

УДК 51-7:517.97(262.54)

ББК 26.221

ЭВОЛЮЦИОННО-УСТОЙЧИВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ АЗОВСКОГО МОРЯ ПРИ ВАРИАЦИИ ДОНСКОГО СТОКА

Ильичев В. Г.¹, Дашкевич Л. В.², Кулыгин В. В.³
(ФГБУН Институт аридных зон
Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону)

Предложена компьютерная эколого-эволюционная модель «биогенные элементы – водоросли». Обнаружено, что в асимптотическом режиме отношение органических форм азота и фосфора в экосистеме слабо изменяется, несмотря на сильную деформацию химического состава стока р. Дон. На основе «парадоксальных» модельных экспериментов установлена причина этого явления. Определены эволюционно-устойчивые параметры благоприятных температур развития основных групп водорослей. Показано, что у теплолюбивых водорослей такие параметры единственны, а у холодолюбивых водорослей допускаются две реализации.

Ключевые слова: модель, механизмы адаптации, эволюционно-устойчивые параметры.

В недалеком прошлом Азовское море являлось одним из наиболее высокопродуктивных водоемов Мирового океана. До зарегулирования стока рек Дона (1953 г.) и Кубани (1975 г.) при благоприятной солености азовских вод ежегодный вылов рыбы достигал 8 т/км² [3]. После сооружения Цимлянского водохранилища произошло сокращение объема речного стока, и в ре-

¹ Виталий Григорьевич Ильичев, доктор технических наук, главный научный сотрудник (vitaly369@yandex.ru).

² Людмила Владимировна Дашкевич, кандидат географических наук, научный сотрудник (ldashkev@ssc-ras.ru).

³ Валерий Валерьевич Кулыгин, кандидат технических наук, научный сотрудник (kulygin@ssc-ras.ru).

зультате структура и динамика экологической системы Азовского моря существенно изменились. В частности, здесь возросла доля низкопродуктивных черноморских видов. В целях восстановления былой продуктивности в 80-х годах прошлого века разрабатывались крупные водные проекты – дотация речного стока, регулирование водообмена с помощью Керченского гидроузла, сужение гирла Таганрогского залива [4, 7]. С экономической точки зрения наиболее дорогостоящим был первый проект, связанный с предполагаемой переброской части стока северных рек. А наименее дорогим являлся проект сужения гирла Таганрогского залива. Хотя в свое время эти проекты так и не были реализованы, их целесообразность в новой геополитической обстановке по-прежнему обсуждается.

Одним из аспектов экологической экспертизы перечисленных (и других) проектов является исследование отклика различных трофических уровней экосистемы Азовского моря на изменение гидрологического и гидрохимического режима стока р. Дон. Здесь важно определить устойчивые тенденции, не зависящие от выбора начальных условий в переменных модели. Как правило, это достигается путем построения асимптотического состояния на основе проведения расчетов на многолетнюю перспективу.

Другой вариант устойчивости связан с тем, что параметры популяций могут несколько изменяться в процессе микроэволюции до некоторых финальных (так называемых *эволюционно-устойчивых*) параметров. Поэтому модельные расчеты должны ориентироваться на выбор таких параметров. Первоначально соответствующая концепция была развита в работе Мэйнарда Смита [18] для грубых качественных моделей с использованием методов теории игр.

Однако если природный объект допускает достаточно полное количественное описание, то более естественным представляется построение эколого-эволюционных моделей.

В настоящей статье на примере эколого-эволюционной модели фитоценозов двух районов Азовского моря: Таганрогского залива (ТЗ) и собственно моря (СМ) будет проведен соответствующий анализ динамики биогенных веществ (азота и фосфора) с учетом влияний водорослей.

1. Модельные механизмы адаптации водорослей

Основой моделей динамики и микроэволюции экологических систем являются различные процессы адаптации. На примере водорослей рассмотрим важнейшие из них.

1.1. АДАПТАЦИЯ К СОДЕРЖАНИЮ БИОГЕННЫХ ВЕЩЕСТВ

В модели круговорота азота (N) и фосфора (P), которые предназначены для анализа поведения экосистем, необходимо включать механизмы адаптации водорослей к содержанию биогенных веществ в среде. В противном случае при модельных расчетах на длительную перспективу может «возникать» неограниченный рост N или P [8]. Поэтому учет механизмов адаптации водорослей представляется обязательным.

В обзоре [15] рассмотрены модельные схемы адаптации водорослей к содержанию азота и фосфора, основанные на концепции клеточной квоты. Более удобным при модельной реализации является следующий механизм адаптации, опирающийся на концепцию Ф. Добжанского [16] 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 -й субпопуляцией пропорционально их внутриклеточному содержанию (т.е. величинам k_N^i , k_P^i). Субпопуляцию с наибольшим k_N^i будем называть «азотолубивой», а с наибольшим k_P^i – «фосфоролубивой». Исход конкуренции данных субпопуляций зависит от содержания азота и фосфора в среде. Это взаимодействие должно быть согласовано с принципом компенсации Ле-Шателье – Брауна, а именно: при больших N доминирует азотолубивая субпопуляция, поскольку в этом случае происходит наиболее сильное потребление N . Аналогично, при больших P доминирует фосфоролубивая субпопуляция.

В качестве базовой модели динамики биомассы популяции водорослей (x) используем однородную схему Пирса [19]:

$$(1) \quad \dot{x} = xf(xk_P / P, xk_N / N).$$

Здесь P и N – концентрации минеральных форм фосфора и азота в воде; $f(u, v)$ – гладкая трофическая функция, убывающая по каждой переменной.

Ниже будем использовать частный случай схемы Пирса, а именно модель Контуа, в которой $f(u, v) = -1 + r / (1 + u + v)$. В развернутой форме получаем

$$(2) \quad f(xk_P / P, xk_N / N) = -1 + \frac{rPN}{PN + x(Nk_P + Pk_N)}.$$

Здесь r – скорость роста водорослей, зависящая от температуры и солености среды; скорость смертности равна -1 . Пусть условия среды постоянные, тогда при $r > 1$ в модели (1) с правой частью (2) имеется единственное, положительное равновесие $\bar{X}(k_N, k_P)$, где

$$(3) \quad \bar{X}(k_N, k_P) = \frac{r - 1}{N / k_N + P / k_P}.$$

Данное равновесие глобально устойчиво в R_+ .

Теперь построим расширение модели (2), включающее в себя три субпопуляции (x_1, x_2, x_3) . Определим внутриклеточное содержание азота и фосфора в данных субпопуляциях следующим образом:

- 1) $k_N^1 = k_N$ и $k_P^1 = k_P$ (исходная популяция);
- 2) $k_N^2 = k_N \gamma$ и $k_P^2 = k_P / \gamma$ (азотолюбивый мутант);
- 3) $k_N^3 = k_N / \gamma$ и $k_P^3 = k_P \gamma$ (фосфоролюбивый мутант).

Здесь γ – некоторое число, большее 1. Взаимодействие всех субпопуляций описывается системой («Триадой»):

$$(4) \quad \dot{x}_i = x_i f(Sk_P^i / P, Sk_N^i / N),$$

где $i = 1, 2, 3$ и $S = x_1 + x_2 + x_3$.

На рис. 1 проведены две прямые:

Ф) $P / k_P = \gamma N / k_N$ и

А) $N / k_N = \gamma P / k_P$,

которые разбивают первый квадрант на три области (1, 2 и 3). Пусть в системе (4) в качестве функции f выбрана схема Контуа, тогда для «Триады» справедливо следующее основное свойство адаптации [8]: *если точка (N, P) принадлежит области с номером i , то i -я субпопуляция вытесняет остальные.*

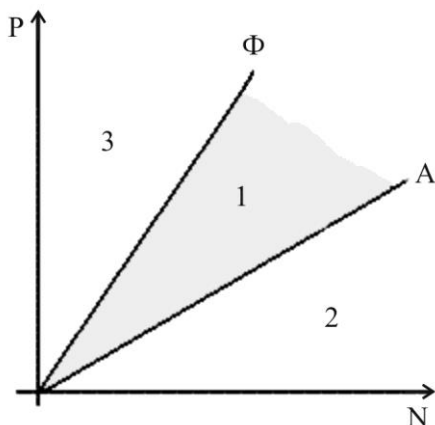


Рис. 1. При разных соотношениях N и P доминируют субпопуляции 1, 2 или 3

Правую часть «Триады» целесообразно дополнить следующим слагаемым:

$$(5) \quad \dot{x}_i = x_i f(Sk_P^i / P, Sk_N^i / N) + \mu,$$

где $i = 1, 2, 3$; μ – положительно и мало. Присутствие малого числа μ позволяет навечно закрепить трехвидовую структуру в машинной модели «Триады», и в то же время в (5) сохраняются прежние закономерности доминирования субпопуляций.

Отметим, что функционирование «Триад» не устраняет возможности возникновения дисбаланса N и P в среде, а лишь смягчает его.

В предлагаемой ниже модели «водоросли – азот и фосфор» Азовского моря представлены три основные группы водорослей (диатомовые, пиррофитовые и синезеленые). Динамика каждой группы водорослей описывается модельной конструкцией «Триада» с $\gamma = 1, 1$. Известно, что в Таганрогском заливе обитают в основном диатомовые и синезеленые водоросли, а в собственно море – диатомовые и пиррофитовые водоросли. В соответствующих моделях фитоценозов учитывается конкурентное взаимодействие указанных «Триад».

1.2. АДАПТАЦИЯ К ТЕМПЕРАТУРЕ

Суть построения традиционных эколого-эволюционных моделей заключается в следующем [1]. Вместо одной популяции (x) с фиксированным параметром α рассматривается многочисленное сообщество близких субпопуляций (x_1, \dots, x_n). Каждая переменная (x_i) является носителем своего параметра (α_i). Далее в процессе конкурентного отбора выживает одна субпопуляция, обладающая «наилучшим», точнее эволюционно-устойчивым значением параметра. Данное «прямолинейное копирование» эволюционных процессов требует задания большого числа субпопуляций. Поэтому такая компьютерная модель экосистемы вызывает, по сути, неограниченные затраты машинного времени при расчетах на долгосрочную перспективу.

Ниже предлагается иная модельная конструкция [9] механизма адаптации, в которой параметр играет активную роль, и наряду с переменными сам изменяется в процессе работы модели. Итак, пусть динамика популяции в постоянной среде задается базовой моделью

$$(6) \quad \dot{x} = xf(x, \alpha).$$

Гладкая функция $f(x, \alpha)$ отражает негативное действие внутренней конкуренции, поэтому она строго убывает. Чтобы в (6) реализовалось положительное равновесие, достаточно считать: $f(0, \alpha) > 0$ и $f(\infty, \alpha) < 0$ при всех α .

Напомним формальное определение: значение α_0 называется эволюционно-устойчивым (ЭУ-параметр), если соответствующая популяция не вытесняется в сообществе конкурентов с близкими к α_0 значениями параметров [18]. Оказывается, поиск ЭУ-параметров можно осуществить в модели с помощью всего лишь трех субпопуляций: «исходная популяция» и два ее мутанта. Здесь исходная популяция (x_1) является носителем базового параметра α , а мутанты (x_2 и x_3) – носители параметров $\alpha + \delta$ и $\alpha - \delta$ соответственно (константа δ положительна и мала). Разумеется, чтобы сохранялись адаптивные возможности такой модели, необходимо постоянно поддерживать в ней трехвидовую структуру. Поэтому динамику субпопуляций дополним «подкачкой» численности (в размере μ):

$$(7) \quad \begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 f(x_1 + x_2 + x_3, \alpha) + \mu, \\ \dot{x}_2 &= x_2 f(x_1 + x_2 + x_3, \alpha + \delta) + \mu, \\ \dot{x}_3 &= x_3 f(x_1 + x_2 + x_3, \alpha - \delta) + \mu, \end{aligned}$$

где μ – положительно и мало.

В зависимости от значения α в (7) будет доминировать та или иная субпопуляция. Далее, выберем Dom достаточно большой константой, например, положим $Dom = 10$. Пусть (x_1, x_2, x_3) – численности субпопуляций в текущий момент времени. Зададим изменение параметра α следующим образом:

1) α растёт при доминировании («с запасом») мутанта x_2 , т.е. при $x_2 > x_1 Dom$ и $x_2 > x_3$;

2) α убывает при доминировании («с запасом») мутанта x_3 , т.е. при $x_3 > x_1 Dom$ и $x_3 > x_2$.

В этой связи, естественно определить следующую функцию отбора $Sel(x_1, x_2, x_3)$:

$Sel = 1$ при доминировании x_2 ;

$Sel = -1$ при доминировании x_3 ;

$Sel = 0$ в остальных случаях.

Наконец, дополним систему (7) уравнением для базового параметра:

$$(8) \quad \dot{\alpha} = \varepsilon Sel(x_1, x_2, x_3),$$

где скорость микроэволюции ε положительна и мала.

Для «правильной» работы системы (7)–(8) следует указать относительный порядок малости коэффициентов δ, μ, ε . Так, в работе [5] предлагается брать δ малым, μ очень малым, а ε совсем малым. Показано, что в этом случае финальное значение параметра α оказывается эволюционно-устойчивым.

Неожиданно данная конструкция является эффективной при периодически изменяющихся условиях среды, например, температуры (θ). Здесь в рамках простейшей версии схемы Контуа базовая модель имеет вид

$$(9) \quad \dot{x} = x \left[-1 + r(\theta - \alpha) \frac{1}{1+x} \right],$$

где $r = r_0[1 - (\theta - \alpha)^2]$ при $\theta \in I = (\alpha - 1, \alpha + 1)$ и $r_0 > 1$; иначе $r = 0$. Обычно I называют *интервалом температурной толерантности*, у каждого вида водорослей он свой.

Здесь актуальна следующая проблема: *где в процессе микроэволюции будет располагаться интервал I ?* В результате расчетов по модели (7)–(8) обнаружены два возможных финальных состояния [10]. Разумеется, тот или иной исход эволюционного процесса зависит от выбора начального положения I . Сформулируем основной результат:

пусть θ – синусоидальная кривая, тогда I оказывается вблизи минимума или максимума θ .

Это так называемая «гипотеза критических значений». Вероятно, первый исход соответствует реализации холодолюбивых (диатомовых) водорослей, а второй – характерен для теплолюбивых (пирофитовых или синезеленых) водорослей.

Одновременный учет в модели указанных двух адаптаций можно осуществить с помощью конструкции «*Пентада*», содержащей пять субпопуляций. Здесь 1-я субпопуляция имеет стандартный набор параметров, 2 и 3-я субпопуляции отвечают за биогенную адаптацию, а 4 и 5-я субпопуляции реализуют температурную адаптацию.

Последнее. Довольно непросто бывает добиться в модели устойчивого сосуществования различных видов водорослей. Здесь стабилизирующую роль может играть модельный механизм перехода активных клеток водорослей в пассивное состояние: когда температура среды оказывается «плохой» (θ лежит вне I), то происходит переход клеток из активного состояния в пассивное (споры), в котором они не размножаются, не питаются и практически не умирают [14]. Напротив, когда температура среды становится «хорошей» (θ лежит внутри I), то клетки водорослей возвращаются в активное состояние. Наличие этого механизма существенно «смягчает» процессы межвидовой конкуренции.

2. Парадоксальные модельные эксперименты в анализе дисбаланса минеральных форм азота и фосфора

С точки зрения теории автоматического регулирования, процессы питания водорослей осуществляют прямые связи, а процессы распада отмерших клеток образуют обратные связи в общем круговороте веществ в экосистеме [11]. Когда отношение общих запасов азота ($N_{общ}$) к общим запасам фосфора ($P_{общ}$) близко к значению азот/фосфор в клетках водорослей ($N_{кл} / P_{кл}$), то в биологическом круговороте веществ активно «работают» две обратные связи (как по азоту, так и по фосфору). Напротив, при избыточном накоплении в среде, например N , ослабляется действие обратной связи по азоту. Сокращение же числа активных обратных связей опасно, поскольку может привести к дестабилизации водной экосистемы.

Из таблицы 1 следует, что потребление P всеми группами водорослей примерно одинаково, а потребление N существенно различно. При этом наибольшее потребление азота осуществляется синезелеными водорослями. Кроме того, полезно иметь в виду значения отношений k_N / k_P : 5 (диатомовые); 6,69 (пирофитовые); 8,75 (синезеленые).

Таблица 1. Экологические характеристики водорослей Азовского моря [2, 12]

Группа водорослей \ Параметр	Оптимальная соленость, ‰	Оптимальная температура, °С	Содержание в клетках N и P	
			k_N	k_P
Диатомовые	9	12-14	0,00525	0,00105
Пирофитовые	14	19-22	0,00750	0,00112
Синезеленые	6	22-24	0,01050	0,00120

Далее, согласно наблюдениям [3] в Азовском море средне-многолетняя величина $nr = N_{общ} / P_{общ}$ составляла ≈ 10 . Указанное значение nr близко к величине $N_{кл} / P_{кл}$ для основных видов азовских водорослей. После сооружения Цимлянского водохранилища (1953 г.) сократился объем (v) и деформировался хими-

ческий состав (c_N, c_P) донского стока. В результате в Азовском море стало наблюдаться постепенное нарастание отношения nr . За промежуток времени 1970–1980 гг. величина nr достигла значения ≈ 20 . Представляет интерес поиск причин, вызывающих рост nr .

Ниже будет представлена идея компьютерного исследования эффектов воздействия вариантов химического состава вод (c_N, c_P) и годового объема стока (v) на фитоценозы ТЗ и СМ. Задавались следующие параметры речного стока:

- 1) v изменялся в пределах 50–10 км³/год, естественно, такое сокращение v вызывает увеличение солености как ТЗ, так и СМ;
- 2) для (c_N, c_P) были выбраны следующие варианты (в мг/м³):
1 – (2000, 200); 2 – (2000, 300); 3 – (3000, 200); 4 – (3000, 300).

Здесь при расчетах использовалась модель «водоросли – азот и фосфор», в которой каждой группе фитопланктона соответствовала своя «Триада». Пусть заданы конкретные параметры донского стока, тогда при расчетах на многолетнюю перспективу в данной модели устанавливается периодическое (период = год) состояние. Этот асимптотический режим является единственным и устойчивым.

Обнаружено [6], что при уменьшении v (среднегодовое) содержание минерального P падает, а содержание минерального N убывает лишь при $v \in [50, 25]$ и, напротив, резко возрастает при дальнейшем уменьшении v от 25 до 10. Этот неожиданный результат – возникновение дисбаланса N и P в Азовском море при снижении объема донского стока меньше критического значения (25 км³/год) – имел место при всех четырех вариантах химического состава р. Дон.

Очевидно, убыль v порождает одновременную трансформацию двух процессов, как гидрологического (изменение массообмена $TZ \leftrightarrow CM \leftrightarrow \text{Черное море}$), так и биологического (перестройка видового состава водорослей при росте солености). Чтобы разобраться в хитросплетении указанных факторов, необходимо выделить их в «чистом виде».

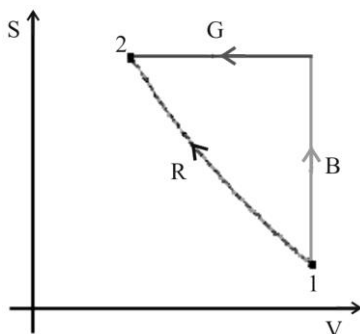


Рис. 2. Разные пути в пространстве (v, S) , соединяющие два состояния экосистемы

Воспользуемся здесь следующими «парадоксальными» соображениями. Пусть объем донского стока непрерывно уменьшается от 50 до 10 км³/год. Это вызывает увеличение солености каждого района Азовского моря. Геометрически в пространстве факторов (см. рис. 2) происходит движение по диагонали (R) от точки 1 к точке 2. Теперь заменим «прямой» путь (R) на «окольный» ($B+G$), состоящий из вертикального (B) и горизонтального (G) отрезков. Движение факторов по отрезку B связано только с увеличением солености («гидрология заморожена»). Поэтому путь B вызывает деформацию чисто биологических процессов. Аналогично, движение факторов по отрезку G порождает лишь изменение массообмена («соленость заморожена»). Значит, путь G вызывает деформацию чисто гидрологических процессов. Разумеется, такие односторонние изменения данных факторов в природе не наблюдаются. Однако в экспериментах с математической моделью это вполне допустимо и реализуемо.

На основе предложенных модельных экспериментов был выявлен следующий механизм возникновения дисбаланса N и P в Азовском море:

– при сокращении объема стока р. Дон от 50 до 25 км³/год решающее значение имеют биологические факторы (перестройка видового состава водорослей), вызывающие одновременное уменьшение N и P . Оказывается, сопутствующее увеличение солености до 11‰ вызывает рост общей биомассы водорослей, и попутно увеличивается потребление биогенных веществ;

– при дальнейшем сокращении стока доминируют гидрологические процессы, приводящие к увеличению N и уменьшению P . Действительно, здесь происходит рост доли атмосферных осадков и притока черноморских вод с аномально высоким содержанием N/P . Так, имеем соответственно $1400 / 45 \approx 31$ и $350 / 27 \approx 13$ [8].

3. Парадоксальные модельные эксперименты в анализе баланса органических форм азота и фосфора

Ниже считаем, что фитоценоз характеризуется видовым составом водорослей, а также набором минеральных и органических форм биогенных элементов (для простоты ограничимся лишь N и P). Разумеется, замкнутый по веществу фитоценоз включает в себя потребление минеральных элементов N и P водорослями, которые размножаются и частично отмирают. В результате (линейного) распада органических соединений вещества N и P возвращаются в водную толщу.

Здесь в модели представлены два фитоценоза: ТЗ и СМ. В первом присутствуют только диатомовые и синезеленые водоросли, а во втором обитают только диатомовые и пиропитовые водоросли (+ их споры). Каждая группа фитопланктона представлена своей “Пентадой”. Поэтому здесь происходит одновременная адаптация водорослей к биогенному и температурному режимам. Среднеголетние значения стока р. Дон и температуры (по районам) приведены в таблице 2.

Таблица 2. Среднеголетние [17] ежемесячные значения температуры воды ТЗ и СМ ($^{\circ}\text{C}$) и объемы стока р. Дон (км^3)

Фактор Месяц	Сток р.Дон	Температура ТЗ	Температура СМ
I	1,00	1,08	1,93
II	1,17	0,14	1,49
III	2,09	2,18	2,67
IV	3,78	10,8	9,31
V	4,55	18,2	16,3

Фактор Месяц	Сток р.Дон	Температура ТЗ	Температура СМ
VI	2,21	22,6	22,1
VII	1,45	24,6	24,3
VIII	1,32	23,5	24,1
IX	1,27	18,4	19,4
X	1,31	12,1	14,8
XI	1,32	5,75	7,8
XII	1,08	3,42	4,6

Напомним, объемы районов ТЗ – 25,9 км³ и СМ – 295,34км³. В системе одностороннего обмена р. Дон→ТЗ→СМ→Черное море реализована простейшая балансовая гидрологическая схема: сколько воды втекает, столько же ее и вытекает. Разумеется, вода является основным «переносчиком» биогенных веществ и водорослей.

При модельных расчетах считаем, что в донской воде содержание минеральных форм N и P равно нулю, а концентрация органических форм N и P задается парой (c_N, c_P) . Пусть $F_t(c_N, c_P)$ – вектор состояния модели фитоценозов, соответствующий (c_N, c_P) , в момент времени t . Отметим, что правая часть модели динамики водорослей является однородной функцией первой степени (при $\mu = 0$), а процессы распада и массопереноса линейны. Поэтому имеет место равенство $F_t(\lambda c_N, \lambda c_P) = \lambda F_t(c_N, c_P)$ для произвольной константы $\lambda > 0$.

По сути, ключевое значение для анализа качественных изменений имеет лишь отношение $R = c_N / c_P$. В таблице 3 приведены результаты компьютерного исследования влияния химического состава стока р. Дон на фитоценозы ТЗ и СМ. Здесь R изменяется от 2400 / 80 до 2400 / 440.

Здесь обозначено: N_m, N_0 и P_m, P_0 – минеральные и органические формы N и P .

Отметим, что попутно в модели происходил поиск эволюционно-устойчивых значений благоприятных температур развития водорослей. Разумеется, это влияет и на динамику всего фитоценоза. Здесь начальные значения данных параметров выби-

рались следующими: 22 – синезеленые (a_c), пиррофитовые (a_{II}) и 3 – диатомовые (a_D).

Таблица 3. Асимптотики среднегодовых характеристик (в $мг/м^3$) фитоценозов в природной системе р. Дон → ТЗ → СМ

R Характеристика	2400/ /80	2400/ 140	2400/ 200	2400/ 260	2400/ 320	2400/ 380	2400/ 440
Таганрогский залив							
Синезел.	2670	4659	6269	6167	5959	5962	5965
Диатом.	910	1585	2444	3666	4448	4457	4462
N_m	1207	767	401	305	251	251	251
P_m	12	21	34	63	102	153	203
N_0	983	1266	1510	1572	1600	1601	1601
P_0	41	71	101	123	138	148	157
Собственно море							
Пиррофит.	3049	5333	7611	9556	9388	9237	9243
Диатом.	960	1683	2411	3332	4647	4815	4821
N_m	1739	1257	777	351	235	224	224
P_m	10	18	26	37	65	122	182
N_0	449	771	1094	1303	1443	1448	1449
P_0	35	62	88	114	131	132	132

Дополнительно было проведено специальное компьютерное исследование того, как влияет выбор начальных параметров на их финальные значения. Так, при $c_N = 2400$ и $c_P = 200$ рассмотрено 11 вариантов, а именно: начальные значения температур развития теплолюбивых водорослей фиксированы $a_c = a_{II} = 26$, а у холоднолюбивых изменяются $a_D = k$, где $k = 1, \dots, 11$. В таблицу 4 сведены полученные в модели эволюционно-устойчивые значения данных параметров.

Финал процессов микроэволюции для теплолюбивых (синезеленых и пиррофитовых) водорослей практически однозначен, и соответствующие параметры располагаются вблизи максимума температурной кривой (это согласуется с гипотезой критических значений).

Таблица 4. Финальные значения параметров благоприятных температур развития водорослей

k \ Парам.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Таганрогский залив											
a_c	22,1	22,1	22,1	22,0	22,1	22,1	22,1	22,1	22,1	22,2	22,2
a_d	1,6	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	12,2	12,2
Собственно море											
a_{Π}	21,8	21,8	21,8	21,8	21,8	21,8	21,8	21,8	21,8	21,8	21,8
a_d	3,2	3,2	3,2	3,3	3,3	3,2	7,2	7,4	7,4	7,4	7,4

А для холоднолюбивых диатомовых водорослей могут возникать два варианта финала. Так, самое низкое значение ЭУ-параметра соответствует минимуму температурной кривой. Далее, имеются веские основания полагать, что более высокое значение ЭУ-параметра соответствует точке перегиба температурной кривой. В этой связи сообщество диатомовых водорослей в Азовском море включает в себя несколько групп с существенно разными оптимальными температурами развития.

Далее, из таблицы 3 можно извлечь динамику азот/фосфор для различных форм биогенных веществ в зависимости от величины R . Неожиданно находим, что в СМ величина N_0 / P_0 совсем мало изменяется (см. таблицу 5).

Таблица 5. Отношение азот/фосфор в природной системе $p. \text{Дон} \rightarrow \text{ТЗ} \rightarrow \text{СМ}$ при разных R

Отношение \ R	2400/ 80	2400/ 140	2400/ 200	2400/ 260	2400/ 320	2400/ 380	2400/ 440
Таганрогский залив							
N_m / P_m	100,6	36,5	11,8	4,8	2,5	1,6	1,2
N_0 / P_0	23,0	17,6	14,9	12,8	11,5	10,8	10,2
Собственно море							
N_m / P_m	174,0	69,8	29,9	9,5	3,6	1,8	1,2
N_0 / P_0	12,7	12,5	12,4	12,1	11,0	10,9	10,9

В чем причина высокой устойчивости отношения N_0 / P_0 в собственно море? Может быть, в уникальности видового состава фитоценоза СМ или в уникальности каскада фитоценозов ТЗ и СМ? В этой связи в рамках гидрологической схемы *р. Дон*→*район 1*→*район 2* были проведены «парадоксальные» компьютерные эксперименты, в которых рассмотрены любые расстановки фитоценозов по районам. Так, например, сценарий *р. Дон*→СМ→ТЗ означает: 1) *р. Дон* впадает в большой район, в котором обитают пиррофитовые и диатомовые водоросли; 2) из данного района вода поступает в малый район, в котором находятся синезеленые водоросли.

Согласно проведенным расчетам отношение N_m / P_m сильно изменяется во всех районах при вариации R . Напротив, во всех сценариях отношение N_0 / P_0 слабо изменяется, особенно во втором районе (см. таблицу 6). Поэтому биологические характеристики районов не имеют принципиального значения.

Скорее всего, «вина» лежит на гидрологических особенностях районов. Так, когда первый район является большим, то стабилизация N_0 / P_0 возникает уже в нем. Вероятно, низкая проточность большого района всегда способствует стабилизации N_0 / P_0 . В приложении подтвержден этот тезис с помощью анализа упрощенной автономной модели.

Сформулируем основные выводы.

1. Органическое вещество водоемов имеет как аллохтонное (заносимое извне), так и автохтонное (продуцируемое внутри) происхождение. Автохтонная органика (это, в основном, отмершие клетки водорослей) в определенном смысле упорядочена, поскольку в ней концентрации азота и фосфора близки к их содержанию внутри клеток водорослей. Напротив, аллохтонная органика не «отфильтрована» водорослями, и в ней соотношение азот/фосфор может допускать значительные вариации. В слабопроточных и высокопродуктивных водоемах превалирует автохтонная органика, поэтому величина (азот органический)/(фосфор органический) слабо изменяется даже при сильной деформации химического состава речного стока.

2. Благоприятные температуры развития теплолюбивых водорослей располагаются вблизи максимума температурной кривой водоема. А у холодолюбивых водорослей они находятся

около минимума или точки перегиба температурной кривой. Следует ожидать, что при деформации термического режима среды произойдет изменение указанных параметров. Это может вызвать трансформацию продуктивности не только фитопланктона, но и всей экологической системы в целом.

Таблица 6. Сценарии «перестановок фитоценозов» и отношение азот/ фосфор при разных R

R Отношение	2400/ 80	2400/ 140	2400/ 200	2400/ 260	2400/ 320	2400/ 380	2400/ 440
р. Дон→ТЗ→ТЗ							
Первый район							
N_m / P_m	100,6	36,5	11,8	4,8	2,5	1,6	1,2
N_0 / P_0	23	17,6	14,9	12,8	11,5	10,8	10,2
Второй район							
N_m / P_m	124	45,2	13,1	4,9	2,3	1,5	1,1
N_0 / P_0	17,8	16	15,1	13,3	12,7	12,5	12,3
р. Дон→СМ→ТЗ							
Первый район							
N_m / P_m	148	62	27,7	9,4	3,5	1,9	1,3
N_0 / P_0	13,1	12,3	11,9	11,6	10,8	10,7	10,6
Второй район							
N_m / P_m	139	51	16,2	5,4	2,4	1,5	1,1
N_0 / P_0	14,4	14,2	14	12,8	12,2	12,2	12,2
р. Дон→СМ→СМ							
Первый район							
N_m / P_m	148	62	27,7	9,4	3,5	1,9	1,3
N_0 / P_0	13,1	12,3	11,9	11,6	10,8	10,7	10,6
Второй район							
N_m / P_m	150	62	26,5	8,3	3,3	1,8	1,2
N_0 / P_0	12,2	12,2	12,1	11,8	11	10,9	10,9

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-05-31322).

4. Приложение

Обозначим через d – величину потока донской воды, а через V – объем района фитоценоза. Отношение $\rho = d / V$ характеризует проточность района. Разумеется, чем меньше ρ , тем ниже проточность. Напомним, c_N и c_P – концентрации органических форм N и P в речном стоке. Пусть параметры r_N и r_P – скорости распада органических форм азота и фосфора; F и G – биомассы двух видов водорослей (например, пиррофитовые и диатомовые); χ – коэффициент смертности водорослей; ϕ_N, ϕ_P – содержание N, P в клетках F ; γ_N, γ_P – содержание N, P в клетках G .

Теперь без учета переменных факторов среды получаем уравнения:

$$\dot{N}_0 = \rho(c_N - N_0) - r_N N_0 + \chi(F\phi_N + G\gamma_N),$$

$$\dot{P}_0 = \rho(c_P - P_0) - r_P P_0 + \chi(F\phi_P + G\gamma_P).$$

Отсюда находим следующие равновесные значения:

$$\tilde{N}_0 = \frac{\rho c_N + \chi(F\phi_N + G\gamma_N)}{\rho + r_N} \quad \text{и} \quad \tilde{P}_0 = \frac{\rho c_P + \chi(F\phi_P + G\gamma_P)}{\rho + r_P}.$$

Очевидно, при малых ρ получаем соотношение:

$$\frac{\tilde{N}_0}{\tilde{P}_0} \approx \frac{r_P}{r_N} \frac{F\phi_N + G\gamma_N}{F\phi_P + G\gamma_P}.$$

Согласно наблюдениям имеет место [13].

$$(П.1) \quad \frac{r_P}{r_N} = 2,5,$$

а при $F > 0$ и $G > 0$ справедливо неравенство:

$$(П.2) \quad \min\left\{\frac{\phi_N}{\phi_P}, \frac{\gamma_N}{\gamma_P}\right\} \leq \frac{F\phi_N + G\gamma_N}{F\phi_P + G\gamma_P} \leq \max\left\{\frac{\phi_N}{\phi_P}, \frac{\gamma_N}{\gamma_P}\right\}.$$

Проведем конкретный расчет для СМ. Для пиррофитовых и диатомовых водорослей известно $\phi_N / \phi_P = 6,69$ и $\gamma_N / \gamma_P = 5$, соответственно (см. раздел 2). Поэтому на основе (П.1) и (П.2) находим довольно узкий диапазон отношения органических форм азот и фосфора:

$$12,5 \leq \frac{\tilde{N}_0}{\tilde{P}_0} \leq 16,7.$$

Литература

1. АБРОСОВ Н.С., РОЗЕНГАУЗ М.М. *Динамика гетерогенной популяции в условиях трофической конкуренции (к теории коэволюции)* // Пробл. эколог. мониторинга и моделир. экосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1986. – Т. 9. – С. 166–183.
2. АЛДАКИМОВА А.Я. *О некоторых закономерностях внутривековой динамики фитопланктона Азовского моря* // Биологические ресурсы Азовского моря. – Ростов н/Д.: РГУ, 1976. – С. 71–75.
3. БРОНФМАН А.М., ДУБИНИНА В.Г., МАКАРОВА Г.Д. *Гидробиологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря.* – М.: Пищ. пром., 1979. – 288 с.
4. ВОРОВИЧ И.И., ГОРЕЛОВ А.С., ГОРСТКО А.Б. И ДР. *Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря. Математические модели.* – М.: Наука, 1981. – 360 с.
5. ИЛЬИЧЕВ В.Г. *Адаптация параметров в моделях популяций* // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, №2. – С. 171–179.
6. ИЛЬИЧЕВ В.Г. *Вычислительные эксперименты в поиске причин возникновения дисбаланса азота и фосфора в Азовском море* // Математическое моделирование. – 2006. – №2. – С. 89–100.
7. ИЛЬИЧЕВ В.Г. *Математическое моделирование экологического состояния бассейна Азовского моря* // Метеорология и гидрология. – 1995. – №1. – С. 56–64. 3.
8. ИЛЬИЧЕВ В.Г. *Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах.* – М.: Физматлит, 2009. – 192 с.
9. ИЛЬИЧЕВ В.Г. *Эволюционная устойчивость биологических сообществ* // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, №1. – С. 63–74.
10. МАТИШОВ Г.Г., ИЛЬИЧЕВ В.Г., СЕМИН В.Л. И ДР. *Об адаптации популяций к температурному режиму среды.*

- Результаты компьютерных экспериментов // Доклады Академии наук.* – 2008. – Т. 420, №2. – Май. – С. 282–285.
11. НОВОСЕЛЬЦЕВ В.Н. *Организм в мире техники: кибернетический аспект.* – М.: Наука, 1989. – 239 с.
 12. СЕРГЕЕВ Ю.Н., КОЛОДОЧКА Х.Д., КРУММЕЛЬ Х.Д. И ДР. *Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море.* – Л.: ЛГУ, 1979. – 291 с.
 13. СКОПИНЦЕВ Б.А. *Закономерности разложения (минерализации) органического вещества отмершего планктона // Водные ресурсы.* – 1976. – №2. – С. 150–160.
 14. УШАТИНСКАЯ Р.С. *Скрытая жизнь и анабиоз.* – М.: Наука, 1990. – 182 с.
 15. ФУРСОВА П.В., ЛЕВИЧ А.П. *Математическое моделирование в экологии сообществ // Проблемы окружающей среды, ВИНТИ (обзорная информация).* – М., 2002. – №9. – 50 с.
 16. DOBZHANSKY TH. *Genetics of the Evolutionary Process.* – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1970. – 505 p.
 17. MATISHOV G., MATISHOV D., GARGOPA YU., ETC. *Climatic Atlas of the Sea of Azov 2008.* – NOAA Atlas NESDIS 65, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 2008. – 148 p.
 18. MAYNARD S.J. *Evolution and the theory of games.* – N.J.: Cambridge Univ. Press, 1982. – 224 p.
 19. PEARCE C. *A new deterministic model for the interaction between predator and prey // Biometrics.* – 1970. – Vol. 26, No. 3. – P. 387–392.

EVOLUTIONARY STABLE CHARACTERISTICS OF SEA OF AZOV WITH VARIATIONS OF DON RIVER RUNOFF

Vitaly Il'ichev, Institute of Arid Zones of SSC RAS, Rostov-on-Don, Doctor of Science, chief research scientist (vitaly369@yandex.ru).

Liudmila Dashkevich, Institute of Arid Zones of SSC RAS, Rostov-on-Don, Cand.Sc., research scientist (ldashkev@ssc-ras.ru).

Valerii Kulygin, Institute of Arid Zones of SSC RAS, Rostov-on-Don, Cand.Sc., research scientist (kulygin@ssc-ras.ru).

Abstract: An ecological evolutionary simulation for the system “biogenic elements – algae” is introduced. It is found that in the asymptotic mode the relation of organic forms of nitrogen and phosphorus in the ecosystem varies slightly, despite the strong deformation of the chemical composition of the runoff of the Don river. We perform a series of “paradoxical” model experiments to uncover the reason of this phenomenon. We also determine the evolutionary stable values of the temperature, which is favorable for the growth of main algae groups. It is shown that for the thermophilic algae such a temperature is unique, while for cold-loving algae two favorable values of the temperature are possible.

Keywords: model, adaptation mechanisms, evolutionary-stable parameters

Статья представлена к публикации членом редакционной коллегии М.В. Губко

*Поступила в редакцию 22.01.2015.
Опубликована 31.05.2015.*