

ПОТЕПЛЕНИЕ И ВОЗМОЖНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ФИТОЦЕНОЗАХ АЗОВСКОГО МОРЯ

В.Г. Ильичев, В.В. Кулыгин, Л.В. Дашкевич*

Институт аридных зон ЮНЦ РАН,
РФ, 344006, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова 41; *vitaly369@yandex.ru

Резюме. Моделирование реакции морских экосистем на изменение климата является актуальной задачей. В работе рассмотрен ряд вероятных сценариев изменения химического и температурного режимов вод Азовского моря на долгосрочную перспективу. Предложена эколого-эволюционная модель поведения популяций в дискретной форме для нижних трофических уровней экосистемы. На основе компьютерных расчетов оценено влияние указанных факторов на динамику биомассы и микроэволюцию водорослей Азовского моря. Так установлено, что даже при сильной вариации химического состава речного стока соотношение органических форм азота и фосфора в море слабо изменяется, что вероятно связано с их преимущественно автохтонным происхождением. Методами математического моделирования обнаружено, что в результате потепления климата происходит естественное повышение среднегодовой биомассы теплолюбивых водорослей. Однако, для отдельных групп диатомовых водорослей (даже с учетом их температурной адаптации) среднегодовая биомасса неожиданно уменьшается. Это обстоятельство может негативно сказаться на продуктивности более высоких трофических уровней и биологическом разнообразии экосистемы Азовского моря в целом.

Ключевые слова. Математическая модель, Азовское море, температура вод, фитоценозы, механизмы адаптации.

WARMING AND POTENTIAL CHANGES IN PHYTOCENOSSES OF THE SEA OF AZOV

V.G. Il'ichev, V.V. Kulygin, L.V. Dashkevich*

Institute of Arid Zones of SSC RAS,
41, Chehova str., 344006, Rostov-on-Don, Russia; *vitaly369@yandex.ru

Summary. Modeling the response of marine ecosystems to climate change is a topical task. In this paper, several long-term plausible scenarios of changes in the Sea of Azov hydrochemical and temperature regimes are considered. The discrete form ecological-evolutionary model of population behavior for the lower trophic levels of the Sea of Azov ecosystem is proposed. An impact of these factors on dynamics and microevolution of algae in the Sea of Azov was assessed with model simulations. It is found that even under strong variations of chemical composition of the river flow, the ratio of organic forms of nitrogen and phosphorus in the sea varies little, which is probably due to their predominantly autochthonous origin.

Natural increase in the annual average biomass of thermophilic algae due to warming is found with the mathematical model. However, for a number of groups of diatoms, the average annual biomass surprisingly decreases (even taking into account their temperature adaptation). This can negatively affect the productivity of higher trophic levels and biodiversity of the Sea of Azov ecosystem as a whole.

Keywords. Mathematical model, the Sea of Azov, water temperature, phytocoenoses, adaptation mechanisms.

Введение

Одной из актуальных научных проблем является оценка влияния климатических факторов и изменений в речном стоке на продуктивность и устойчивость пресноводных и морских экосистем. На юге России такой задачей оказывается анализ воздействия наблюдаемого потепления и вариаций гидрохимического режима речного стока на динамику биогенных веществ и фитопланктона Азовского моря. Здесь представляет интерес поиск устойчивых тенденций в поведении экологических систем на основе математических модельных расчетов (Бронфман и др., 1979; Бронфман, Хлебников, 1985; Ильичев, 2009; Семевский, Семенов, 1982). В монографиях (Ворович и др., 1981; Моисеев, 1981 и др.) предлагается находить стабильные закономерности в природных динамических системах путем проведения расчетов на многолетнюю перспективу. В моделях экосистем такие расчеты будут корректными, если учитываются процессы микроэволюции популяций.

Многие исследования, проводимые в последние годы, посвящены изучению влияния будущего изменения климата на состояние экосистем (Морские экосистемы..., 2014; Bellard et al., 2012; Harley et al., 2006 и др.). Основное внимание уделено оценкам последствий роста температуры: изменениям продуктивности океана, структуры пищевых сетей, ареалов обитания видов, биологическому разнообразию (в основном вымирание видов в результате изменения условий среды обитания).

Цель данной статьи – на основе компьютерной модели провести анализ поведения нижних трофических уровней экосистемы Азовского моря с учетом процессов адаптации водорослей. Рассматривались два основных района – Таганрогский залив (ТЗ) и собственно Азовское море (СМ) при заданных сценариях изменений температуры морской воды и гидрохимического режима стока р. Дон.

Методы и материалы

Описание эколого-эволюционной модели. В предлагаемой математической модели «водоросли – азот и фосфор» рассматриваются три группы водорослей Азовского моря: диатомовые (*Bacillariophyta*), пиррофитовые (*Pyrrophyta*) и сине-зеленые (*Cyanophyta*) (см. табл. 1). Известно, что при всем многообразии видового состава фитопланктона, в ТЗ наибольшую биомассу составляют диатомовые и сине-зеленые, а в СМ – диатомовые и пиррофитовые

водоросли (Студеникина и др., 1999). В соответствующих моделях фитопленки 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. Подробное математическое описание соответствующих компьютерных моделей приведено в работе Ильичева и др. (2015).

Таблица 1. Экологические характеристики водорослей Азовского моря (Ильичев, 2009)

Группа	S, ‰	T, °C	Содержание в клетках N и P, в долях к сырому весу	
			k_N	k_P
Д	9	12-14	0.00525	0.00105
П	14	19-22	0.00750	0.00112
С	6	22-24	0.01050	0.00120

Примечание: Оптимальные соленость (S) и температура (T) среды для роста диатомовых (Д), пиритовых (П) и сине-зеленых (С) водорослей

1. *Механизм стабилизации.* Довольно непросто бывает добиться в модели устойчивого сосуществования различных групп водорослей. Здесь стабилизирующую роль может играть модельный механизм перехода активных клеток водорослей в пассивное состояние (и обратно). Когда температура среды (θ) лежит вне их интервала температурной толерантности (I), происходит 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 пережить длительные зимние условия среды.

Традиционно модель одной популяции в дискретной форме описывается схемой:

$$x^{t+1} = x^t f(x^t) \tag{1}$$

где x^t – текущая биомасса водорослей, $f(x^t)$ убывающая функция, $f(0) > 1$ и $f(\infty) < 1$. С учетом двустороннего обмена «активные клетки – пассивные клетки» получаем расширение:

$$\begin{aligned} x^{t+1} &= (1 - p(\theta)) \cdot x^t f(x^t) + q(\theta) \cdot s^t \\ s^{t+1} &= p(\theta) \cdot x^t f(x^t) + (1 - q(\theta)) \cdot s^t \end{aligned}$$

где s^t – биомасса спор. Скорость перехода удовлетворяет следующим условиям: $p(\theta) \approx 0$ и $q(\theta) \approx 1$ при $\theta \in I$, иначе положим $p(\theta) \approx 1$ и $q(\theta) \approx 0$.

2. *Адаптация к содержанию биогенных веществ.* В модели круговорота азота (N) и фосфора (P), которые предназначены для анализа поведения эко-

систем, 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 в модели представляется практически обязательным. Здесь довольно удобной является концепция 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 и k_P - доля P в клетках водорослей. Дополнительно будем считать, что потребление азота и фосфора i -той 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. Это взаимодействие должно быть согласовано с принципом компенсации Лешателье - Брауна. А именно, при больших N доминирует азотолубивая субпопуляция, и в этом случае происходит наиболее сильное потребление N . Аналогично, при больших P доминирует фосфоролубивая субпопуляция.

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 $\delta > 1$.

Теперь в рамках дискретной схемы Контуа (Contois, 1959) динамика данных (близких) конкурентов водорослей описывается моделью:

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

где $s = x_1^t + x_2^t$ и d, β - суточные скорости смертности и роста ($0 < d < 1$).

Отметим, 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 модельных констант. Такие трофические функции широко используются в последнее время (Arditi, Criuzburg, 2012).

Легко показать (Ильичев, 2009): 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 роста водорослей играет активную роль, и при этом 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 всего лишь двух субпопуляций: носителей параметров $a+\delta$ и $a-\delta$ соответственно. Здесь δ – положительно и мало. Основная идея модельной реализации процесса такой адаптации заключается в движении параметра a в сторону значения параметра доминирующей субпопуляции (Ильичев, 2009). Так, рассмотрим расширение модели (1):

$$\begin{aligned} x_1^{t+1} &= x_1^t f(s, a + \delta) + \mu, & x_2^{t+1} &= x_2^t f(s, a - \delta) + \mu, \\ a^{t+1} &= a^t + \varepsilon \cdot Sel(x_1^t, x_2^t), \end{aligned} \quad (3)$$

где x_1^t, x_2^t – текущая биомасса субпопуляций; μ – малое изменение субпопуляций; ε – скорость адаптации; s – сумма биомасс двух субпопуляций.

Функция отбора устроена следующим образом: $Sel = 1$, когда x_1 намного больше x_2 (в 10 и более раз); $Sel = -1$, когда x_2 намного больше x_1 ; $Sel = 0$ в остальных случаях.

Возможна и более сложная адаптивная конструкция, содержащая три субпопуляции. Функционально она эквивалентна схеме (3).

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

Обсудим следующий тест для модели (3). Пусть внутри года температура водоема изменяется по синусоидальному закону в пределах от 4 до 24°C, при фиксированном содержании биогенных веществ в среде. Расчеты показали, что в зависимости от выбора начального значения параметра a его конечные значения оказываются вблизи экстремальных температур – величин 5 или 23. Первая ситуация соответствует реализации холоднолюбивых диатомовых водорослей, а вторая – теплолюбивых сине-зеленых водорослей.

При других вариантах температуры среды (θ) множество ЭУ-параметров содержит не только экстремумы θ , но иногда 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 исходной популяции выдержать конку-

рентное давление своих мутантов. Зачастую, здесь реализуется и побочный эффект – увеличение биомассы популяции водорослей.

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

Считаем, что фитоценоз характеризуется видовым составом водорослей, а водная среда – 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. В результате распада органических соединений минеральные вещества N и P возвращаются в водную толщу.

В данной модели представлены два фитоценоза: ТЗ и СМ. Считаем, что в первом присутствуют только диатомовые и сине-зеленые водоросли, а во втором – диатомовые и пирофитовые. Температура среды задавалась ежемесячно с суточной интерполяцией на основе среднеголетних наблюдений (Climatic Atlas..., 2008).

Отметим, что в процессе эволюции у диатомовых водорослей ТЗ и СМ могут оказаться разные интервалы оптимальных температур.

Результаты

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 изменения химического состава стока р. Дон на фитоценозы ТЗ и СМ при сохранение современного температурного режима водоема (см. табл. 2).

Таблица 2. Среднегодовые характеристики фитоценозов при расчетах на 100 лет

Характеристика	R			
	2400/80	2400/200	2400/320	2400/440
Таганрогский залив				
C , мг/м ³	2670	6269	5959	5965
D , мг/м ³	910	2444	4448	4462
N_m / P_m	101	12	2.5	1.2
N_o / P_o	23	15	12	10
Собственно море				
Π , мг/м ³	3049	7611	9388	9243
D , мг/м ³	960	2411	4647	4821
N_m / P_m	174	30	4	1
N_o / P_o	13	12.4	11	10.9

Примечания: 1. Диатомовые (Д), пирофитовые (П) и сине-зеленые (С) водоросли;
2. Ильичев и др. (2015)

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 данной таблице обозначены минеральные и органические формы N и P , соответственно.

Динамика минеральных форм N и P в ТЗ и СМ оказалась весьма чувствительна к соотношению R . Напротив, отношение органических форм азота и фосфора в СМ слабо изменяется, несмотря на сильную вариацию биогенных веществ в речном стоке. В статье Ильичева 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 на долгосрочную перспективу (Будыко, 1991; Евстигнеев и др., 2016; Шикломанов, Линз, 1991 и др.). Так, в работе Евстигнеева и др. (2016) на основании 70-летнего ряда наблюдений (до 2010 гг.) определены тренды температуры воздуха (в °С) на период 100 лет для каждого месяца по данным гидрометеорологических станций ТЗ и СМ (см. табл. 3).

Таблица 3. Тренды температуры воздуха (ΔA) и воды (ΔW)

Месяц	Параметр			
	ΔA		ΔW	
	ТЗ	СМ	ТЗ	СМ
I	3.33	1.63	1.8	1.31
II	2	1.37	1.18	0.88
III	3.07	3.47	2.51	2.4
IV	2.53	2.17	1.68	1.62
V	1.47	0.87	0.76	0.74
VI	1.2	1.13	0.86	0.82
VII	0.13	-0.27	-0.12	-0.11
VIII	1.2	0.87	0.71	0.69
IX	1.73	1.47	1.14	1.1
X	3.07	2.07	1.73	1.68
XI	0.53	0.63	0.45	0.43
XII	0.8	0.7	0.51	0.39

Примечание. Евстигнеев и др. (2016).

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

и положим 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 -той акваторией на температуру воды, d_i – коэффициент влияния температуры воздуха над соседней акваторией на температуру воды i -той 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 шести береговых гидрометеорологических станциях Азовского моря за 1997-2006 гг. В табл. 4 представлены найденные значения параметров.

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

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

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

Тогда согласно (4) получаем соответствующие тренды для воды:

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

Сумма коэффициентов $c_i + d_i$ примерно соответствует доле (см. табл. 4) от тренда температуры воздуха переходящего в тренд температуры воды.

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

Район	Сезон	c	d	e	b	Корр.	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

Обсудим два сценария динамики температурного режима, которые представлены в табл. 5:

- нормальный, когда ежегодно повторяется температура 2010 г.;
- потепление, при котором повторяется гипотетический температурный режим 2110 г.

Согласно данным табл. 5 при потеплении климата рост температур будет весьма незначительным. Поэтому в теоретическом плане для получения более полной картины экологических последствий потепления продолжим прогноз изменения температуры воды на более длительный период: 200, 300...700 лет с учетом прежних трендов. Соответственно оценим состояние фитоценозов на конец каждого периода. Для краткости обозначим через E количество столетий, рассматриваемых при прогнозе. Так, $E=0$ соответствует «нормальный» температурный режим 2010 г. Далее, считаем: $E=1, 2$ – это «слабое» потепление, $E=3, 4$ – это «умеренное» потепление, а $E=5, 6, 7$ – это «сильное» потепление.

Таблица 5. Температура воды (°C) Азовского моря для двух сценариев

Месяц	Сценарий			
	Нормальный		Потепление	
	ТЗ	СМ	ТЗ	СМ
I	0.55	2.31	2.35	3.63
II	0.23	1.4	1.41	2.28
III	3.11	4.5	5.61	6.9
IV	11.97	11.73	13.65	13.35
V	19.62	19.09	20.38	19.83
VI	24.39	24.28	25.24	25.1
VII	26.8	27.04	26.68	26.93
VIII	26	26.75	26.71	27.43
IX	18.37	20.14	19.51	21.24
X	10.68	12.06	12.41	13.74
XI	9.52	10.51	9.98	10.94
XII	3.2	5.72	3.71	6.1

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.

Важно отметить, что представленные ранее (см. табл. 1) оптимальные температуры развития диатомовых водорослей отражают поведение лишь некоторых видов, например, *Leptocyclus danicus*. Напротив, у других видов, например, *Skeletonema costatum*, диапазон оптимальных температур составляет 2-8°C. Высокое разнообразие температурных приспособлений диатомовых водорослей будет использовано в расчетах ниже.

На рис. 1 представлена рассчитанная динамика биомассы теплолюбивых водорослей (сине-зеленых и пиррофитовых) и эволюция их оптимальных температурных параметров. У данных групп водорослей финальные значения параметров слабо зависят от выбора начальных значений. Поскольку в вегетационный период для указанных групп водорослей потепление будет незначительным, то и изменение их температурных параметров будет медленно возрастающим (см. рис. 1Б).

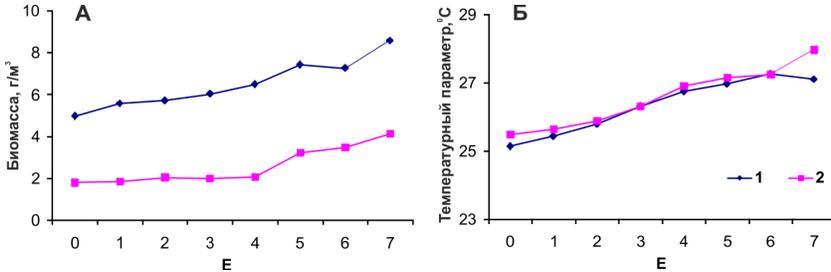


Рисунок 1. Среднегодовая биомасса (А) и ЭУ-параметры (Б) сине-зеленых (1) и пиррофитовых (2) водорослей при разном потеплении

Далее получено, что биомасса сине-зеленых и пиррофитовых водорослей увеличится в среднем на 500 мг/м^3 и 350 мг/м^3 соответственно за $\Delta E=1$. Здесь в определенной мере подтверждается гипотеза о повышении продуктивности фитоценозов при потеплении.

Напротив, у диатомовых водорослей при потеплении наблюдается немонотонная динамика биомасс. Здесь предварительные расчеты показали, что изменения в данных популяциях существенно зависят от выбора начального значения температурного параметра a . Поэтому при прогнозировании в каждом модельном фитоценозе задавались две субпопуляции диатомовых водорослей: Н (Hot) и С (Cold) с разными начальными температурными параметрами 12 и 6 соответственно. Разумеется, в процессе длительных расчетов данные параметры эволюционируют. На рис. 2 представлены полученные результаты.

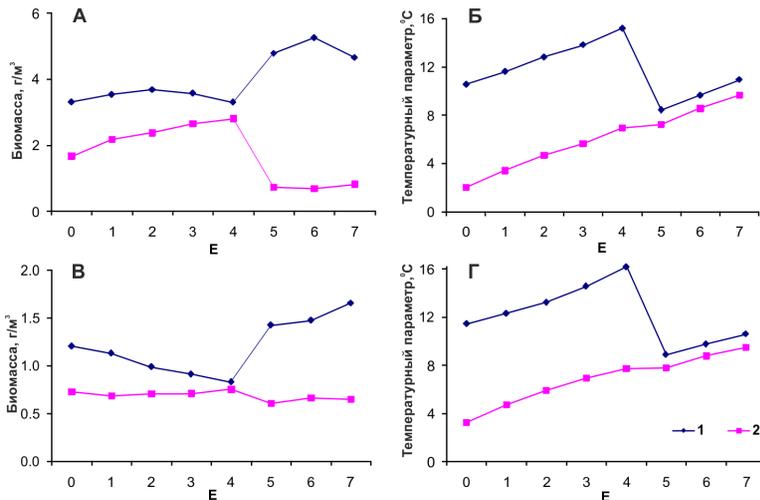


Рисунок 2. Среднегодовая биомасса и ЭУ-параметры для Н-популяции (1) и С-популяции (2) диатомовых водорослей ТЗ (А, Б) и СМ (В, Г)

Отметим, что ЭУ-температурный параметр Н-популяции неожиданно уменьшается на границе умеренного и сильного потепления. После этого и далее температурные параметры Н- и С- популяций становятся совсем близкими. Поэтому весенний и летне-осенний пики в развитии диатомовых водорослей становятся менее продолжительными. Это обстоятельство может негативно сказаться на продуктивности более высоких трофических уровней и биологическом разнообразии экосистемы Азовского моря в целом.

Вероятно, причина «странной» эволюции температурного параметра Н-популяции связана с перестройкой соответствующего множества ЭУ-параметров. Для иллюстрации сравним данные параметры диатомовых водорослей СМ при слабом и сильном потеплении (см. рис. 3).

Здесь ключевое значение имеет расположение ЭУ-параметров при $a < 15$. При $E=0$ имеем две точки притяжения $a_1^* = 3.6$ и $a_2^* = 11.6$. Это позволяет сосуществовать двум популяциям диатомовых водорослей с разными температурными параметрами. Напротив, при $E=5$ имеется только одна притягивающая точка $a^* = 8.8$. При этих условиях сможет существовать только одна теплолюбивая популяция диатомовых водорослей.

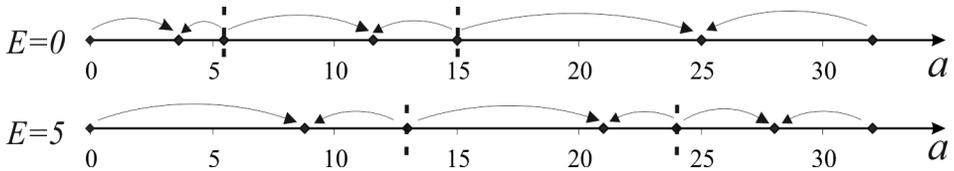


Рисунок 3. Множество ЭУ-параметров при разных уровнях потепления.

Дискуссия

Климатические изменения в океане активно обсуждаются исследователями во всем мире. При этом работы с модельными расчетами влияния климатических изменений на фитоценозы конкретных морских экосистем немногочисленны. В ряде статей, например, в (Parmesan, 2006), декларируется необходимость учета процесса микроэволюции видов при потеплении, но явного построения эколого-эволюционной модели и соответствующих расчетов не приводится.

Для Азовского моря работ, посвященных расчетам отклика экосистемы на вариации климата, очень мало. Можно назвать монографию (Бронфман, Хлебников, 1985), посвященную оценке изменений в водоеме под влиянием реконструкции стока рек. Что касается работ с расчетами вероятных изменений в фитоценозах экосистемы Азовского моря под влиянием вариаций климата, опубликованных в последние двадцать лет, то авторам найти их не удалось.

При прогнозировании на длительную перспективу представляется существенным учет эволюционных факторов – адаптации водорослей к температуре среды. Как правило, она выражается в сдвиге параметров, соответствующих оптимальным температурам роста тех или иных групп фитопланктона. На основе предлагаемой «мягкой» (т.е. с учетом механизмов

адаптации) эколого-эволюционной модели выяснено, что у теплолюбивых азовских водорослей (сине-зеленых и пиррофитовых) происходит медленное возрастание указанных параметров, финальные значения которых мало зависят от выбора стартовых значений. Наблюдается и небольшой рост биомассы для этих водорослей с увеличением температуры среды.

Для сравнения, в работе (Ерёмин и др., 2014) с использованием «жесткой» компьютерной модели выполнен анализ отклика экосистемы восточной части Финского залива Балтийского моря на рост температуры воды и изменения в биогенном стоке и атмосферных выпадениях. По результатам расчетов на 100 лет отмечен вероятный рост биомасс диатомовых и флагеллат в глубоководной части и незначительное снижение в мелководной.

Интерес представляют результаты экспериментальных исследований с различным искусственным температурным режимом и его влиянием на динамику биомасс водорослей. Так, в работе (Hoegh-Guldberg, Bruno, 2010) показано, что при повышении температуры с 21° до 27°С наблюдается снижение эффективности усвоения пищи, т.е. наличие дополнительных питательных веществ не приводит к предполагаемому увеличению первичной продукции. Разумеется, подобные исследования позволяют оценить пределы температурной адаптации конкретных видов водорослей.

Согласно расчетам, проведенным нами, у азовских диатомовых водорослей исход микроэволюции неоднозначен:

- при слабом потеплении климата возможно сосуществование двух субпопуляций диатомовых водорослей с разными оптимальными значениями температурных параметров;

- при сильном потеплении - финальные значения параметров оптимальных температур для двух субпопуляций выравниваются, при этом суммарная биомасса диатомовых водорослей ведет себя немонотонным образом.

Поэтому при прогнозировании изменений в экосистемах на долгосрочную перспективу нельзя игнорировать эволюционный ответ на климатические изменения даже при небольшом потеплении.

При потеплении климата возможна деформация химического состава (азот и фосфор) речного стока. В результате проведенных расчетов, методами математического моделирования установлено, что даже при сильной вариации химического состава речного стока соотношение органических форм азота и фосфора в море слабо изменяется, что вероятно связано с их преимущественно автохтонным происхождением.

Благодарности

Авторы благодарят рецензентов за полезные замечания.

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

Список литературы

Бронфман А.М., Дубинина В.Г., Макарова Г.Д. 1979. Гидробиологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. – М., Пищ. пром., 288 с.

Бронфман А.М., Хлебников Е.П. 1985. Азовское море. Основы реконструкции. – Л., Гидрометеиздат, 271 с.

Будыко М.И. 1991. Аналоговый метод оценки предстоящих изменений климата. – Метеорология и гидрология, № 4, с. 84-94.

Ворович И.И., Горелов А.С., Горстко А.Б. и др. 1981. Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря. Математические модели. – М., Наука, 360 с.

Евстигнеев В.П., Наумова В.А., Евстигнеев М.П., Лемешко Н.А. 2016. Физико-географические факторы сезонного распределения линейных трендов температуры воздуха на Азово-Черноморском побережье. – Метеорология и гидрология, № 1, с. 29-40.

Ерёмина Т.Р., Исаев А.В., Рябченко В.А. 2014. Оценка и прогноз тенденций в эволюции экосистемы Восточной части Финского залива при различных сценариях изменения биогенной нагрузки в будущем климате. – Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета, № 36, с. 118-127.

Ильичев В.Г. 2009. Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах. – М., Физматлит, 192 с.

Ильичев В.Г., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В. 2015. Эволюционно-устойчивые характеристики Азовского моря при вариации донского стока. – Управление большими системами, № 55, с. 259-279.

Матишов Г.Г., Ильичев В.Г., Семин В.Л., Кулыгин В.В. 2008. Об адаптации популяций к температурному режиму среды. Результаты компьютерных экспериментов. – Доклады Академии Наук, т. 420, № 2, с. 282-285.

Моисеев Н.Н. 1981. Математические задачи системного анализа. – М., Наука, 488 с.

Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений. 2014. /Под. ред. Г.Г. Матишова. – СПб., Реноме, Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН, 456 с.

Семевский Ф.Н., Семенов С.М. 1982. Математическое моделирование экологических процессов. – Л., Гидрометеиздат, 278 с.

Студеникина Е.И., Алдакимова А.Я., Губина Г.С. 1999. Фитопланктон Азовского моря в условиях антропогенных воздействий. – Ростов н/Д., Эверест, 175 с.

Ушатинская Р.С. 1990. Скрытая жизнь и анабиоз. – М., Наука, 182 с.

Шикломанов И.А., Линз Г. 1991. Влияние изменений климата на гидрологию и водное хозяйство. – Метеорология и гидрология, № 4, с. 51-66.

Arditi R, Criuzburg L. 2012. How Species Interact. Altering the Standart view on Trophic Ecology. – Oxford University Press, 170 p.

Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W., Courchamp F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. – Ecology Letters, vol. 15, pp. 365-377.

Climatic Atlas of the Sea of Azov 2008. Matishov G, Matishov D., Gargopa Yu., Dashkevich L., Berdnikov S., Kulygin V., Archipova O., Chikin A., Shabas I., Baranova O., Smolyar I. /G. Matishov, S. Levitus (Eds.). – NOAA Atlas NESDIS 65, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 148 p. DVD-ROM.

Contois D.E. 1959. Kinetics of bacterial growth relationship between population density and specific grow rate of continuous culture. – J. Con. Microbiol., No. 1-2, p. 40.

Dobzhansky Th. 1970. Genetics of the Evolutionary Process. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 505 p.

Harley C.D., Hughes A.R., Hultgren K.M., Miner B.G, Sorte C.J., Thornber C.S., Rodriguez L.F., Tomanek L., Williams S.L. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. – Ecology Letters, vol. 9, pp. 228-241.

Hoegh-Guldberg O., Bruno J.F. 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. – Science, vol. 328(5985), pp. 1523-1528.

Parmesan C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. – Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, vol. 37, pp. 637-669.

Статья поступила в редакцию: 12.01.2017 г.

После переработки: 27.07.2017 г.