

## Моделирование химико-биологических процессов роста морских трав

Т. А. Филиппова <sup>✉</sup>, Е. Ф. Васечкина

*Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия*  
<sup>✉</sup> [filippovata@mhi-ras.ru](mailto:filippovata@mhi-ras.ru)

Поступила в редакцию 01.06.2022; одобрена после рецензирования 07.07.2022;  
принята к публикации 09.09.2022.

### *Аннотация*

**Цель.** Цель настоящего исследования – разработка имитационной модели роста морских трав для качественного и количественного описания химико-биологических процессов взаимодействия морских трав со средой.

**Методы и результаты.** Представлена имитационная модель роста морской травы zostеры как доминанты фитосоценозов морских трав в прибрежных районах Черного моря. Основой модели является система дифференциальных уравнений, описывающих процессы фотосинтеза, поглощения из среды соединений биогенных элементов (азот и фосфор), продуцирования органического вещества и выделения кислорода и органических веществ в морскую среду. Управляющими параметрами в модели являются температура воды, интенсивность фотосинтетически активной радиации, концентрации нитратов, аммония и фосфатов в воде и поровых водах. Тестовые расчеты по модели проведены для центральной части залива Донузлав. По модели рассчитаны масса изъятых азота и фосфора, кислорода, взвешенного и растворенного органического вещества, поступивших в окружающую среду с одного квадратного метра, занимаемого зарослями zostеры. С глубины один метр в течение года выделяется 1 кг кислорода, продуцируется 0,6 кг углерода, поглощается 64 г азота (47 г из воды и 17 г из поровых вод) и 5 г фосфора.

**Выводы.** Предложенная модель позволяет оценить скорость роста морских трав, количество поглощенных биогенных элементов, выделившийся кислород, образовавшееся и выделившееся органическое вещество, концентрацию азота и фосфора в тканях растений. Качественные и количественные оценки процессов роста морской травы zostеры соответствуют натурным данным, представленным в литературных источниках. Показано, что разработанная модель может использоваться в качестве блока комплексной экологической модели – инструмента для количественной оценки интенсивности химико-биологических процессов, протекающих в прибрежных районах, имеющих риск развития гипоксии.

**Ключевые слова:** морская экосистема, моделирование, морские травы, zostера, фотосинтез, метаболические процессы, Донузлав


**Благодарности:** выражаем глубокую благодарность Николаю Николаевичу Дьякову, канд. геогр. наук, члену-корреспонденту Крымской академии наук за предоставленные данные по заливу Донузлав. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ФИЦ МГИ по теме FNNN-2021-0005 «Комплексные междисциплинарные исследования океанологических процессов, определяющих функционирование и эволюцию экосистем прибрежных зон Черного и Азовского морей».

**Для цитирования:** Филиппова Т. А., Васечкина Е. Ф. Моделирование химико-биологических процессов роста морских трав // Морской гидрофизический журнал. 2022. Т. 38, № 6. С. 694–708. EDN HHFSMU. doi:10.22449/0233-7584-2022-6-694-708

# Simulation of Chemical and Biological Processes of Seagrass Growth

T. A. Filippova , E. F. Vasechkina

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

 [filippovata@mhi-ras.ru](mailto:filippovata@mhi-ras.ru)

## Abstract

**Purpose.** The paper is purposed at developing a seagrass growth simulation model to describe qualitatively and quantitatively the chemical and biological processes of seagrass interaction with the environment.

**Methods and Results.** The simulation model of the seagrass *Zostera* growth is represented as a dominant of seagrass phytocenoses in the Black Sea coastal areas. The model is based on the system of differential equations describing the processes of photosynthesis, uptake of nutrients (nitrogen and phosphorus) from the environment, production of organic matter, and release of oxygen and organic substances to the marine environment. The model control parameters are water temperature, intensity of photosynthetically active radiation, and concentrations of nitrates, ammonium and phosphates in the sea and pore waters. The model test calculations were carried out for the central part of the Donuzlav Bay that permitted to calculate the amounts of nitrogen and phosphorus uptake from the seawater and bottom, and those of oxygen, suspended and dissolved organic matter released to the environment from 1 sq. m area occupied by *Zostera*. In course of a year, from the 1 m depth, 1 kg of oxygen is released, 0.6 kg of carbon is produced, 64 g of nitrogen (47 g from water and 17 g from pore water) and 5 g of phosphorus are absorbed.

**Conclusions.** The proposed model makes it possible to estimate the growth rate of seagrass, the amount of the nutrients uptake, the released oxygen, the produced and released organic matter, and the nitrogen and phosphorus concentrations in the plant tissues. The qualitative and quantitative assessments of the seagrass *Zostera* growth processes correspond to the field data represented in literature. It is shown that the developed model can be used as a block of an integrated ecological model, namely as a tool for quantitative assessing the intensity of chemical and biological processes in the coastal areas that are at risk of hypoxia.

**Keywords:** marine ecosystem, modeling, seagrasses, *Zostera*, photosynthesis, metabolic processes, Donuzlav

**Acknowledgment:** we are very grateful to N. N. Dyakov, Ph.D. (geography), Corresponding Member of the Crimean Academy of Sciences, for providing the data on the Donuzlav Bay. The investigation was carried out within the framework of the state assignment of the MHI RAS on the theme FNNN-2021-0005 “Complex interdisciplinary studies of oceanologic processes which determine functioning and evolution of eco-systems in the coastal zones of the Black Sea and the Sea of Azov”.

**For citation:** Filippova, T.A. and Vasechkina, E.F., 2022. Simulation of Chemical and Biological Processes of Seagrass Growth. *Physical Oceanography*, 29(6), pp. 674-687. doi:10.22449/1573-160X-2022-6-674-687

## Введение

Морские травы представляют интерес для исследования по многим причинам. Обширное повсеместное распространение позволяет рассматривать их в качестве биоиндикатора состояния морской среды в прибрежной зоне. Заросли трав являются убежищем для множества морских организмов: бентосных животных, некоторых видов рыб, а также основой для роста микроводорослей – эпифитов [1]. В прибрежной полосе морские травы выступают накопителем неорганического азота и фосфора, а в процессе отмирания становятся источником органического вещества и биогенных элементов. Как правило, процессы роста и отмирания морских трав носят сезонный характер. В морях

с низкими зимними температурами воды наблюдается сбрасывание травами листья. Моря с сильным прибрежным волнением характеризуются вырыванием, отламыванием и разрушением листьев растений, происходят массовые выбросы трав на берег. Неприкрепленная масса также опускается на дно, где выступает дополнительным источником органического углерода и биогенных веществ [2].

Не менее важной является способность морских трав пополнять запасы растворенного кислорода в прибрежных районах. Часто мелководные прибрежные зоны подвержены риску возникновения условий, благоприятных для развития гипоксии, что впоследствии приводит к появлению заморозов. Морские травы в процессе фотосинтеза выделяют значительные объемы кислорода, который затем используется для окисления избыточного органического вещества и тем самым препятствует развитию гипоксии на мелководье, что в свою очередь мешает образованию сероводорода. С другой стороны, в темное время суток происходит потребление кислорода травами в процессе дыхания, что может способствовать развитию восстановительной среды в придонной области и поровых водах.

Одним из самых распространенных типов морских трав являются представители рода Взморниковые (*Zosteraceae*). Зостеровые сообщества признаны ключевыми звеньями прибрежных экосистем по классификации Европейской программы *BIOMARE* [3]. Ввиду большой значимости зостеровых сообществ сезонная и годовая динамика биомассы растений представляет несомненный научный интерес. Многолетние наблюдения за изменениями зостеровых фитоценозов позволяют описать их динамику для различных акваторий Мирового океана, однако такие работы не дают информации о влиянии внешних параметров, таких как концентрация биогенных элементов в среде, соленость, температура, инсоляция, прозрачность воды, на динамику биомассы. Наблюдения за зостеровыми комплексами позволяют качественно описать долговременные изменения биомассы. Однако достичь понимания в том, как протекают процессы взаимодействия зостеровых фитоценозов со средой, и дать им количественную характеристику можно только при помощи математического моделирования [4–7].

В работе [4] представлена имитационная модель роста зостеры в Венецианской лагуне. Наблюдаемыми величинами выступают биомассы корней, побегов и листьев. Исследуется влияние на растение физико-химических процессов, происходящих в среде. По результатам выполнения ряда тестовых расчетов с моделью авторы выявили два главных фактора, влияющих на рост зостеры в Венецианской лагуне, это температура и освещенность. В указанной работе большое внимание уделено влиянию волнения на динамику биомассы зостеры ввиду значительных сезонных изменений в ветро-волновом режиме лагуны. Однако для Черного моря в районах произрастания зостеры не наблюдается значительного сезонного изменения режима волнения, поэтому модель можно упростить. Источниками биогенных элементов в модели выступают аммоний и соединения фосфора, но не учтены нитраты, вносящие существенный вклад в процессы поглощения травами биогенных элементов из среды.

Целью исследования [5] является разработка имитационной модели фотосинтеза и роста зостеры. Динамика биомассы листьев зостеры описывается

функциональными зависимостями от внешних параметров среды – освещенности, температуры воды и концентрации в ней биогенных элементов. Результаты тестовых расчетов для годового, четырех- и десятилетнего периодов моделирования показали, что рост zostеры определяется комбинацией температурного и солнечного режимов, а нарушение установленного режима приводит к значительному снижению продуктивности вплоть до полного отмирания биомассы листьев. Преимуществом модели является учет множества процессов взаимодействия растения со средой, однако функциональные зависимости между параметрами среды и характеристиками самого растения верифицированы для Чесапикского залива (Вирджиния, США), что вызывает затруднения при использовании модели для других акваторий.

В работе [6] рассматриваются процессы ассимиляции zostерой аммония, построена численная модель. Авторы изучали влияние освещенности на интенсивность изъятия азота из морской среды. Было показано, что аммоний легче усваивается zostерой, чем нитраты, а количество азота, получаемое из среды в виде аммонийных соединений, больше, чем при усвоении нитратов. В представленной модели достаточно подробно описаны процессы поглощения соединений азота листьями и корнями растения, однако отсутствует описание процесса изъятия из воды соединений фосфора.

Еще одна модель роста биомассы zostеры представлена в работе [7]. Блок динамики биомассы морской травы zostеры и макроводоросли ульвы включен в комплексную экологическую модель. Показано влияние физических параметров среды на рост zostеры, описаны процессы поглощения нитратов, аммония и фосфатов. В работе продемонстрировано влияние на процессы изъятия биогенных элементов апвеллинга и интенсивной адвекции, характерных для залива Сан-Квинтин, Мексика. Однако влияние температуры и освещенности на рост zostеры описано недостаточно, хотя именно эти два параметра среды оказывают ключевое воздействие на динамику биомассы морских трав.

Анализ литературы по моделированию динамики биомассы морских трав показал необходимость разработки математической модели роста *Zostera marina* для побережья Черного моря. Модель должна учитывать влияние следующих параметров среды: температуры воды, освещенности, концентрации аммония, нитратов и фосфатов. В настоящем исследовании представлена такая разработка, которая может использоваться в комплексной экологической модели экосистемы прибрежных районов Черного моря.

### Материалы и методы

В прибрежной зоне Черного моря из морских трав наиболее распространены виды zostеры *Zostera noltii* и *Zostera marina*, это многолетние цветковые растения. В водах Черного моря средняя биомасса *Zostera marina* колеблется в пределах 1–3 кг/м<sup>2</sup> (сырого вещества), а в летний период – местами до 5 кг/м<sup>2</sup> при плотности 916 экз./м<sup>2</sup> [3].

Zостера произрастает преимущественно на песчаных илистых грунтах, образуя мощные ризофитные корневые системы – маты. Для песчаных грунтов Черного моря zostера является опорным структурным растением, образующим прибрежный фитоценоз, убежищем для бентосных животных [8]. Роль zostеры

в биоценозе трудно переоценить, однако известно, что она весьма чувствительна к загрязнениям природной среды: в эвтрофицированных районах ее биомасса снижается в 1,5–2 раза вплоть до полной деградации зарослей [9]. Зостера – активный биоконцентратор тяжелых металлов. Под их влиянием наблюдаются структурно-функциональные изменения в тканях растения, что позволяет использовать его как вид-биоиндикатор [10].

Тестовые расчеты по модели выполнены для центральной части оз. Донузлав, которое расположено в Черноморском районе Крыма и относится к Тарханкутской группе озер. На сегодняшний день оно представляет собой техногенный залив, так как искусственно соединено с акваторией Черного моря [11]. Залив Донузлав является важным объектом для исследования функционирования его экосистемы, поскольку в практически замкнутой акватории с затрудненным водообменом выращивается аквакультура мидий и устриц. Ее влияние на экосистему не изучено, также как и обратное влияние изменений в среде на функционирование плантации.

Залив разделен на три района, отличающихся по своему гидрологическому режиму. По многолетним гидрометеорологическим и гидрохимическим данным, представленным в [11], построен годовой ход температуры воды в верхнем трехметровом слое и интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) на поверхности. Также путем интерполяции среднемесячных данных получены ряды сезонной изменчивости концентраций аммония, фосфора и нитратов в воде. Концентрацию аммония в поровых водах для залива Донузлав полагали равной 100 мкмоль N/л. Подготовленные ряды данных были использованы в качестве внешних управляющих переменных математической модели роста зостеры.

### Описание модели

По аналогии с математической моделью роста макроводорослей [12] запишем уравнение динамики биомассы зостеры в виде балансового соотношения

$$dB/dt = (P_r - eG_r - m)B, \quad (1)$$

где  $B$  – биомасса всех тканей растения: корней, корневища и листьев (г сух. вес/м<sup>2</sup> или г сух. вес/м<sup>3</sup>);  $t$  – время (ч);  $P_r$  – удельная скорость чистой первичной продукции (1/ч);  $G_r$  – удельная скорость валовой первичной продукции (1/ч);  $e = 10\%$  – отношение выделенного растворенного органического вещества в процессе жизнедеятельности водоросли к валовой продукции за то же время [13];  $m = 0,01$  1/сут – коэффициент потери биомассы вследствие механических повреждений, отмирания тканей, выедания морскими животными [14].

Скорость роста тканей растения или скорость чистой первичной продукции зависит от множества внутренних и внешних условий. На эту величину влияют соленость, температура, скорости обменных процессов со средой и между частями растения, концентрации нутриентов как внутри растения, так и в водной среде, освещенность, интенсивность волнения. Скорость роста определяют экспериментально по скорости фотосинтеза, измеряемой чаще всего по количеству выделенного растением кислорода в определенный про-

межутков времени. Взаимосвязь между скоростью фотосинтеза и внешними параметрами среды математически выражает кривая фотосинтеза, так называемая *PI*-кривая. Для каждого вида морских растений тип кривой индивидуален и может быть аппроксимирован несколькими соотношениями, исходя из экспериментально установленных параметров. В модели кривая фотосинтеза для zostеры аппроксимировалась тангенциальной функцией [8, 15, 16]

$$P_p = f(T)[P_{\max} \tanh(\alpha I_k / P_{\max}) - R_d], \quad I_k = I_0 \exp(-\beta h), \quad (2)$$

где  $P_{\max}$  – максимальная скорость фотосинтеза (мг  $O_2$ /(г сух. вес·ч));  $\alpha = 0,07$  мг  $O_2$ /(г сух. вес·ч) – наклон *PI*-кривой при малых значениях светового потока [17];  $R_d$  – темновое дыхание, т. е. количество поглощаемого кислорода, которое растение затрачивает на дыхание и, соответственно, поглощает из окружающей среды в отсутствие процесса фотосинтеза (мг  $O_2$  / (г сух. вес·ч));  $\beta$  – коэффициент поглощения света в воде, зависящий от концентрации взвешенного вещества (1/м).

Температурный эффект среды, влияющий на скорость роста zostеры, аппроксимировался эмпирически полученными в интервале температур 10–27°C зависимостями максимальной скорости фотосинтеза и темнового дыхания zostеры от температуры [18]:

$$P_{\max}(T) = 1,3956 \exp(0,073T), \quad R_d(T) = 0,6027 \exp(0,074T), \quad (3)$$

где  $T$  – температура воды (°C).

Помимо влияния внешних физических факторов скорость роста zostеры зависит от оптимального соотношения концентраций азота и фосфора в тканях [7]. Согласно [19], содержание азота в тканях zostеры может изменяться в интервале 750–4500 мкмоль N / (г сух. вес), содержание фосфора – в интервале 30–120 мкмоль P / (г сух. вес). Рост растения не происходит, если содержание одного из элементов ниже указанного минимума.

Введем лимитирующие функции, ограничивающие рост биомассы при низких концентрациях одного из биогенных элементов [12]:

$$f(Q_N) = (Q_N - Q_N^{\min}) / (Q_N^{\max} - Q_N^{\min}), \quad (4)$$

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

где  $Q_N$  и  $Q_P$  – содержание азота и фосфора в тканях растения (мкмоль N (P))/(г сух. вес);  $Q_N^{\min}$ ,  $Q_P^{\min}$ ,  $Q_N^{\max}$  и  $Q_P^{\max}$  – минимальные и максимальные значения допустимых концентраций азота и фосфора соответственно. Применяя эти функции, запишем более точное соотношение для скорости фотосинтеза в зависимости от температуры воды, освещенности и содержания биогенных элементов в тканях:

$$P_p = [P_{\max}(T) \tanh(\alpha I_k / P_{\max}) - R_d(T)] \min(f(Q_N), f(Q_P)). \quad (6)$$

Удельную скорость роста биомассы zostеры  $P_r$  (1/ч) можно оценить, используя молярное отношение продуцируемого органического углерода и кислорода, выделяемого в процессе фотосинтеза,  $PQ$  (фотосинтетический коэффициент, моль  $O_2$  / моль C), и содержание углерода в сухой массе тканей zostеры  $Q_C$  (г C/(г сух. вес)). Применяя соотношение для  $PQ$  [20], запишем

$$P_C = 12 \cdot 10^{-3} P_p / 32 P_Q, \quad (7)$$

где  $P_C$  – продукция органического углерода (г С / (г сух. вес · ч)). Далее, учитывая долю углерода в сухой массе тканей растения, можно записать формулу для расчета удельной скорости роста:  $P_r = P_C / Q_C$ , или

$$P_r = 0,375 \cdot 10^{-3} P_p / (P_Q Q_C). \quad (8)$$

Соответственно, удельная скорость валовой продукции растения будет определяться следующими соотношениями:

$$G_p = f(T) [P_{\max} \tanh(\alpha I_k / P_{\max})] \min(f(Q_N), f(Q_P)), \\ G_r = 0,375 \cdot 10^{-3} G_p / (P_Q Q_C). \quad (9)$$

На динамику содержания азота и фосфора в тканях zostеры влияют скорость изъятия биогенных элементов из воды и скорость роста тканей. Скорости поглощения азота и фосфора из среды, с одной стороны, зависят от их концентрации в окружающей среде, что можно аппроксимировать законом Михаэлиса – Ментен, и, с другой стороны, лимитируются содержанием элемента в тканях [12]. Максимально возможные скорости изъятия биогенных элементов из среды определяются морфологическими особенностями морских растений и могут зависеть от температуры окружающей среды. Таким образом, уравнения для содержания азота и фосфора в тканях zostеры можно записать следующим образом:

$$dQ_N / dt = V_N^{\max} [1 - (Q_N - Q_N^{\min}) / (Q_N^{\max} - Q_N^{\min})] [N] / (K_N + [N]) - P_r Q_N, \quad (10)$$

$$dQ_P / dt = V_P^{\max} [1 - (Q_P - Q_P^{\min}) / (Q_P^{\max} - Q_P^{\min})] [P] / (K_P + [P]) - P_r Q_P, \quad (11)$$

где  $V_N^{\max}$  и  $V_P^{\max}$  – максимально возможные скорости изъятия азота и фосфора из окружающей среды (мкмоль / (г сух. вес · ч)); квадратные скобки указывают на концентрацию соответствующего элемента в среде (мкмоль/л);  $K_N$ ,  $K_P$  – константы полунасыщения (мкмоль/л). Уравнения (10), (11) справедливы для макроводорослей, однако морские травы имеют корни, и поэтому необходимо учитывать поглощение азота и фосфора из поровых вод грунта, на котором они произрастают.

Основными источниками азота для zostеры выступают нитраты и аммоний, растворенные в водной толще и содержащиеся в донных осадках. Скорости изъятия этих соединений различаются. Учтем вклад в общий процесс изъятия каждого источника азота. Для этого перепишем уравнение (10) в виде

$$dQ_N / dt = V_{NO_3}^{\max} [NO_3] / (K_{NO_3} + [NO_3]) + V_{NH_4(w)}^{\max} [NH_4(w)] / \\ (K_{NH_4(w)} + [NH_4(w)]) + V_{NH_4(b)}^{\max} [NH_4(b)] / (K_{NH_4(b)} + [NH_4(b)]) - P_r Q_N, \quad (12)$$

где  $V_{NO_3}$ ,  $V_{NH_4(w)}$ ,  $V_{NH_4(b)}$  – откорректированные с учетом внутреннего содержания скорости изъятия нитратов из морской воды, аммония из воды (w) и поровых вод (b) соответственно.

Согласно работе [7], будем считать, что существенный вклад в процессы изъятия соединений биогенных элементов из поровых вод вносит только один источник – аммоний. Ввиду малых величин изымаемых нитратов и фосфора из поровых вод их вклад можно не учитывать. Для решения уравнений (1), (11), (12) необходимо определить значения фотосинтетических (определяющих вид

*PI*-кривой) и кинетических параметров – максимальные скорости изъятия биогенных элементов и значения констант полунасыщения. В литературе можно найти значения указанных величин для лабораторных и реальных условий. Используемые при расчетах параметры были подобраны таким образом, чтобы исключить экстремальные условия, которые *in situ* не реализуются. Расчеты по модели проводились при следующих максимальных скоростях изъятия нутриентов и констант полунасыщения (согласно работам [21, 22]):

$$V_{\text{NH}_4(\text{w})}^{\text{max}} = 67,9 \text{ мкмоль N / (г сух. вес.} \cdot \text{ч)} [21],$$

$$K_{\text{NH}_4(\text{w})} = 93,1 \text{ мкмоль N [21],}$$

$$V_{\text{NO}_3}^{\text{max}} = 4,9 \text{ мкмоль N / (г сух. вес.} \cdot \text{ч)} [21],$$

$$K_{\text{NO}_3} = 31,5 \text{ мкмоль N [21],}$$

$$V_{\text{P}}^{\text{max}} = 8,5 \text{ мкмоль P / (г сух. вес.} \cdot \text{ч)} [22],$$

$$K_{\text{P}} = 9,0 \text{ мкмоль P [22],}$$

$$V_{\text{NH}_4(\text{b})}^{\text{max}} = 2,1 \text{ мкмоль N / (г сух. вес.} \cdot \text{ч)} [21],$$

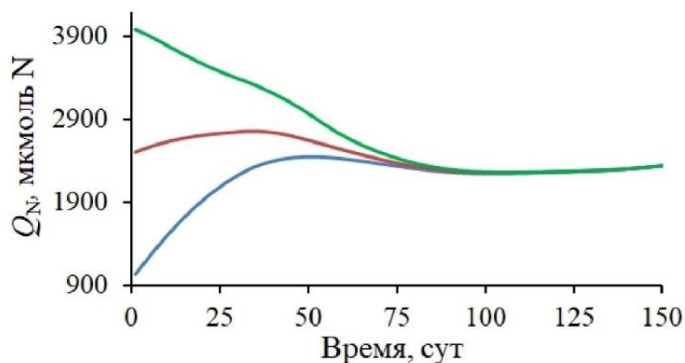
$$K_{\text{NH}_4(\text{b})} = 58,1 \text{ мкмоль N [21].}$$

При больших внешних концентрациях аммония в воде наблюдается замедление процессов его изъятия из донных осадков [20]. Однако для сходного с зостерой по своим морфофункциональным характеристикам вида морской травы *Ruppia maritima* такого эффекта не наблюдается [23]. Проанализировав процессы поглощения морскими травами аммония, мы пришли к выводу, что включать в модель учет ингибирования процессов его изъятия из осадков не следует, так как концентрации аммония, при которой такой эффект может наблюдаться, в Черном море не существует.

В работах [7, 8] показано, что коэффициент потери биомассы зостеры вследствие отмирания и выедания морскими организмами ( $m$  в уравнении (1)) меняется в диапазоне 0,005–0,04 1/сут. В модели он подбирался таким образом, чтобы обеспечить квазистационарность средней биомассы морских трав в течение трехлетнего периода интегрирования уравнений модели при средней сезонной динамике концентраций биогенных элементов в водоеме. Устойчивая динамика биомассы зостеры была получена при значениях данного коэффициента 0,01 1/сут для глубин 0,5 и 1 м, 0,007 1/сут – для глубины 2 м; эти значения были использованы в модели.

Начальная концентрация азота и фосфора в тканях зостеры является еще одним управляющим параметром. Диапазон возможных концентраций достаточно велик, поэтому был проведен ряд экспериментов для определения времени приспособления зостеры к условиям окружающей среды. По полученным результатам можно сделать вывод, что вне зависимости от значения начальной концентрации азота и фосфора в тканях зостеры внутреннее содержание этих элементов адаптируется к внешним условиям (температура, освещенность, концентрации биогенных элементов в среде). Время адаптации увеличивается с глубиной произрастания растения: по нашим расчетам, оно составляет 140 сут для глубины произрастания 0,5 м, 150 сут – для глубины 1 м, 160 сут – для глубины 2 м (рис. 1).





**Р и с. 1.** Изменчивость содержания азота в тканях zostеры в процессе установления стационарного состояния при различных начальных условиях эксперимента

**Fig. 1.** Variability of nitrogen content in the *Zostera* tissues in the process of establishing a stationary state at different initial conditions of the experiment

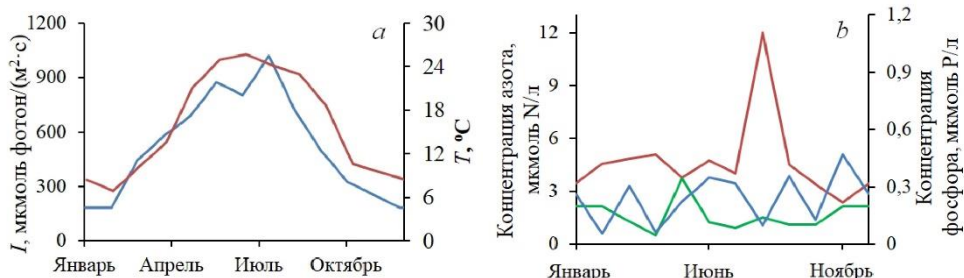
### Обсуждение результатов

Тестовые расчеты по имитационной модели роста zostеры выполнялись для центральной части залива Донузлав. По среднемесячным значениям характеристик среды за 2015–2021 гг. [11] был смоделирован сезонный ход температуры воды, интенсивности ФАР, концентраций соединений биогенных элементов в воде и грунте (рис. 2). Для оценки сезонной изменчивости концентрации общего взвешенного вещества (ОВВ) было недостаточно наблюдений, поэтому выбрано среднее значение 2,7 мг/л для центральной части. При учете затрат кислорода на дыхание в темное время суток на сезонную изменчивость освещенности был наложен суточный ход. Тестовые расчеты выполнялись для трех глубин – 0,5; 1 и 2 м. Глубже, как показали наши расчеты, zostера не может нормально фотосинтезировать вследствие высокого содержания ОВВ в воде, поглощающего свет. Коэффициент поглощения света  $\beta$  рассчитывали по формуле, приведенной в [24].

Входными переменными модели выступают освещенность на поверхности воды, температура воды, концентрации соединений азота и фосфора в воде и грунте. Начальные значения – биомасса zostеры в расчете на квадратный метр дна, содержание азота и фосфора в тканях. Шаг интегрирования 3 ч. На рис. 3 показана годовая динамика величин, характеризующих процессы роста и взаимодействия zostеры с морской средой. Фиксация неорганического углерода и соответственно выделение кислорода рассчитывались по площади в 1 кв. м с использованием уравнений (6) и (7):

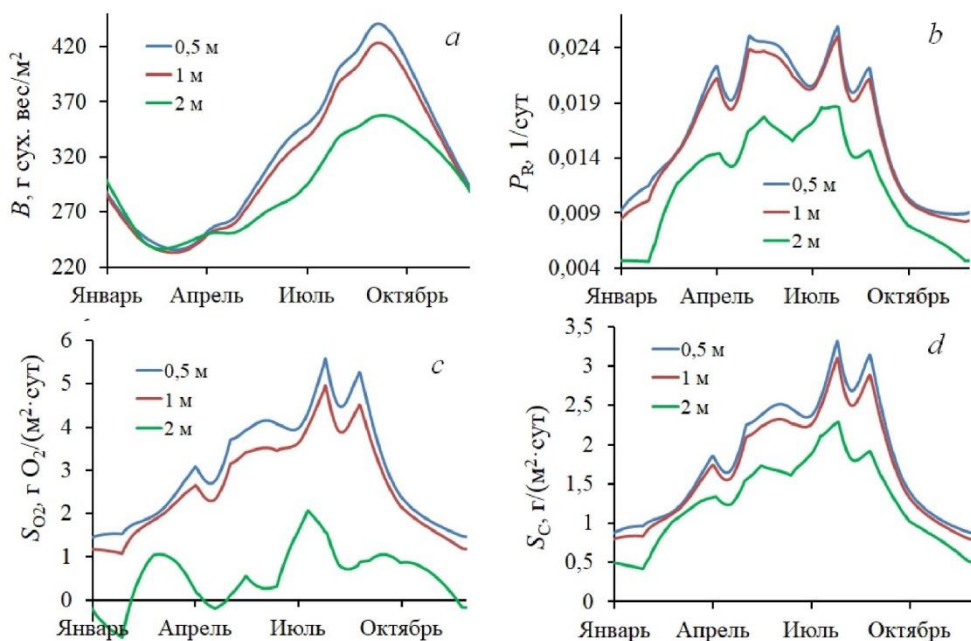
$$S_{O_2} = \int_0^{24} B(t)P_p(t)dt, \quad S_C = \int_0^{24} B(t)P_c(t)dt,$$

где  $B(t)$  – биомасса zostеры (г сух. вес/м<sup>2</sup>).



**Р и с. 2.** Годовой ход параметров среды: интенсивности ФАР (синяя кривая) и температуры воды (красная кривая) (*a*); концентрация соединений биогенных элементов в воде: аммония (красная кривая), нитратов (зеленая кривая) и фосфатов (синяя кривая) по данным для центрального района залива Донузлав (*b*) [11]

**Fig. 2.** Annual variation of the environment parameters: PAR (blue curve) and water temperature (red curve) intensities (*a*); concentration of the nutrient compounds in water: ammonium (red curve), nitrates (green curve) and phosphates (blue curve) based on the data for the Donuzlav Bay central part (*b*) [11]



**Р и с. 3.** Сезонная изменчивость роста zostеры и связанных процессов для трех глубин произрастания: 0,5; 1 и 2 м

**Fig. 3.** Seasonal variability of *Zostera* growth and the related processes for three depths of growth: 0.5; 1 and 2 m

По результатам расчетов, максимальные значения биомассы регистрируются на глубине 0,5 м в сентябре (рис. 3, *a*). На глубинах 0,5 и 1 м биомасса zostеры в летний сезон увеличивается примерно вдвое. Максимумы освещенности и температуры регистрируются в летний период, максимальная концентрация аммония в воде – в августе. Интенсивное усвоение азота в форме аммония приводит к быстрому росту биомассы, и ее пик приходится на сентябрь.

На кривых, отображающих скорости роста zostеры, максимум регистрируется в сентябре (рис. 3, *b*), что обусловлено повышенной концентрацией аммония в воде. В летние месяцы скорость остается приблизительно постоянной, так как световой и температурный режимы, а также концентрации азота и фосфора в воде обеспечивают zostере оптимальные условия для роста. Максимальный поток кислорода, выделяемого зарослями zostеры, приходится на вторую половину лета – сентябрь, т. е. на период максимального роста (рис. 3, *c*). Zостера на глубине 2 м в зимние месяцы не выделяет, а поглощает кислород вследствие практически полного прекращения процессов фотосинтеза, обусловленного недостаточной интенсивностью ФАР на глубине 2 м.

При проведении тестовых расчетов были определены значения концентрации азота и фосфора в тканях zostеры (рис. 4). В зимний и ранний весенний периоды zostера накапливает нутриенты в своих тканях. Так как в этот период отсутствует активный рост, полученные из среды азот и фосфор медленно расходуются, скорости изъятия снижаются по мере накопления биогенных элементов в тканях. В летний период при увеличении интенсивности роста растению необходимо большее количество нутриентов, поэтому скорости изъятия азота в этот период увеличиваются (рис. 5).

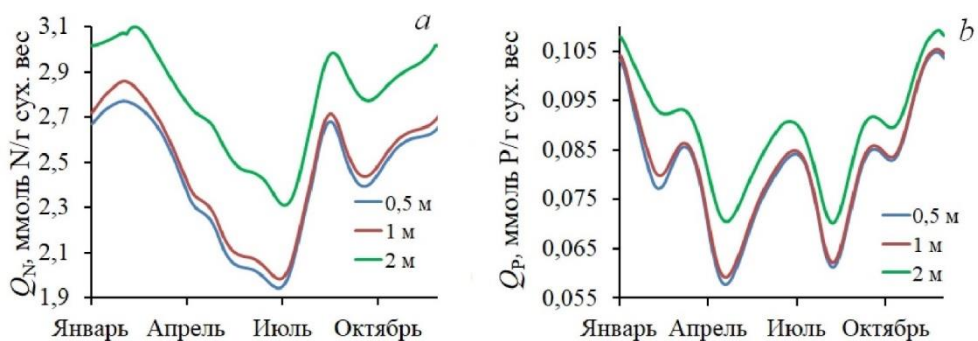


Рис. 4. Годовая динамика содержания азота  $Q_N$  (a) и фосфора  $Q_P$  (b) в тканях zostеры  
 Fig. 4. Annual dynamics of the nitrogen  $Q_N$  (a) and phosphorus  $Q_P$  (b) contents in *Zostera* tissues

Модельные расчеты позволяют дать количественную оценку процессам взаимодействия zostеры со средой. Рассчитывались объемы азота и фосфора, изымаемые морской травой с площади 1 кв. м в течение суток модельного времени (рис. 5). Для получения оценок использовались формулы (10) и (11):

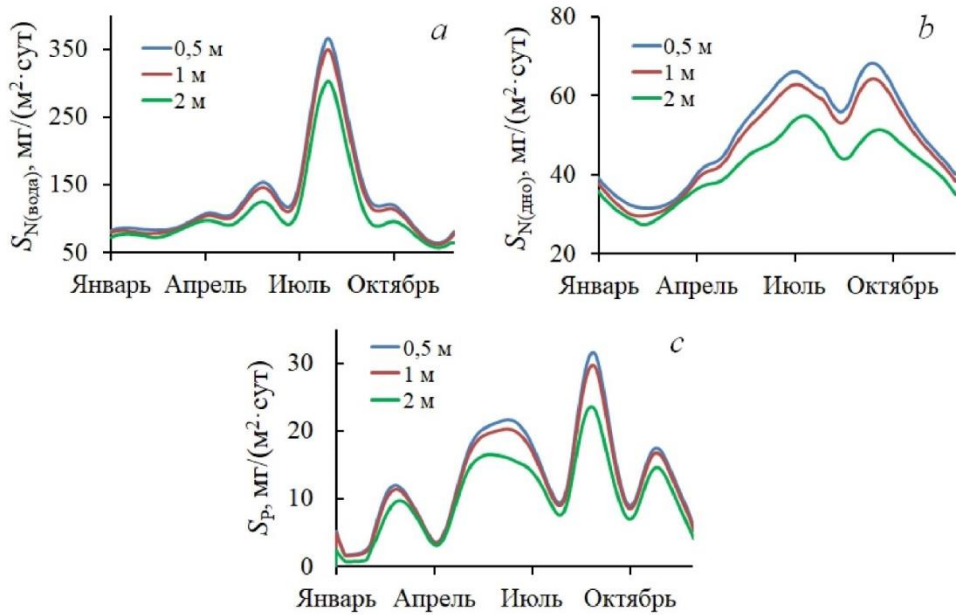
$$S_{N(\text{вода})} = \int B(t) (V^{\max}_{\text{NO}_3} [\text{NO}_3] / (K_{\text{NO}_3} + [\text{NO}_3]) + V^{\max}_{\text{NH}_4(\text{w})} [\text{NH}_4(\text{w})] / (K_{\text{NH}_4(\text{w})} + [\text{NH}_4(\text{w})])) dt,$$

$$S_{N(\text{дно})} = \int B(t) V^{\max}_{\text{NH}_4(\text{b})} [\text{NH}_4(\text{b})] / (K_{\text{NH}_4(\text{b})} + [\text{NH}_4(\text{b})]) dt,$$

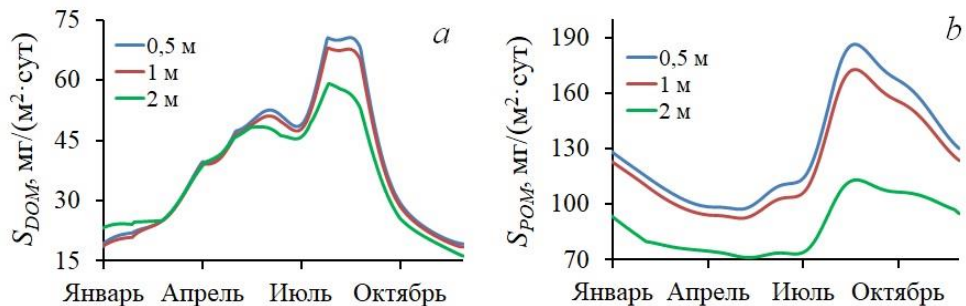
$$S_P = \int B(t) V^{\max}_P [P] / (K_P + [P]) dt.$$

Наиболее интенсивно zostера поглощает аммоний, растворенный в толще воды и поровых водах грунта, хуже усваиваются нитраты. Максимумы потоков соответствуют максимумам значений внешних концентраций и регистрируются в период наибольшего роста (вторая половина лета – сентябрь). На всех

глубинах фиксируется увеличение потока нутриентов в феврале и уменьшение в декабре. Оба эффекта обусловлены фотосинтезом: в начале января zostera под воздействием низких температур и низкой интенсивности ФАР слабо фотосинтезирует, поэтому нет потребности в активном поглощении нутриентов, но как только освещенность и температура воды достигают значений, необходимых для фотосинтеза, zostera активно начинает изымать из среды вещества, необходимые для роста тканей. В декабре происходит обратный процесс: фотосинтез приостанавливается, процессы поглощения затухают.



**Р и с. 5.** Потоки биогенных веществ с площади 1 кв. м, занятой зарослями zostera:  $S_N$  (вода) – аммоний и нитраты водной толщи (a);  $S_N$  (дно) – аммоний поровых вод (b);  $S_P$  – фосфаты (c)  
**Fig. 5.** Nutrient fluxes from the 1 sq. m area occupied by the *Zostera* thickets:  $S_N$  (water) – ammonium and nitrates of the water column (a);  $S_N$  (bottom) – ammonium of pore water (b);  $S_P$  – phosphates (c)



**Р и с. 6.** Потоки выделяемого растворенного  $S_{DOM}$  (a) и взвешенного органического  $S_{POM}$  (b) вещества в единицах азота с площади 1 кв. м  
**Fig. 6.** Fluxes of the released dissolved  $S_{DOM}$  (a) and suspended organic  $S_{POM}$  (b) matters from the 1 sq. m area in the units of nitrogen

Еще один процесс взаимодействия zostеры со средой – выделение растворенного (*DOM*) и взвешенного (*POM*) органического вещества, которое сопровождает рост zostеры. Растворенная органика выделяется в ходе метаболических процессов; взвешенное вещество формируется вследствие отмирания частей растения, частичного разрушения листьев при динамическом воздействии (в модели не учитываются выброс на берег, постепенное разложение и минерализация отмерших частей растений в донных отложениях). На рис. 6 показана сезонная изменчивость выделяемого взвешенного и растворенного органического вещества. Максимальные значения потоков *DOM* и *POM* регистрируются во второй половине лета и сентябре, что соответствует максимальной скорости роста zostеры.

Количественная оценка потоков вещества позволяет рассчитать массу поглощенных азота и фосфора, а также выделенного в процессе фотосинтеза кислорода с 1 кв. м, занимаемого зарослями zostеры. На глубине 1 м в течение года выделяется 1 кг кислорода, продуцируется 0,6 кг углерода, поглощается 64 г азота (47 г из воды и 17 г из поровых вод) и 5 г фосфора. Полученные значения сравнивались с имеющимися аналогичными оценками [25, 26]. Данные о продуктивности в расчете на сухой вес хорошо согласуются с оценками [26] для макроводорослей.

### Выводы

Представленная в работе имитационная модель роста морских трав позволяет описывать химико-биологические процессы взаимодействия морских трав со средой на качественном и количественном уровне. С использованием разработанной модели рассчитаны скорости роста морских трав на трех глубинах произрастания, массы поглощенных биогенных элементов, выделившегося кислорода, образовавшегося и выделившегося органического вещества, внутреннее содержание азота и фосфора в тканях растений. Сравнение полученных характеристик с величинами, представленными в литературе, показывает хорошее соответствие модельных и натуральных данных.

Таким образом, предлагаемая модель роста zostеры является базой для разработки блока функционирования донного фитоценоза залива, важной составляющей будущей комплексной экологической модели данной акватории. В целом, основываясь на полученных результатах тестовых расчетов, можно сделать вывод об их достоверности и адекватности предложенной имитационной модели.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Moore K. A., Short F. T. *Zostera: Biology, Ecology and Management* // *Seagrasses: Biology, Ecology, and Conservation* / Eds. T. Larcum, R. Orth, C. Duarte. Netherlands : Springer, 2006. P. 361–386. doi:10.1007/1-4020-2983-7\_16
2. Rasmussen J. R., Olesen B., Krause-Jensen D. Effects of filamentous macroalgae mats on growth and survival of eelgrass, *Zostera marina*, seedlings // *Aquatic Botany*. 2012. Vol. 99. P. 41–48. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.01.005>

3. Мильчакова Н. А. Морские травы южных морей Евразии: состав, распространение и структурно-функциональные особенности (обзор) // Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (Юбилейный выпуск). Керчь : Изд-во ЮгНИРО, 2008. Т. 46. С. 93–101. (Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии).
4. A simulation model for the annual fluctuation of *Zostera marina* biomass in the Venice lagoon / N. Zharova [et al.] // Aquatic Botany. 2001. Vol. 70. P. 135–150. doi:10.1016/S0304-3770(01)00151-6
5. Wetzel R. L., Neckles H. A. A model of *Zostera marina* L. Photosynthesis and growth: Simulated effects of selected physical-chemical variables and biological interactions // Aquatic Botany. 1986. Vol. 26. P. 307–323. doi:10.1016/0304-3770(86)90029-X
6. 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, iss. 2. P. 167–176. doi:10.3354/meps041167
7. Modelling *Zostera marina* and *Ulva* spp. in a coastal lagoon / L. Aveytua-Alcázar [et al.] // Ecological Modelling. 2008. Vol. 218, iss. 3–4. P. 354–366. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.07.019
8. Duarte C. M., Martínez R., Barrón C. Biomass, production and rhizome growth near the northern limit of seagrass (*Zostera marina*) distribution // Aquatic Botany. 2002. Vol. 72, iss. 2. P. 183–189. doi:10.1016/S0304-3770(01)00225-X
9. Зенкина В. Г., Павлова А. В. *Zostera marina* – информативный показатель экологического состояния морских вод // Международный журнал экспериментального образования. 2016. № 10 (часть 2). С. 190–192. URL: https://expeducation.ru/ru/article/view?id=10630 (дата обращения: 11.11.2022).
10. Виды – биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем / В. О. Мокиевский [и др.] Москва : Фонд «НИР», 2020. 386 с. (Экологические атласы морей России). URL: https://www.rosneft.ru/upload/site1/attach/0/10/22/Biologicheskie\_indikator.pdf (дата обращения: 10.11.2022).
11. Современные гидрологический и гидрохимический режимы залива Донузлав / Под ред. Н. Н. Дьякова, В. В. Фомина. Севастополь, 2021. 464 с.
12. Васечкина Е. Ф., Филиппова Т. А. Моделирование биохимических процессов в бентосных фитосонозах прибрежной зоны // Морской гидрофизический журнал. 2019. Т. 35, № 1. С. 52–69. doi:10.22449/0233-7584-2019-1-52-69
13. Barrón C., Apostolaki E. T., Duarte C. M. Dissolved organic carbon release by marine macrophytes // Biogeosciences Discussion. 2012. Vol. 9. P. 1529–1555. https://doi.org/10.5194/bgd-9-1529-2012
14. Kraemer G. P., Alberte R. S. Age-related patterns of metabolism and biomass in subterranean tissues of *Zostera marina* (eelgrass) // Marine Ecology Progress Series. 1993. Vol. 95. P. 193–203. doi:10.3354/meps095193
15. Jassby A. D., Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton // Limnology and Oceanography. 1976. Vol. 21, iss. 4. P. 540–547. doi:10.4319/LO.1976.21.4.0540
16. Goodman J. L., Moore K. A., Dennison W. C. Photosynthetic responses of eelgrass (*Zostera marina* L.) to light and sediment sulfide in a shallow barrier island lagoon // Aquatic Botany. 1995. Vol. 50, iss. 1. P. 37–47. https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)00444-Q
17. Dennison W. C., Alberte R. S. Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to in situ manipulations of light intensity // Oecologia. 1982. Vol. 55, iss. 2. P. 137–144. https://doi.org/10.1007/BF00384478
18. Temperature Effects on Leaf and Epiphyte Photosynthesis, Bicarbonate Use and Diel O<sub>2</sub> Budgets of the Seagrass *Zostera marina* L. / A. B. Hansen [et al.] // Frontiers in Marine Science, 2022. Vol. 9. 822485. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.822485
19. Atkinson M. J., Smith S. V. C : N : P ratios of benthic marine // Limnology and Oceanography. 1983. Vol. 28, iss. 3. P. 568–574. https://doi.org/10.4319/lo.1983.28.3.0568

20. *Thursby G. B., Harlin M. M.* Leaf-root interaction in the uptake of ammonia by *Zostera marina* // *Marine Biology*. 1982. Vol. 72. P. 109–112. doi:10.1007/BF00396910
21. Dissolved inorganic nitrogen uptake kinetics and  $\delta^{15}\text{N}$  of *Zostera marina* L. (eelgrass) in a coastal lagoon with oyster aquaculture and upwelling influence / J. M. Sandoval-Gil [et al.] // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2015. Vol. 472. P. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.06.018>
22. *Pérez-Lloréns J. L., Niell F. X.* Short-term phosphate uptake kinetics in *Zostera noltii* Hornem: a comparison between excised leaves and sediment-rooted plants // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 297. P. 17–27. <https://doi.org/10.1007/BF00033498>
23. *Thursby G. B., Harlin M. M.* Interaction of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate // *Marine Biology*. 1984. Vol. 83. P. 61–67. <https://doi.org/10.1007/BF00393086>
24. Связь пространственной структуры концентрации общего взвешенного вещества и гидробиологических параметров в северной части Черного моря по данным контактных измерений / А. А. Латускин [и др.] // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2022. Т. 15, № 2. С. 124–137. doi:10.48612/fpg/4heu-kxbn-gg7t
25. *Pedersen M. F., Borum J.* Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability // *Marine Ecology Progress Series*. 1992. Vol. 80. P. 65–73. <https://doi.org/10.3354/meps080065>
26. *Littler M. M.* Morphological Form and Photosynthetic Performances of Marine Macroalgae: Tests of a Functional/Form Hypothesis // *Botanica Marina*, 1980. Vol. 22. P. 161–166. doi:10.1515/botm.1980.23.3.161

*Об авторах:*

**Филиппова Татьяна Александровна**, младший научный сотрудник, отдел вычислительных технологий и математического моделирования, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), **ORCID ID: 0000-0001-5762-5894**, **Scopus Author ID: 56190548500**, **ResearcherID: AAO-5512-2020**, [filippovata@mhi-ras.ru](mailto:filippovata@mhi-ras.ru)

**Васечкина Елена Федоровна**, заместитель директора по научно-методической и образовательной работе, ФГБУН ФИЦ МГИ (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), доктор географических наук, **ORCID ID: 0000-0001-7007-9496**, **Scopus Author ID: 6507481336**, **ResearcherID: P-2178-2017**, [vasechkina.elena@gmail.com](mailto:vasechkina.elena@gmail.com)