of photosynthesis and production of organic matter, nitrogen and phosphorus uptake, and extraction of organic matter and oxygen into the environment. Photosynthetically active radiation (PAR), water temperature, a content of nutrients in the water were chosen as the control variables.

Results. The model allows an estimation of nitrogen and phosphorus content in algae tissues, rate of photosynthesis, actual parameters of uptake nutrients and extraction of organic matter depending on the control variables. Analytical solutions for the steady state of a system at constant control variables were obtained. Parameterization of photosynthetic and kinetic parameters of seaweed using their dependencies of the specific surface of thalli was proposed. The growth of red macroalga *Gracilaria* biomass over a year was simulated with a preset dynamics of control variables (for the Southern Coast of Crimea). Yearly oxygen production, nitrogen and phosphorus uptake and accumulated quantity of these elements in algae tissues were calculated; the volume of organic matter coming to the next trophic level (benthic organisms and finfish) was estimated. The results correspond to the published observational ecosystem data in the region under study.

Discussion and conclusion. The developed model will be used as a separate unit simulating the dynamics of bottom phytocenosis in a three-dimensional object-oriented physical-chemical-biological model of the marine ecosystem.

Keywords: marine ecosystem, object-oriented modeling, macroalgae, photosynthesis, metabolic processes, specific surface of thalli.

Acknowledgements: the investigation is carried out within the framework of the state task No. 0827-2018-0004 “Complex interdisciplinary investigations of the oceanologic processes conditioning functioning and evolution of the Black and Azov seas’ coastal zones” (code “Coastal investigations”) and partially at the RFBR grant financial support No. 18-05-80028 (code “Hazardous phenomena”).

For citation: Vasechkina, E.F. and Filippova, T.A., 2019. Modeling of the Biochemical Processes in the Benthic Phytocenosis of the Coastal Zone. *Morskoy Gidrofizicheskiy Zhurnal*, [e-journal] 35(1), pp. 52-69. doi:10.22449/0233-7584-2019-1-52-69 (in Russian).

Введение

В прибрежной мелководной зоне ключевую роль в потоках вещества и энергии играют макроводоросли и морские травы. В донных фитоценозах мелководной зоны в ходе автотрофных процессов продуцируется до 90% всего органического вещества. В отличие от пелагических экосистем, где основным продуцентом является фитопланктон, на мелководных участках главный источник органического вещества – это донная растительность [1]. Соответственно, макроводоросли бентосных фитоценозов производят большую часть растворенного кислорода, который используется затем на окисление взвешенной и растворенной органики, в значительном количестве производимой в мелководных прибрежных экосистемах. Извлекая из морской воды и аккумулируя многие химические элементы, в том числе ксенобиотики, макроводоросли участвуют в биологической очистке воды. Конкурируя с фи-

топланктоном за нутриенты, фитобентос также способствует очищению воды. Клетки фитопланктона быстро отмирают, пополняя пул взвешенной органики, на окисление которой тратится кислород, в то время как макроводоросли, поглощая биогенные вещества, надолго выводят их из круговорота. Таким образом, донная растительность активно участвует в биохимических процессах придонного слоя. Вероятность возникновения гипоксии либо заморозов в этой области в большой мере зависит от плотности и пространственного распределения фитобентоса.

В последние десятилетия в экосистемах прибрежной зоны все чаще фиксируется острый дефицит кислорода, приводящий к крайне отрицательным последствиям. Это явление развивается в придонной области, но при неблагоприятных условиях может распространяться и на пелагиаль. Основная его причина – нарушение баланса между притоком кислорода (вследствие перемешивания вод и фотосинтетической активности автотрофов) и расходом на окисление органического вещества, скапливающегося в придонной области.

Гипоксия усугубляется интенсивным антропогенным воздействием, которому подвергаются рассматриваемые экосистемы. Для того чтобы оценить степень опасности возникновения заморозов в данном регионе и допустимую антропогенную нагрузку, необходимы исследования вклада гидрофизических и биогеохимических процессов в формирование зон дефицита кислорода и сероводородного заражения. Эти исследования целесообразно проводить путем совместного использования данных экспедиционных наблюдений и методов численного моделирования. Имитационные эксперименты с трехмерной физико-химико-биологической моделью экосистемы, учитывающей биохимические процессы в придонном слое, позволяют получить количественные оценки допустимой нагрузки. В настоящее время накоплен большой массив натуральных и лабораторных данных о метаболических процессах в донных фитоценозах. Многие из опубликованных на эту тему работ посвящены изучению фотосинтеза, а также сопровождающему этот процесс изъятию водородослями биогенных веществ из окружающей среды и накоплению их в тканях, поиску соответствующих параметризаций [2–6].

Найденные закономерности легли в основу разработки математических моделей динамики биомассы водорослей в зависимости от внешних воздействий. Одним из первых исследований по численному моделированию состояния донных фитоценозов является работа [7]. В ней предлагается модель роста морской травы zostеры в зависимости от освещенности и концентрации минерального азота, анализируется влияние освещенности на скорость изъятия аммония и нитратов, относительная значимость листьев и корневой системы растения в этом процессе.

В статье [8], развивающей модели роста фитопланктона из работ [9, 10], математически описывается рост биомассы водорослей в прудах, через которые пропускается насыщенная биогенными веществами вода из теплиц. В качестве переменных модели выступают концентрация нутриентов в воде и в клетках водорослей, количество сахаров и сухого вещества, производимых в единицу времени в процессе фотосинтеза. Управляющие переменные – скорость потока питательных веществ на входе в пруд и на выходе из него, температура воды, частота и объемы изъятия водорослей из пруда. Предполагается, что

пруд хорошо перемешан и рост водорослей происходит медленно и равномерно, поэтому указанные переменные являются функциями времени и не зависят от пространственных координат.

Работа [11] посвящена моделированию динамики биомассы фитоценоза морских макрофитов, включающего в себя растения трех функциональных групп: неприкрепленные водоросли, ризофиты и эпифиты. Каждая из этих групп объединяет множество видов макроводорослей, которые в те или иные сезоны оказываются преобладающими в фитоценозе. Пространственное распределение видов в данной модели не учитывается (как и в работе [8]). Не учитывается и взаимодействие между фитоценозом и окружающей средой. Данные о концентрациях нутриентов в воде и поровых водах субстрата задаются в модели из данных наблюдений.

Приведенные выше источники использованы в настоящей работе при разработке балансовой модели функционирования донного фитоценоза в мелководной области Крымского побережья.

Материалы и методы

В прибрежных водах Крымского побережья основным структурообразующим видом бентосных фитоценозов на глубинах от 0,5 до 10 м выступают два вида бурой водоросли цистозире: *Cystoseira barbata* и *Cystoseira crinita*. Фитоценоз цистозире представляет собой сложное сообщество с большой активной поверхностью за счет микро- и макроэпифитов, поселяющихся на субстрате и талломах водорослей. Среди сопутствующих видов наблюдаются красные, бурые и зеленые водоросли. Запасы цистозире в прибрежной зоне Черного моря, имеющие промысловое значение, сокращаются в связи со снижением прозрачности воды. В результате уменьшения прозрачности воды постепенно поднимается нижняя граница произрастания (если в работах 60–70-х гг. XX в. нижнюю границу распространения цистозире указывали на глубинах 15–20 м, то теперь не глубже 10 м) и уменьшается ширина пояса зарослей водоросли [1, 12].

Активность обменных процессов между водорослями и окружающей водной средой оценивают, используя показатель удельной поверхности, т. е. отношение площади поверхности талломов к их массе либо занимаемому объему (S / W). Если водоросль имеет сложную иерархическую структуру, отдельно оценивают общую площадь поверхности ветвей каждого уровня организации $S_k = \sum_i S_i$ и их общий вес $W_k = \sum_i W_i$. После чего рассчитывается биологический показатель удельной поверхности совокупности органов макроводоросли данного уровня: $(S / W)_k = S_k / W_k$. Общую удельную поверхность вычисляют, суммируя площади поверхности на всех уровнях организации и относя их к общему весу растения. Аналогично оценивают удельную поверхность популяций и сообщества в целом [13].

Биологический показатель удельной поверхности при прочих равных условиях определяет интенсивность фотосинтеза и метаболических процессов, протекающих в тканях водорослей. Так, фотосинтетические характеристики, скорость поглощения растворенных нутриентов и накопления их в тканях, интенсивность выделения кислорода и скорость роста водоросли за-

висят от показателя S/W [2–6, 14]. В работе [15] рассмотрено 38 видов макроводорослей и показано, что при объединении их в функциональные группы, имеющие близкие значения показателя S/W , обнаруживаются четкие степенные зависимости перечисленных выше характеристик от удельной поверхности S/W с показателями степени от $2/3$ до $3/4$. Помимо морфологических параметров, на продукционные характеристики водорослей и фитоценозов в целом влияют и другие факторы, главные из которых: световой поток, температура, концентрация биогенных веществ в воде и изменчивость этого показателя во времени, скорость течения.

В фитоценозах прибрежной зоны Крыма структурной доминантой является цистозира, масса которой намного превышает массу сопутствующих видов, а функциональными доминантами – эпифиты (красные и зеленые водоросли), поскольку их удельная поверхность в 2–3 раза выше, чем у базифита*. Поэтому для адекватной оценки объемов поглощенных и выделенных фитоценозом веществ необходимо учитывать интенсивность продукционных процессов всех видов, образующих фитоценоз.

Численную модель функционирования донного фитоценоза будем строить, используя технологию объектно-ориентированного моделирования (ООМ), ранее примененную при разработке моделей планктонного сообщества пелагиали [16]. Данная технология как нельзя более подходит для описания иерархической структуры фитоценоза, состоящего из нескольких уровней организации базифита и некоторого числа видов водорослей-эпифитов. Каждое из перечисленных множеств обладает собственными биологическими показателями удельной поверхности и листового индекса. Достаточно представить эти множества в виде совокупностей объектов с заданными различающимися свойствами, чтобы достичь полноты математического описания фитоценоза.

Базовый элемент пространственно-распределенной объектно-ориентированной модели зададим в виде цилиндра высотой h с радиусом основания r (класс «биологический объект»). Таким образом мы моделируем ближайшее жизненное пространство для совокупности органов растения одного уровня организации (в случае сложной иерархической структуры растения) либо растений одного вида (для однолетних макроводорослей), произрастающих на субстрате в пределах площади основания цилиндра. К свойствам базового объекта отнесем его координаты, радиус и высоту, биомассу макроводоросли. Предполагаем, что пространственное распределение массы внутри объекта однородно. Объекты разных типов могут сосуществовать в одном и том же пространстве, конкурируя за ресурсы. Затенение нижних ярусов фитоценоза может имитироваться заданием функциональной зависимости между биомассой эпифитов и ветвей верхнего яруса и величиной светового потока у дна.

Отдельно введем в модель класс объектов «вид», описывающий разновидности макроводорослей (либо органов сложно организованного растения) с точки зрения их продукционных и биохимических характеристик. К этим характеристикам относятся: содержание биогенных элементов (углерода, азота и фосфора) в тканях, интервал изменчивости удельной поверхности талломов

* *Сабурин М. Ю.* Фитоценозы черноморской цистозир: структура, восстановление и перспективы использования : автореферат дис...канд. биол. наук : 03.00.18 / Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. Москва, 2004. 20 с.

и индекса поверхности, типичные фотосинтетические параметры (максимальная скорость, наклон и световой компенсационный пункт кривой фотосинтеза, уровень светового насыщения, темнового дыхания), кинетические параметры (максимальная скорость изъятия биогенных элементов, константы полунасыщения) и их зависимости от температуры и солености, максимальное и минимальное содержание биогенных элементов в тканях растения.

Используя два описанных выше класса в качестве прародителей, образуем новый класс объектов «макрофиты», который будет включать в себя все перечисленные свойства. Методами этого класса являются подпрограммы, численно интегрирующие уравнения математической модели фотосинтеза и роста биомассы водоросли данного типа, а также вычисляющие потоки вещества и соответствующие изменения в окружающей среде. Настоящая работа посвящена выводу уравнений данной математической модели – одного из методов общей объектно-ориентированной модели донного фитиценоза, обоснованию необходимых параметризаций и анализу тестовых численных экспериментов.

Описание модели

Математическая модель динамики биомассы водоросли B (г (сух. вес)/м²) базируется на уравнении баланса

$$\frac{dB}{dt} = (P_r - E - m)B, \quad (1)$$

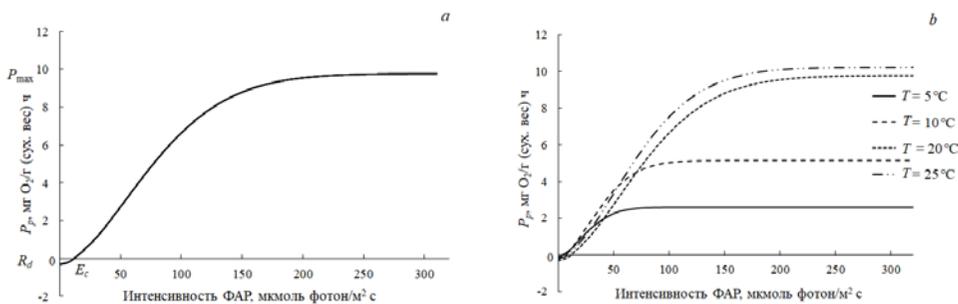
где P_r – удельная скорость роста; E – удельная скорость выделения растворенных органических веществ в процессе жизнедеятельности водоросли; m – коэффициент, учитывающий разрушение и отрыв талломов, а также выедающие водорослей морскими животными.

Макроводоросли, будучи автотрофами, увеличивают свою массу в процессе фотосинтеза органических веществ. Скорость фотосинтеза зависит от нескольких факторов, главным из которых является интенсивность падающего потока фотосинтетически активной радиации, или сокращенно ФАР I . В экологии принято измерять эту величину в микромолях фотонов на единицу площади в единицу времени (мкмоль фотон/м² с). Выразим удельную скорость фотосинтеза P_p в единицах кислорода, выделяемого в течение часа одним граммом сухого вещества водоросли (мг O₂ / г (сух. вес) ч). Функция зависимости этой величины от интенсивности светового потока называется в экологии PI -кривой и может быть аппроксимирована формулой

$$P_p = (P_{\max} + R_d) \left(1 - e^{\frac{-\alpha I^{1.7}}{(P_{\max} + R_d) E_c}}\right) - R_d, \quad (2)$$

где P_{\max} – максимальная скорость фотосинтеза (мг O₂ / г (сух. вес) ч); α – наклон PI -кривой при малых значениях светового потока; R_d – темновое дыхание, т. е. количество кислорода, которое водоросль поглощает из окружающей среды и затрачивает на дыхание при отсутствии процесса фотосинтеза; E_c – компенсаторный световой пункт PI -кривой, т. е. световой поток, при ко-

тором затраты кислорода на дыхание уравниваются выделением кислорода в процессе фотосинтеза (рис. 1, *a*).



Р и с. 1. Зависимость удельной скорости фотосинтеза от интенсивности освещения (*a*); *PI*-кривые для грацилярии при разных значениях температуры воды (*b*)

F i g. 1. Dependence of the photosynthesis specific rate upon the radiation (*a*); *PI*-curves for *Gracilaria* at different water temperature values (*b*)

Значение P_p в $\text{мг O}_2 / \text{г (сух. вес) ч}$ легко пересчитывается в удельную продукцию нового органического вещества в единицах углерода ($\text{мг C} / \text{г (сух. вес) ч}$). Используя данные о среднем содержании углерода в тканях водорослей [17], можно затем перейти к сухому весу, поскольку именно относительно единиц сухого веса водорослей в литературе приводятся данные о максимально возможных скоростях протекания физиологических процессов.

Параметры *PI*-кривой зависят от температуры воды и солености. В работе [18, с. 747] приводятся натурные данные о вариабельности фотосинтетических параметров красной водоросли грацилярии в зависимости от изменений температуры, солености и интенсивности освещения. Используя эти данные, мы построили *PI*-кривые для значения солености 20‰ (рис. 1, *b*). Как видно из рисунка, влияние температуры весьма существенно и скорость фотосинтеза зимой и летом может отличаться в несколько раз при одном и том же уровне солнечной радиации.

Интенсивность светового потока, который доходит до растений донного фитоценоза, зависит от глубины, количества взвешенных минеральных и органических частиц в воде, включая фито- и зоопланктон. Кроме того, затеняющее действие на растения нижних ярусов оказывают верхние ярусы фитоценоза. Все это необходимо учитывать в модели для адекватного описания биохимических процессов и, соответственно, потоков вещества между фитоценозом и окружающей средой.

Помимо освещенности и температуры воды, скорость фотосинтеза лимитируется содержанием необходимых минеральных веществ в тканях водоросли. Следуя работам [10, 11], введем функцию зависимости скорости фотосинтеза от содержания биогенных веществ в клетках водоросли, применяя эмпирическое соотношение, впервые предложенное в работе [19] для скорости роста фитопланктона, несколько модифицировав его для учета максимально возможного содержания нутриента в тканях водорослей:

$$P_r = P_p \left(\frac{Q - Q_{\min}}{Q_{\max} - Q_{\min}} \right), \quad (3)$$

где Q – содержание нутриента в тканях; P_p – скорость фотосинтеза при максимальном содержании нутриента Q_{\max} ; Q_{\min} – минимальная концентрация нутриента в тканях, при которой процессы продуцирования приостанавливаются (здесь для простоты модели мы объединяем две фазы процесса фотосинтеза – образование сахаров и синтез органического вещества – в одну). Для учета влияния двух основных биогенных веществ, обеспечивающих рост тканей водорослей, – азота и фосфора – используем закон лимитирующего фактора Либиха:

$$P_r = P_p \min(f(Q_N), f(Q_P)), \quad (4)$$

$$f(Q_P) = \frac{Q_P - Q_P^{\min}}{Q_P^{\max} - Q_P^{\min}}, \quad (5)$$

$$f(Q_N) = \frac{Q_N - Q_N^{\min}}{Q_N^{\max} - Q_N^{\min}}, \quad (6)$$

где Q_P и Q_N – содержание фосфора и азота в тканях водорослей (мкмоль/г (сух. вес)); Q_P^{\min} , Q_N^{\min} , Q_P^{\max} и Q_N^{\max} – минимальные и максимальные концентрации азота и фосфора. Скорость изъятия растворенных минеральных форм азота (V_N) и фосфора (V_P) в зависимости от концентрации в морской воде обычно представляют в виде закона Михаэлиса – Ментен

$$V_N = V_N^{\max} \frac{[N]}{K_N + [N]}, \quad V_P = V_P^{\max} \frac{[P]}{K_P + [P]}, \quad (7)$$

где V_N^{\max} , V_P^{\max} – максимально возможные скорости поглощения при достаточно высокой концентрации нутриента в воде (уровень насыщения), $[P]$, $[N]$ – концентрации фосфора и азота в морской воде; K_P , K_N – константы полунасыщения. При помещении водоросли с низким содержанием азота или фосфора в воду, богатую этим нутриентом, скорость изъятия высока, а затем она постепенно снижается до некоего стабильного уровня. По достижении насыщения (максимально возможного содержания в тканях) дальнейшее поглощение элемента из окружающей среды прекращается. По аналогии с закономерностями, установленными эмпирически для фитопланктона [20], следуя авторам работы [11], введем соотношение, связывающее скорость изъятия с концентрацией биогенов в тканях:

$$V_{N_r} = V_N^{\max} \left(1 - \frac{Q_N - Q_N^{\min}}{Q_N^{\max} - Q_N^{\min}} \right), \quad (8)$$

$$V_{P_r} = V_P^{\max} \left(1 - \frac{Q_P - Q_P^{\min}}{Q_P^{\max} - Q_P^{\min}} \right). \quad (9)$$

По мере изъятия биогенных веществ из окружающей среды происходит их накопление в тканях водоросли и синтез нового органического вещества, на

который также затрачиваются изъятые из воды нутриенты. Изменение в содержании азота и фосфора в тканях, по аналогии с моделью роста фитопланктона [10], запишем в виде обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\frac{dQ_N}{dt} = V_{N_r} \frac{[N]}{K_N + [N]} - P_r Q_N, \quad (10)$$

$$\frac{dQ_P}{dt} = V_{P_r} \frac{[P]}{K_P + [P]} - P_r Q_P. \quad (11)$$

При достаточном содержании биогенных элементов в морской воде их содержание в тканях стабилизируется (рис. 2). Оценить его можно, приравняв к нулю левые части уравнений (8), (9). Сначала найдем решение для элемента, лимитирующего рост водоросли. Стационарное содержание азота Q_{lim}^{st} в тканях водоросли рассчитывается решением квадратного уравнения

$$P_{max} (Q_{lim}^{st2}) + (V_{lim} - P_{max} Q_{lim}^{min}) Q_{lim}^{st} - V_{lim} Q_{lim}^{max} = 0, \quad (12)$$

где V_{lim} определяется по формуле (7). Вычислив стационарное содержание лимитирующего рост элемента, находим стационарное содержание нелимитирующего элемента:

$$Q_{unlim}^{st} = \frac{V_{unlim} Q_{unlim}^{max}}{P_{max} (Q_{unlim}^{max} - Q_{unlim}^{min}) f(Q_{lim}^{st}) + V_{unlim}}, \quad (13)$$

где

$$f(Q_{lim}^{st}) = \frac{Q_{lim}^{st} - Q_{lim}^{min}}{Q_{lim}^{max} - Q_{lim}^{min}}. \quad (14)$$

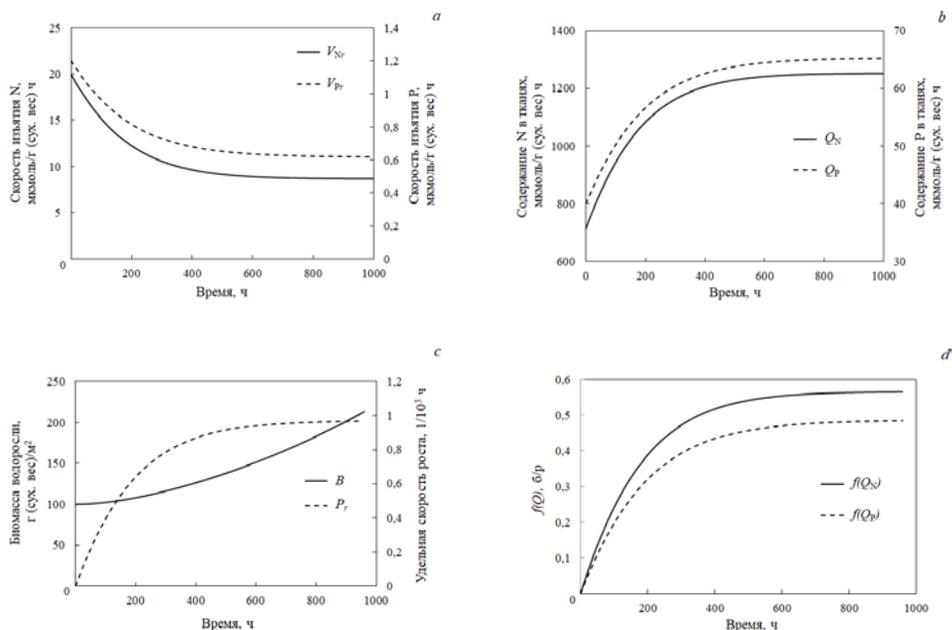
Т а б л и ц а 1
Table 1

Числовые значения параметров и внешних условий в уравнениях (8)–(11), заданные для расчета кривых на рис. 2, $P_r = 0,002$ (ч⁻¹)
Numerical values of the parameters and the external conditions in the equations (8)–(11) preset for calculating the curves in Fig. 2, $P_r = 0.002$ (h⁻¹)

Биогенный элемент / Biogenic element	Q_{min} , мкмоль/г (сух. вес) / Q_{min} , μmol/g (dry weight)	Q_{max} , мкмоль/г (сух. вес) / Q_{max} , μmol/g (dry weight)	Константа полунасыщения, мкмоль/л / Half-saturation constant, μM	V_{max} , мкмоль/г (сух. вес) ч / V_{max} , μmol/g (dry weight) h	Концентрация нутриента в воде, мкмоль/л / Nutrient concentration in water, μM
N(NO ₃)	714	1700	30,7	20,0	5,00
P(PO ₄)	40	92	2,7	1,2	0,31

Как видно из полученных соотношений (12), (13), стационарные значения содержания азота и фосфора в тканях обусловлены балансом между поглощением этих элементов из морской воды и затратами на рост новых тканей (продукционные процессы). В зависимости от соотношения эмпириче-

ских значений максимальной скорости изъятия, константы полунасыщения, максимальной скорости роста водоросли при определенных внешних условиях (освещенность, концентрация биогенных элементов в морской воде, температура) устанавливаются те или иные концентрации азота и фосфора в тканях водоросли. В табл. 1 представлены данные, использованные для расчета стационарного состояния модели (рис. 2). В этом расчете использованы функциональные параметры для бурой водоросли фукуса (*Fucus vesiculosus*) по данным работы [14]. Как видно на графике (рис. 2, *d*), в данном случае лимитирующим элементом является фосфор.

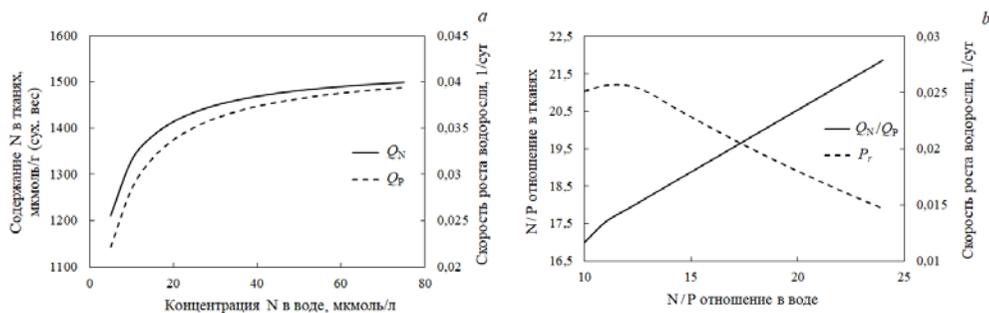


Р и с. 2. Расчет стационарного значения содержания азота и фосфора в тканях растущей водоросли при постоянных концентрациях биогенных элементов в морской воде по модели (1)–(11): *a* – реальные скорости изъятия; *b* – содержание азота и фосфора в тканях; *c* – биомасса водоросли B и ее удельная скорость роста P_r ; *d* – функции лимитирования роста $f(Q_N)$, $f(Q_P)$

F i g. 2. Calculation of steady state values of the nitrogen and phosphorus content in the tissues of growing algae at constant concentrations of biogenic elements in seawater using the model (1)–(11): *a* – actual uptake rates; *b* – nitrogen and phosphorus content in alga tissues; *c* – algae biomass B and its specific growth rate P_r ; *d* – growth limitation function $f(Q_N)$, $f(Q_P)$

Рассмотрим, как влияют внешние условия на значения стационарного содержания азота и фосфора в тканях водоросли. На рис. 3, *a* показан рост Q_N^{st} в зависимости от концентрации неорганических соединений азота в морской воде. При сохранении соотношения N / P аналогично Q_N^{st} повышается и стационарное содержание фосфора в тканях. Скорость роста водоросли ожидаемо увеличивается. Значение отношения Q_N / Q_P при этом незначительно меняется, оставаясь в пределах 18–20. При существенном отличии Q_N / Q_P от соотношения Редфилда скорость роста водоросли замедляется из-за

нарушения баланса между нутриентами (рис. 3, *b*). Отношение N / P в тканях водорослей растет за счет снижения содержания фосфора.



Р и с. 3. Влияние роста концентрации нутриентов в воде на стационарное содержание азота и фосфора в тканях водоросли при сохранении молярного отношения N / P (*a*); влияние молярного отношения N / P в воде на соотношения стационарных Q_N / Q_P и скорость роста водоросли (*b*)

Fig. 3. Impact of growth of nutrient concentration in water on steady state content in alga tissues at constant N / P in water (*a*); impact of N / R ratio increase in water on steady state nutrients content in alga tissue and its growth rate (*b*)

Мы подробно рассмотрели соотношения, необходимые для расчета реальной удельной скорости роста водоросли P_r из уравнения (1), которые учитывают процессы фотосинтеза, дыхания, изъятия биогенных элементов из морской воды. Скорость этих процессов в свою очередь зависит от содержания элементов в тканях. Второй член правой части уравнения (1) – скорость выделения органических соединений. Согласно данным исследований [21, 22], интенсивность выделения органических метаболитов макроводорослями является функцией температуры и освещенности. Она пропорциональна скорости роста P_r в светлое время суток, что говорит о связи процессов фотосинтеза и обмена. В темное время суток выделение органических метаболитов не прекращается, но его скорость существенно снижается. В работе [22] приводятся сведения о коррелированности скорости дыхания и выделения метаболитов в темное время суток. Опираясь на эти данные, выразим интенсивность выделения органических соединений в единицах углерода в виде линейной зависимости

$$E = k_1 P_r \quad (15)$$

на свету и

$$E = k_2 R_d \quad (16)$$

в темноте.

Количество выделенного органического азота и фосфора в составе метаболитов будем оценивать в пропорции Q_N / Q_P . Последний член уравнения (1) зависит от интенсивности отмирания водорослей и их выедания морскими животными. Коэффициент m должен определяться эмпирически по результатам наблюдений, и вывести его из каких-то теоретических построений не представляется возможным. В литературе принято задавать отмирание пропорциональным биомассе водорослей. В работе [23, с. 747] приводятся дан-

ные для нескольких групп водорослей: коэффициенты пропорциональности изменяются в интервале от 0,005 до 0,02 (1/сут).

Эмпирические коэффициенты в параметризациях (2), (7) по сути определяют модельные стационарные значения содержания азота и фосфора и соотношение $C : N : P$ в тканях водоросли. Недостаток того или другого биогенного элемента или низкая скорость поглощения его из морской воды тормозит рост водоросли вследствие того, что нарушается баланс между азотом и фосфором в тканях. Знание эмпирических характеристик обменных процессов (кинетические и фотосинтетические параметры) чрезвычайно важно для практического применения модели (1)–(11) с целью оценки потоков вещества и энергии в экосистеме прибрежной зоны. Как уже было сказано выше, эти параметры существенно зависят от морфологических характеристик водоросли, описываемых отношением площади поверхности к весу SA / W . Максимальные скорости изъятия нутриентов V^{\max} увеличиваются с ростом удельной площади поверхности, константы полунасыщения имеют отрицательную корреляцию с данной морфологической характеристикой [5, 24]. В литературе приводится множество оценок V^{\max} и K_P , K_N , однако разброс значений этих параметров даже у одного и того же вида макроводорослей очень велик. Разные авторы дают оценки, различающиеся на порядок. По всей видимости, это связано с неодинаковыми условиями проведения экспериментов. Кинетические параметры оцениваются по кривой Михаэлиса – Ментен, которой аппроксимируют полученные значения скорости изъятия при разных концентрациях нутриента в среде. На процесс поглощения оказывают влияние температура, соленость, концентрация биогенных элементов в воде, начальное содержание нутриента в тканях водоросли, морфологические особенности макроводоросли, обитающей в данном регионе. В работе [25] приведены данные о максимальных скоростях и константах полунасыщения для двух массовых видов водорослей, определенных по измерениям скоростей поглощения аммония, нитратов и фосфатов в интервалах времени 0–30, 30–60, 60–120, 120–180 мин. Полученные оценки различаются в 5–10 раз. Изменчивость условий проведения экспериментов и региональные особенности морфологии водорослей обуславливают вариативность данных характеристик.

Более репрезентативные зависимости дает осреднение данных характеристик внутри морфофункциональных групп [15]. В указанной работе приводятся регрессионные уравнения для содержания азота в тканях, скорости дыхания, чистой и валовой скорости фотосинтеза и удельной скорости роста в зависимости от отношения SA / V , полученные по результатам обработки эмпирических данных для 38 видов макроводорослей. Аналогичные регрессионные уравнения были выведены нами для кинетических параметров на основании анализа данных, приведенных в работах [14, 26]. Согласно классификации [27], выделяют следующие морфофункциональные группы макроводорослей по типу таллома: 1 – с тонким пластинчатым талломом; 2 – с нитчатым талломом; 3 – с более грубым разветвлённым талломом; 4 – с толстым талломом в виде ветвей или пластин (табл. 2).

Т а б л и ц а 2
T a b l e 2

**Кинетические параметры K_m (мкмоль/л) и V^{max} (мкмоль/г (сух. вес) ч)
для морфофункциональных групп макроводорослей
Kinetic parameters K_m (μM) and V^{max} ($\mu\text{mol/g}$ (dry weight) h) for
the morphofunctional group of algae**

Виды макроводорослей / Species of macroalgae	SA / V	K_P	V_P^{max}	K_{NO_3}	$V_{NO_3}^{max}$	K_{NH_4}	$V_{NH_4}^{max}$
Морфофункциональная группа 1 / Morphofunctional group 1							
<i>Chaetomorpha linum</i>	237,0	10,35	21,52	3,00	30,00	13,00	132,00
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	408,5	2,12	11,13	4,34	63,79	3,60	54,43
<i>Enteromorpha ahlneriana</i>	529,0	1,51	4,59	1,73	27,80	16,64	150,00
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	315,0	8,10	13,90	43,70	237,30	66,40	439,10
<i>Enteromorpha prolifera</i>	529,0	–	–	7,81	122,20	8,53	138,40
<i>Ulva lactuca</i>	400,0	3,65	8,77	5,00	20,00	20,50	225,50
Морфофункциональная группа 2 / Morphofunctional group 2							
<i>Ceramium tenuicorne</i>	191,0	1,00	0,78	3,91	18,67	16,93	143,43
<i>Cladophora glomerata</i>	569,0	0,48	3,61	5,27	115,72	32,68	327,83
<i>Cladophora serica</i>	645,0	1,00	6,58	5,00	17,00	13,00	122,00
<i>Pterocladia capillacea</i>	80,0	–	–	14,19	14,2	45,00	65,00
<i>Rhodomela confervoides</i>	207,9	1,03	0,64	4,46	12,14	23,86	38,07
<i>Elachista fucicola</i>	1042,3	–	–	1,94	17,57	20,93	133,86
<i>Pilayella littoralis</i>	1694,0	15,40	44,20	116,4	300,1	66,6	466,70
Морфофункциональная группа 3 / Morphofunctional group 3							
<i>Apophlaea lyallii</i>	14,9	–	–	9,26	2,19	42,08	11,56
<i>Chordaria flagelliformis</i>	100,0	–	–	5,10	5,93	4,35	61,95
<i>Codium fragile</i>	8,9	–	–	5,00	9,00	25,00	81,00
<i>Gracilaria foliifera</i>	30,0	–	–	2,48	9,71	1,6	23,82
<i>Gracilaria pacifica</i>	30,0	–	–	6,00	4,00	10,00	30,00
<i>Phyllophora truncata</i>	8,9	–	–	9,21	1,69	7,93	9,71
Морфофункциональная группа 4 / Morphofunctional group 4							
<i>Chorda filum</i>	17,0	0,62	1,38	0,60	6,63	3,44	23,64
<i>Fucus distichus</i>	30,0	–	–	3,50	20,00	4,00	60,00
<i>Fucus spiralis</i>	34,0	5,34	0,75	6,70	17,56	7,47	23,51
<i>Fucus vesiculosus</i>	33,7	11,17	1,05	24,69	9,29	14,93	24,62
<i>Furcellaria lumbricalis</i>	20,5	2,97	0,13	15,29	3,19	6,53	4,88
<i>Scytothamnus australis</i>	19,2	–	–	17,74	10,26	42,8	76,24
<i>Xiphophora gladiata</i>	15,6	–	–	20,97	5,19	36,69	8,72

На рис. 4 в двойном логарифмическом масштабе представлены зависимости максимальной скорости изъятия и ее отношения к константе полунасыщения, осредненные в пределах группы, от удельной поверхности талломов. Полученные функции позволяют дать предварительные оценки интересующих нас характеристик. В дальнейшем эти зависимости можно уточнять, проводя специальные лабораторные эксперименты.

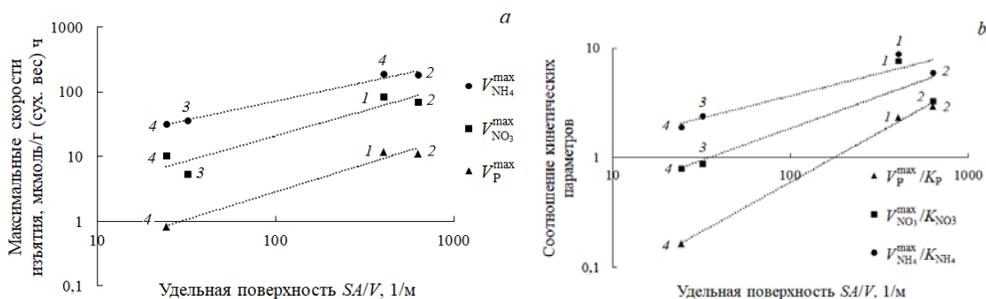


Рис. 4. Графики зависимости осредненных в пределах морфофункциональной группы кинетических параметров от средней удельной поверхности талломов (цифрами указаны номера групп)

Fig. 4. Graphs of dependence of the kinetic parameters averaged within the framework of the morphofunctional group upon the thalli mean specific surface (numbers denote the group numbers)

Обсуждение результатов

В качестве теста приведем расчеты годовой динамики всех перечисленных выше характеристик макроводоросли грацилярии, кинетические и фотосинтетические параметры которой известны по литературным данным [18, 28], при заданных температуре воды, инсоляции, концентрации нутриентов в воде (рис. 5). Коэффициент m в уравнении (1) задан равным 0,007 1/сут. [23], $k_1 = 0,25$, $k_2 = 1$ (15).

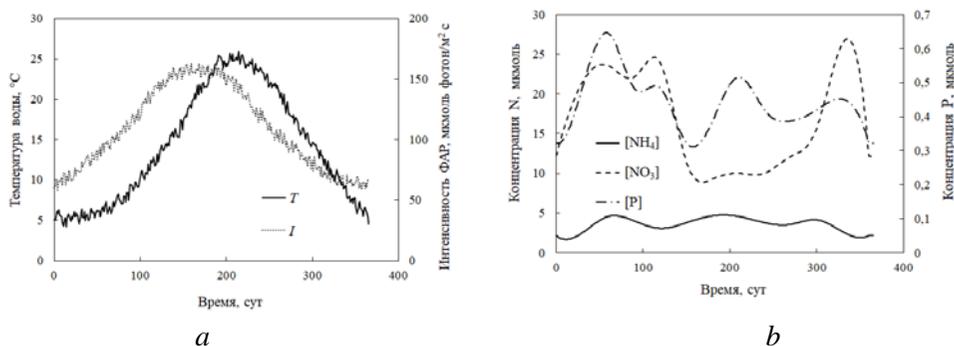


Рис. 5. Годовая изменчивость внешних (управляющих) переменных: 1 – температура воды, 2 – интенсивность падающего излучения, 3 – концентрация аммония в воде, 4 – нитратов, 5 – фосфатов (Ялта-порт, 2005 – 2010 гг., по данным [29])

Fig. 5. Annual variability of the external (control) variables: water temperature – 1, intensity of PAR – 2, concentrations of ammonium – 3, nitrates – 4 and phosphates – 5 in the seawater (port of Yalta, 2005 – 2010, based on the data in [29])

Рис. 6 иллюстрирует результаты численного интегрирования системы уравнений (1)–(11), (15), (16) в течение одного модельного года с шагом 1 ч. В начальный момент задается близкое к минимуму содержание азота и фосфора в тканях водоросли, и поэтому в первые несколько суток происходит быстрое насыщение тканей: высокая скорость изъятия приводит к стабилизации содержания азота и фосфора на уровне (рис. 6 *c, d*), который определяется внешними условиями и кинетическими параметрами водоросли. Квазистационарный уровень содержания азота устанавливается быстрее, чем фосфора. Из этого можно заключить, что рост водоросли в данных условиях лимитирован концентрацией фосфора в воде. Молярное соотношение углерода, азота и фосфора в тканях водорослей меняется от 390 : 21 : 1 до 510 : 25 : 1.

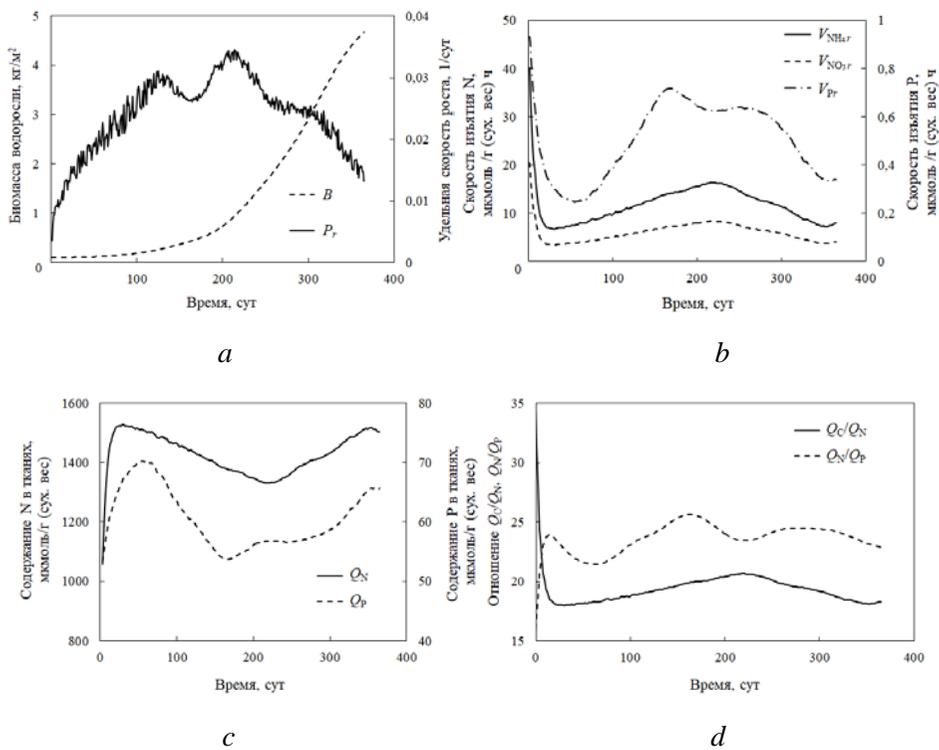


Рис. 6. Результаты численного имитационного эксперимента
Fig. 6. Results of the numerical simulation experiment

Были произведены расчеты количества кислорода, выделяемого водорослями в течение года, а также азота и фосфора, поглощаемого ими из морской воды. Из расчета на 1 т сухого веса водорослей за год выделено 7,32 т кислорода, изъято неорганических соединений азота 180 кг и фосфора 17 кг. Из этого количества 74 кг азота и 7 кг фосфора аккумулировано в тканях макроводорослей, 53 кг азота и 5 кг фосфора выделено в виде растворенного органического вещества. На следующий уровень трофической сети (рыбы

и бентосные организмы) поступило 53 кг азота и 5 кг фосфора. Сравнение этих оценок с опубликованными данными [23, 30] показывает, что модельные расчеты дают близкие к натурным данным абсолютные и относительные величины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Блинова Е. И., Сабурин М. Ю., Беленикина О. А. Состояние фитоценозов и выращивание цистозир в Черном море // Рыбное хозяйство. 1991. № 12. С. 42–45.
2. Taylor R. B., Peek J. T. A., Rees T. A. V. Scaling of ammonium uptake by seaweeds to surface area: volumetric:geographical variation and the role of uptake by passive diffusion // Marine Ecology Progress Series. 1998. Vol. 169. P. 143–148. doi:10.3354/meps169143
3. Rosenberg G., Ramus J. Uptake of inorganic nitrogen and seaweed surface area: Volume ratio // Aquatic Botany. 1984. Vol. 19, iss. 1–2. P. 65–72. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(84\)90008-1](https://doi.org/10.1016/0304-3770(84)90008-1)
4. Поповичев В. Н., Егоров В. Н. Кинетические закономерности фосфорного обмена черноморской бурой водоросли *Cystoseira barbata* // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8, № 1. С. 55–66. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1000> (дата обращения: 14.01.2019).
5. Hein M., Pedersen M. F., Sand-Jensen K. Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae // Marine Ecology Progress Series. 1995. Vol. 118. P. 247–253. doi:10.3354/meps118247
6. Nielsen S. L., Sand-Jensen K. Allometric settling of maximal photosynthetic growth rate to surface/volume ratio // Limnology and Oceanography. 1990. Vol. 35, iss. 1. P. 177–180. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.1.0177>
7. Zimmerman R. C., Smith R. D., Alberte R. S. Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation of the effects of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina* // Marine Ecology Progress Series. 1987. Vol. 41. P. 167–176. URL: <https://www.int-res.com/articles/meps/41/m041p167.pdf> (date of access: 14.01.2019).
8. Modeling and optimization of algae growth / A. R. Thornton [et al.] // Proceedings of the 72nd European Study Group Mathematics with Industry (SWI 2010, Amsterdam, The Netherlands, January 25–29, 2010) / Eds. J. Frank [et al.]. Amsterdam : Centrum voor Wiskunde en Informatica, 2010. P. 54–85. URL: <https://pure.tue.nl/ws/portalfiles/portal/3131725/Metis246010.pdf> (date of access: 14.01.2019).
9. Principles of the light-limited chemostat: theory and ecological applications / J. Huisman [et al.] // Antonie van Leeuwenhoek. 2002. Vol. 81, iss. 1–4. P. 117–133. <https://doi.org/10.1023/A:1020537928216>
10. Klausmeier C. A., Litchman E., Levin S. A. Phytoplankton growth and stoichiometry under multiple nutrient limitation // Limnology and Oceanography. 2004. Vol. 49, iss. 4, part 2. P. 1463–1470. doi:10.4319/lo.2004.49.4_part_2.1463
11. Biber P. D., Harwell M. A., Cropper Jr. W. P. Modeling the dynamics of three functional groups of macroalgae in tropical seagrass habitats // Ecological Modelling. 2004. Vol. 175, iss. 1. P. 25–54. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.10.003>
12. Капков В. И., Шошина Е. В., Беленикина О. А. Биоремедиация морских прибрежных экосистем: использование искусственных рифов // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2016. Т. 19, № 1–2. С. 286–295. doi:10.21443/1560-9278-2016-1/2-286-295

13. Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Празукин А. В. Биологические поверхности многоуровневых фитосистем и расчет их численных характеристик // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3, № 3. С. 61–77. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/763> (дата обращения: 14.01.2019).
14. Wallentinus I. Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies // Marine Biology. 1984. Vol. 80, iss. 2. P. 215–225. <https://doi.org/10.1007/BF02180189>
15. Santos de los C. B., Pérez-Lloréns J. L., Vergara J. J. Photosynthesis and growth in macroalgae: linking functional-form and power-scaling approaches // Marine Ecology Progress Series. 2009. Vol. 377. P. 113–122. <https://doi.org/10.3354/meps07844>
16. Васечкина Е. Ф., Ярин В. Д. Объектно-ориентированное моделирование экосистемы прибрежной зоны моря // Морской гидрофизический журнал. 2009. № 5. С. 53–78.
17. Atkinson M. J., Smith S. V. C : N : P ratios of benthic marine plants // Limnology and Oceanography. 1983. Vol. 28, iss. 3. P. 568–574. <https://doi.org/10.4319/lo.1983.28.3.0568>
18. Phooprong S., Ogawa H., Hayashizaki K. Photosynthetic and respiratory responses of *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss collected from Kumamoto, Shizuoka and Iwate, Japan // Journal of Applied Phycology. 2008. Vol. 20, iss. 5. P. 743–750. doi:10.1007/s10811-007-9253-9
19. Droop M. R. Vitamin B₁₂ and marine ecology. IV. The kinetics of uptake, growth and inhibition of *Monochrysis lutheri* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1968. Vol. 48, iss. 3. P. 689–733. <https://doi.org/10.1017/S0025315400019238>
20. Droop M. R. Some thoughts on nutrient limitation in algae // Journal of Phycology. 1973. Vol. 9, iss. 3. P. 264–272. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1973.tb04092.x>
21. Хайлов К. М., Булакова З. П. Динамика выделения органических метаболитов морскими организмами // Биология моря. К. : Наукова Думка, 1968. Вып. 15. С. 207–218. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1478> (дата обращения: 14.01.2019).
22. Barrón C., Apostolaki E. T., Duarte C. M. Dissolved organic carbon release by marine macrophytes // Biogeosciences Discuss. 2012. Vol. 9. P. 1529–1555. <https://doi.org/10.5194/bgd-9-1529-2012>
23. The invasive macroalgae *Gracilaria vermiculophylla* – effects of salinity, nitrogen availability, irradiance and grazing on the growth rate : Master thesis / A. T. Jensen [et al.]. Department of Environmental, Social and Spatial Change, Roskilde University, Denmark. 2011. URL: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=AV2012058280> (date of access: 14.01.2019).
24. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. К. : Наукова Думка, 1992. 280 с. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1464> (дата обращения: 14.01.2019).
25. Lotze H. K., Schramm W. Ecophysiological traits explain species dominance patterns in macroalgal blooms // Journal of Phycology. 2000. Vol. 36, iss. 2. P. 287–295. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99109.x>
26. Rees T. A. V. Safety factors and nutrient uptake by seaweeds // Marine Ecology Progress Series. 2003. Vol. 263. P. 29–42. doi:10.3354/meps263029
27. Littler M. M., Littler D. S. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model // The American Naturalist. 1980. Vol. 116, no. 1. P. 25–44. doi:10.1086/283610

28. *Auby I.* Mesure de l'absorption des nutriments (Ammonium - Nitrate - Phosphate) par les thalles de *Gracilaria verrucosa* de l'étang du 'Méjean. [Arles, France] : Station Biologiquedela Tourdu Valat, 1995. 7 p. URL: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00148/25956/24047.pdf> (date of access: 14.01.2019).
29. Оценка гидрохимического режима прибрежных вод Ялтинского залива / Е. Е. Совга [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2014. № 3. С. 48–59.
30. *Ковардаков С. А., Ковригина Н. П., Изместьева М. А.* Донный фитоценоз в акватории до мыса Айя и его вклад в процессы самоочищения // Системы контроля окружающей среды. Севастополь : МГИ, 2004. С. 250–257. URL: https://scholar.google.ru/scholar_host?q=info:UIV8eFFhjQMJ:scholar.google.com/&output=viewport&pg=251&hl=ru&as_sdt=0,5 (дата обращения: 15.01.2019).

Об авторах:

Васечкина Елена Фёдоровна, заместитель директора по научно-методической и образовательной работе, ФГБУН МГИ (299011, Россия, Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), доктор географических наук, **ORCID ID:** 0000-0001-7007-9496, **Scopus Author ID:** 6507481336, vasechkina.elena@gmail.com

Филиппова Татьяна Александровна, инженер отдела системного анализа, ФГБУН МГИ (299011, Россия, Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), deryabina1993@yandex.ru