

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 1

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА
№ 3 с/к

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1980

определяется биологической природой растения (внутренними факторами), а скорость роста — окружающей средой (внешними факторами).

1. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
2. Калугина-Гутник А. А., Холодов В. И., Иванова И. К. Морфометрическая характеристика роста проростков *Ulva rigida* Ag. в различные сезоны года в Севастопольской бухте. — Экология моря, 1980, вып. 1, с. 47—58.
3. Кожевников С. Н. Теория механизмов и машин. — М.: Машиностроение, 1973. — 591 с.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
27.11.78

V. I. KHOLODOV, A. A. KALUGINA-GUTNIK
**MATHEMATICAL ANALYSIS OF THE GROWTH
OF *ULVA RIGIDA* AG. GERMS UNDER DIFFERENT
LIVING CONDITIONS**

Summary

A comparative mathematical analysis of the process of cells growth in the *Ulva rigida* Ag. germs is presented depending on the season, experiment conditions and cells quantity in the thallus. The reasons are shown which determine the mechanism of the cells member increase in the thallus and germs growth rate and which are induced by the internal and external factors. An equation is composed describing the process of germs growth in *U. rigida*.

УДК 517.9.487

В. И. БЕЛЯЕВ, А. А. КАЛУГИНА-ГУТНИК,
К. М. ХАЙЛОВ

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВА
ПРИБРЕЖНЫХ МОРСКИХ МАКРОФИТОВ, ПОДВЕРЖЕННОГО
ЭВТРОФИКАЦИИ ОТ БЕРЕГОВОГО СТОКА**

В работе [1] предложена обобщенная математическая модель прибрежной экосистемы, включающей макрофиты. Интегродифференциальные уравнения модели получены на основе использования функций распределения численности особей макрофитов по их возрасту и пространственным координатам. Анализ модели выполнен на примере частного ее варианта, составленного для пространственно однородной экосистемы, прототипом которой была прибрежная экосистема Баренцева моря, содержащая три вида доминирующих макрофитов — аскофиллум, родимению и эктокарпус. Для этого частного варианта исследованы стационарные состояния сообщества, а также устойчивость попарных сочетаний видов.

Основная цель моделирования прибрежных морских экосистем — это предсказание возможных изменений их состояния в результате воздействия антропогенных факторов. В дальнейшем опыт моделирования естественных экосистем предполагается использовать при конструировании искусственных морских экосистем для предприятий марикультуры.

Выбор для изучения прибрежных морских экосистем на основе математического моделирования обусловлен следующими соображе-

ниями. Во-первых, эти экосистемы наиболее богаты жизнью и по количеству органического вещества, производимого на единицу поверхности дна, наиболее продуктивны. Во-вторых, они являются одним из наиболее уязвимых и поражаемых человеком экологических объектов. Это определяется глобальным распределением населения, уплотненным вдоль берегов морей и океанов, а также естественным направлением речного (а с ним и любого антропогенного) стока с суши. При этом известно, что морские прибрежные экосистемы обладают высокой адаптивной пластичностью и в ответ на антропогенные воздействия могут радикально перестраивать свою структуру и функции, приспосабливаясь к новым, в основном химическим нагрузкам.

Сочетание этих свойств — наивысшей продуктивности на единицу поверхности дна, наивысшей подверженности антропогенным воздействиям и высокой адаптивной пластичности — делает прибрежные экосистемы важным и чрезвычайно интересным в теоретическом и практическом отношении объектом изучения в море. Отметим в связи с этим также, что теперь и, по крайней мере, в обозримом будущем марикультура ориентируется преимущественно на прибрежные организмы и целые прибрежные экосистемы.

Значительная часть веществ, рассеиваемых человеком в ходе хозяйственной деятельности, попадает со стоком в море, воздействуя на прибрежные экосистемы. Рациональное использование ресурсов этих веществ может быть основано на использовании их замкнутого кругооборота. С этой точки зрения весьма перспективным представляется использование прибрежных морских экосистем для концентрирования веществ, спускаемых в море со стоком. С этой целью должны создаваться управляемые морские экосистемы, конструируемые из природных элементов.

При всем этом реальная изученность прибрежных морских экологических систем (МЭС) крайне мала, а способность предвидеть их реакцию на разные режимы эксплуатации и формы антропогенного воздействия минимальна. Особенно, как это ни странно, мала изученность первично-продукционного звена этих систем — того самого, которое в экосистемах районов открытого моря изучалось в первую очередь, наиболее тщательно и многосторонне.

Первично-продукционным звеном прибрежных МЭС являются сообщества (именно сообщества, а не отдельные виды) прибрежных макрофитов. Хотя распределение видов макрофитов в биогеографическом ключе описано сравнительно хорошо во многих морях и океанах, их продукция до самого недавнего времени оценивалась весьма приближенными полевыми методами. Еще меньше изучена экобиохимическая функция морских макрофитов и их сообществ, т. е. их обмен со средой, хотя именно с нею в первую очередь и связан отклик прибрежных экосистем на антропогенные химические нагрузки (пестициды, химические удобрения, продукты промышленного и городского стока).

В данной работе на основе обобщенной модели, предложенной ранее [1], выведен частный вариант модели сообщества прибрежных морских макрофитов, подверженного эвтрофикации от берегового стока. В качестве реального прототипа модели мы выбрали МЭС прибрежной части Черного моря в районе Южного берега Крыма. Мы располагали данными о видовом составе и количественном распределении макрофитов в естественном состоянии (по-видимому, стационарном) в 1964 г. Повторная съемка донной растительности проведена через 13 лет после начала загрязнения очищенным канализационным стоком, т. е. в 1977 г.

Описание модели МЭС прибрежных макрофитов. Всякая природная экологическая система представляется исключительно сложным объектом, и при составлении ее математической модели неизбежны

упрощения, обусловленные целями моделирования. Этими целями обусловлен прежде всего выбор основных параметров состояния системы, остальные переменные вводятся уже для замыкания системы.

Основными переменными состояния системы будем считать численность и биомассу видов макрофитов, приходящихся на единицу площади прибрежной зоны. Именно эти величины измерялись в натуральных условиях и в них были отмечены существенные изменения под влиянием эвтрофикации берегового стока. $N_i(\tau, x, y)$ — численность, а $P_i(\tau, x, y)$ — биомасса i -го вида макрофитов. Здесь τ — время, отсчитываемое от начала процесса эвтрофикации, x — координата, нормальная к берегу, ось Oy — направлена вдоль берега в соответствии с преобладающим течением. Начало координат расположено у источника берегового загрязнения.

В соответствии с общей моделью работы [1] величины N_i и P_i вычисляются по формулам

$$N_i = \int_0^{\tau} f_i(\tau, \tau_0, x, y) d\tau_0 + N_{i0}; \quad (1)$$

$$P_i = \int_0^{\tau} \omega_i f_i d\tau_0 + P_{i0}. \quad (2)$$

Здесь f_i — функция распределения особей макрофитов по моментам рождения τ_0 ; $\omega_i(\tau, \tau_0, x, y)$ — биомасса таллома. N_{i0} и P_{i0} — начальные значения численности и биомассы популяции i -го вида. Функции f_i также рассчитываются на единицу площади. Эти функции ограничены сверху некоторыми максимальными значениями — максимальным числом особей, способных разместиться на единице площади.

Согласно работе [1], функции f_i и ω_i описываются уравнениями

$$\frac{df_i}{d\tau} = -\rho_i(\tau, \tau_0) f_i; \quad (3)$$

$$\frac{d\omega_i}{d\tau} = \sum_{j=1}^M a_{ij} \chi_{ij} k_{ij} \omega_j - b_i \omega_i, \quad (4)$$

где ρ_i — смертность макрофитов i -го вида, которая в самом общем случае зависит от момента рождения особи τ_0 и текущего времени τ . В работе [1] значения ρ_i оценивались по средней продолжительности жизни макрофитов соответствующих видов в предположении постоянства этих величин.

Здесь необходимо несколько конкретизировать выражение для $\rho_i(\tau, \tau_0)$.

Примем для ρ_i зависимость вида

$$\rho_i(\tau, \tau_0) = \begin{cases} \rho_{in}(\tau, \tau_0) & \text{при } \omega_i > \omega_{in}, \\ \rho_{in} + g_i \frac{(\omega_{in} - \omega_i)}{\omega_{in}} & \text{при } \omega_i \leq \omega_{in}. \end{cases} \quad (5)$$

Выражение (5) означает, что ухудшение роста или недоразвитие особей макрофитов способствует увеличению их смертности. Здесь ρ_{in} — смертность, а ω_{in} — биомасса при нормальном развитии, g_i — коэффициент. В порядке первого приближения (подлежащего экспериментальной проверке) мы приняли линейную зависимость ρ_i от относительного дефицита биомассы.

В отличие от работы [1], мы несколько видоизменим также начальные условия для уравнения (3). Зона, подверженная эвтрофикации от берегового источника загрязнения, является сравнительно небольшим участком прибрежной полосы моря. За счет вдольберегового течения эта зона, по-видимому, в избытке засеивается спорами всех видов макрофитов, произрастающих на этой полосе. Поэтому мы будем считать, что численность потомства не зависит от численности родительских особей, а определяется числом «вакантных» площадок субстрата, появляющихся после отмирания взрослых особей.

Освободившаяся площадка равномерно засевается спорами всех видов макрофитов. Между всходами макрофитов возникает взаимодействие, в котором участвуют также и взрослые особи, что сказывается на их росте и соответственно на выживаемости. Следовательно, до взрослого состояния на каждой площадке будет доживать ограниченное число особей того вида, который будет иметь преимущества в ходе упомянутого взаимодействия.

В соответствии с указанными соображениями начальное условие (или условие размножения) для уравнения (3)

$$f_i(\tau_0, \tau_0, x, y) = G_{i0} + \sum_{j=1}^n \delta_i \int_0^{\tau_0} s_j p_j(\tau_0, \tau'_0) f_j(\tau_0, \tau'_0, x, y) d\tau'_0. \quad (6)$$

Начальное условие для функции $f(\tau, \tau_0, x, y)$ берется при $\tau = \tau_0$, т. е. в момент зарождения особи. В выражении (6) δ_i — число всходов особей i -го вида, прорастающих на единице площадки субстрата; $s_j(\tau, \tau_0)$ — размер площадки субстрата, занимаемой особью j -го вида. G_{i0} — характеризует зарождение новых особей на площадках субстрата, освобождаемых в результате отмирания старых особей, живших в момент $\tau = 0$.

На величину s_j , очевидно, налагается ограничение

$$\sum_{j=1}^n \int_0^{\tau} s_j f_j(\tau, \tau_0, x, y) d\tau_0 \leq S, \quad (7)$$

где S — площадь субстрата, пригодного для роста водорослей, в расчете на единицу поверхности прибрежной зоны. В условиях развитой экосистемы вся пригодная для произрастания водорослей площадь субстрата, по-видимому, будет занята и в выражении (7) будет выполняться лишь знак равенства.

Увеличение численности и биомассы в соответствии с уравнениями (3), (4) возможно лишь в пределах выполнения неравенства (7). В общем случае величина s_j будет непосредственно зависеть не от возраста особи, а от ее биомассы, которая может быть разной в одном и том же возрасте. Вид функции s_j должен устанавливаться на основе наблюдений.

Выражения для коэффициентов в уравнении (4) используем те же, что и в работе [1]. Таким образом, k_{ij} — скорость потребления субстрата на единицу биомассы таллома; κ_{ij} — доля потребленного субстрата, идущая на образование биомассы; α_{ij} — количество биомассы, образующейся на единицу усвоенного субстрата; b_i — коэффициент убыли биомассы таллома за счет частичного отмирания (опада) и поедания хищниками.

Скорость потребления субстрата k_{ij} определяется выражением

$$k_{ij} = \frac{A_{ij}}{D_{ij}}, \quad (8)$$

где

$$A_{ij} = \frac{k_{ij}^m c_j}{c_{ij}^* + c_j}; \quad (9)$$

$$D_{ij} = (1 + \gamma_{ij} \omega_i^{\alpha_{ij}}) \prod_{k=1}^n (1 + n_{kj} P_k^{\beta_{kj}}). \quad (10)$$

Величина A_{ij} характеризует скорость потребления субстрата в зависимости от его концентрации c_j , а D_{ij} учитывает зависимость этой скорости от биомассы таллома и угнетающее действие остальных особей сообщества. Коэффициенты в формулах (9) и (10) определяют эмпирически. Плотность популяции P_i , т. е. биомассу, приходящуюся на единицу поверхности, можно установить из выражения (2).

При фотосинтезе в качестве одного из поглощаемых субстратов рассматривается и интенсивность L_i поглощаемой ФАР (фотосинтетически активной радиации) на уровне расположения особей макрофитов. Зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности ФАР также определяется выражением вида (9), где вместо c_j следует подставить величину L_i . Мы принимаем, что интенсивность фотосинтеза подчиняется принципу минимума: скорость фотосинтеза не может превысить значения, обусловленного скоростью подачи лимитирующей компоненты к поверхности таллома.

Значения концентраций поглощаемых растениями растворенных субстратов c_j определяют из решения соответствующих диффузионных задач с источниками, обусловленными макрофитами и другими компонентами экосистемы. Эти выражения легко выписать, используя функции f_i распределения особей макрофитов по возрастам [1].

Применение модели для анализа перестройки сообщества макрофитов под влиянием эвтрофикации берегового стока. Съемка данных о сообществе макрофитов в районе сброса очищенных бытовых стоков выполнена в 1964 г. (непосредственно перед началом действия сброса) и затем повторена в 1977 г. после продолжительного действия источника загрязнения. Под действием загрязнения существенно изменилась структура прибрежного сообщества макрофитов.

До 1964 г. исследуемый берег принадлежал к числу чистых участков моря с флорой водорослей, относящихся только к олиго- и мезосапробным видам. Среди наблюдавшихся 42 видов полисапробные полностью отсутствовали. На глубине от 0,5 до 10 м донная растительность представлена цистозировой ассоциацией, а на глубине 10 м она переходит в филлофоровую ассоциацию. Цистозира была двух видов — *Cystoseira crinita* (доминирующий) и *Cystoseira barbata* (субдоминирующий). На эти виды приходилось до 99% общей биомассы фитоценоза, а их проективное покрытие достигало 80—100%.

Во время второй съемки характеристик сообщества макрофитов в 1977 г. наблюдались значительные изменения во флористическом составе фитобентоса. Общее число видов сократилось до 32, и в то же время среди них появились полисапробные виды, которые вместе с мезосапробными составили половину видов сообщества. В зоне расположения цистозирового сообщества отмечено значительное количество ульвы (*Ulva rigida*), которая здесь доминирует. Среди видов цистозир ведущее положение заняла *C. barbata*. В сообществе филлофоры (*Phyllophora nervosa*), расположенном на глубинах свыше 10 м, столь существенных изменений не произошло.

В данной работе мы рассмотрим возможное объяснение механизма перестройки цистозирового сообщества в цистозирово-ульвовое, используя соотношения модели, описанной в предыдущем разделе. В связи с этим будем учитывать процессы, происходящие на прибрежной полосе моря до глубины около 10 м.

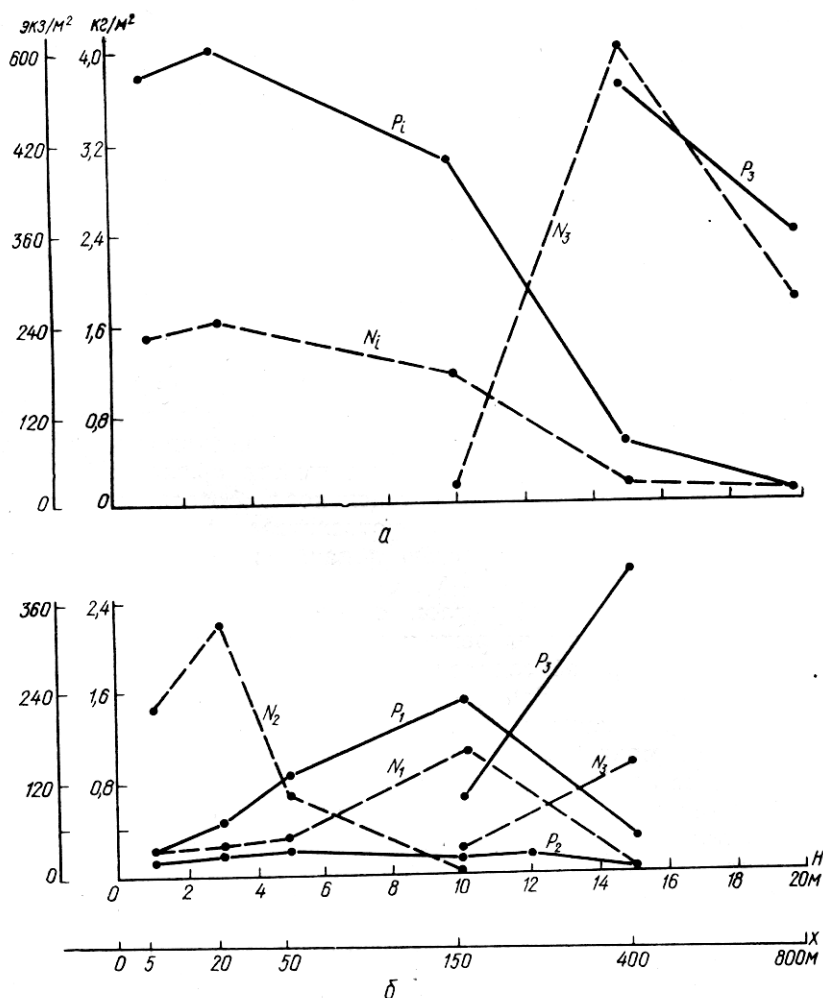


Рис. 1. Распределение численности N_i и биомассы P_i доминирующих видов макрофитов в 1964 (а) и 1977 гг. (б) вдоль координаты x , нормальной к берегу ($i=1$ — для цистозир, 2 — для ульвы и 3 — для филофоры).

Приведенные на рис. 1 (а и б) и 2 (а и б) графики дают представление о трансформации сообщества макрофитов под влиянием эвтрофикации стока в отношении доминирующих видов. На этих рисунках приведено распределение биомассы и численности цистозир и ульвы в пределах рассматриваемой акватории. Графики на рис. 1, а и 2, а относятся к начальному моменту времени, т. е. к 1964 г. ($\tau=0$), а графики рис. 1, б и 2, б — к моменту второй съемки в 1977 г. ($\tau=13$ лет).

На рис. 1, а представлено распределение при $\tau=0$ численности N_1 и биомассы P_1 цистозир (суммарных по двум ее видам) и филофоры N_3 и P_3 вдоль координаты, нормальной к берегу в точке, где затем стал действовать источник загрязнения. Ульва в этот период не

наблюдалась. На рис. 1, б показано распределение численности и биомассы в тех же точках для указанных видов в 1977 г., а также численность N_2 и биомасса P_2 для появившейся ульвы. На рис. 2, а и б показано распределение численности и биомассы цистозир и ульвы вдоль берега на различном расстоянии от источника загрязнения (глубина 3 м).

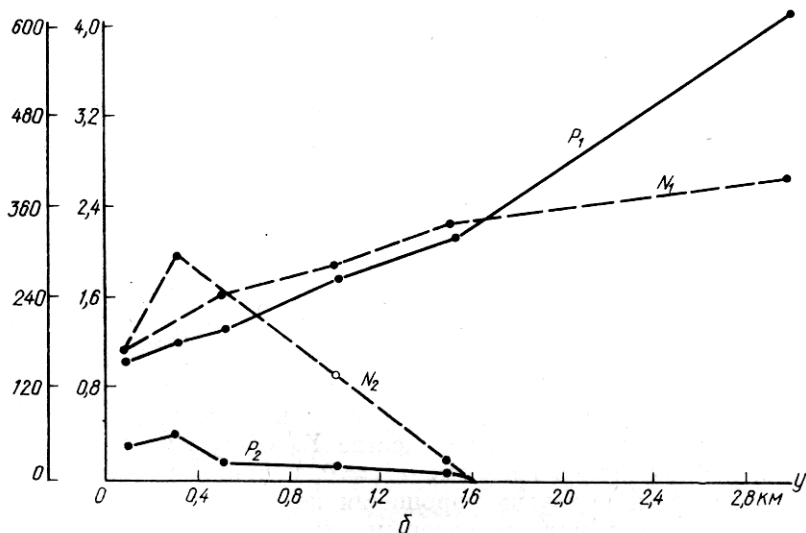
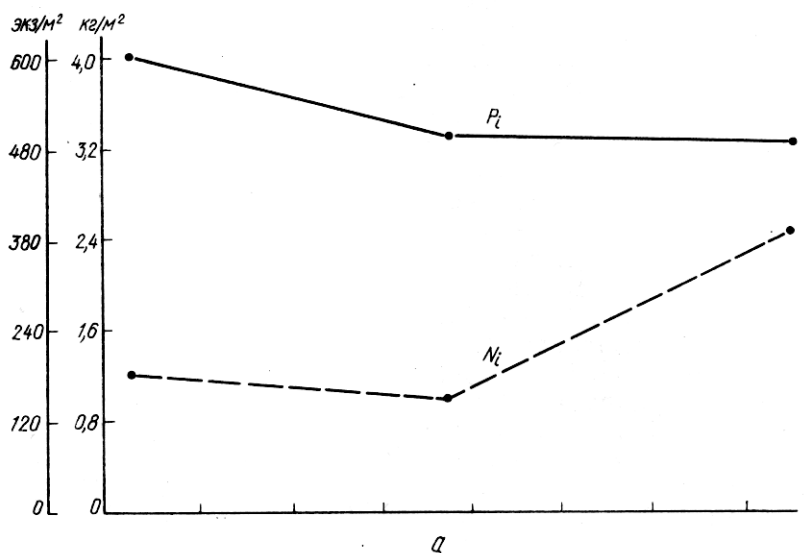


Рис. 2. Распределение численности N_i и биомассы P_i доминирующих видов макрофитов вдоль координаты y , параллельной берегу и направленной по преобладающему течению, на глубине 3 м ($i=1$ — для цистозир, 2 — для ульвы).

В горизонтальном распределении донной растительности наблюдается следующая картина. Как видно на рис. 2, б, в 10 м от стока водоросли произрастают в небольшом количестве и их средняя биомасса, состоящая в основном из видов цистозир и ульвы, равна 218 г/м². По мере удаления от стока биомасса макрофитов постепенно увеличивается, причем до расстояния 300 м от стока возрастают численность и биомасса не только цистозир, но и ульвы. Свыше 300 м кривая численности и биомассы цистозир быстро нарастает и максимума (399 экз/м²

и 4319 г/м²) достигает на расстоянии 3000 м от стока. Кривая численности и биомассы ульвы, наоборот, постепенно снижается и выходит на нулевые значения на расстоянии от стока, равном 1600 м. Точка 400 м от стока является критической, где происходит смена доминирования величин численности ульвы и цистозеры, по степени сапробности относящихся к различным экологическим группам.

Рассмотрим теперь, насколько соответствует поведение численности и биомассы водорослей уравнениям модели, приведенным выше. Отметим, что продолжительность жизни цистозеры 7—8 лет, а ульвы — 2—3 года. Таким образом, в течение 13-летнего изучаемого периода происходила смена поколений водорослей и вполне мог появиться механизм управления численностью популяций, представленный соотношением (6).

В начальный период времени преобладала цистозера. Мы рассматриваем два ее вида суммарно, так как не имеем достаточно надежных данных, чтобы получить количественные представления о *C. cignita* и *barbata*. Механизм доминирования цистозеры может быть описан соотношениями (3)—(10).

Рост биомассы таллома описывается уравнениями (4), (8)—(10). При этом выражение (9) учитывает зависимость роста от концентрации питательного субстрата. Можно предположить, что рост талломов цистозеры лимитировался в естественных условиях интенсивностью света и вблизи берега соответствовал максимальному (или близкому к нему) значению коэффициента A_{11} , определяемому формулой (9). С удалением от берега биомасса цистозеры уменьшается, а ее численность возрастает. Чтобы объяснить это явление, исследуем уравнение (3) при $i=1$, которое соответствует параметрам цистозеры

$$\frac{df_1}{d\tau} = -\rho_1 f_1(\tau, \tau_0). \quad (11)$$

Как мы отмечали выше, ρ_1 — смертность от всех причин. В порядке упрощения мы примем $\rho_1 = \text{const}$. Интегрируя (11), получаем

$$f_1(\tau, \tau_0) = y_1(\tau_0) e^{-\rho_1(\tau - \tau_0)}, \quad (12)$$

где

$$y_1(\tau_0) = f_1(\tau_0, \tau_0).$$

Условие размножения (6) запишем в виде

$$y_1(\tau_0) = \rho_1 Y_{01} e^{-\rho_1 \tau_0} + \delta_1 s_1 \rho_1 \int_0^{\tau_0} f_1(\tau_0, \tau'_0) d\tau'_0. \quad (13)$$

Мы пренебрегаем другими видами из-за небольшой их численности. Кроме того, мы приняли в качестве Y_{01} общую численность особей цистозер, наблюдавшихся в момент $\tau=0$, и приписали им один «средний» возраст (эти и другие упрощения не влияют на результаты качественного анализа модели, которым мы решили ограничиться в данной работе).

Подставляя (12) в (13), получаем интегральное уравнение; его решение

$$y_1(\tau_0) = \rho_1 Y_{01} e^{\rho_1(\delta_1 s_1 - 1)\tau_0}.$$

Таким образом, находим выражение для решения (12) упрощенного уравнения

$$f_1(\tau, \tau_0) = \rho_1 Y_{01} e^{\rho_1(\delta_1 s_1 - 1)\tau_0} e^{-\rho_1 \tau}. \quad (14)$$

Численность цистозеры определяется соотношением

$$N_1(\tau) = \int_0^{\tau} f_1(\tau, \tau_0) d\tau_0 = \frac{Y_{01}}{\delta_1 s_1} [e^{\rho_1(\delta_1 s_1 - 1)\tau} - e^{-\rho_1 \tau}]. \quad (15)$$

Второй член в скобках в уравнении (15) со временем стремится к нулю. Поведение первого члена зависит от знака при показателе экспоненты. При $\delta_1 s_1 > 1$ наблюдается рост численности, а при $\delta_1 s_1 < 1$ — ее убыль. При $\delta_1 s_1 = 1$ система выходит на стационарное состояние.

Произведение $\delta_1 s_1$ равно числу особей, вырастающих на месте одной погибшей и освободившей площадку субстрата. Численность возрастает при увеличении смертности δ_1 , когда $\delta_1 s_1 > 1$.

Величина произведения $\delta_1 s_1$ зависит от вероятности выживания всходов водорослей. Естественно предположить, что эта вероятность обусловлена уровнем их развития, который определяется интенсивностью солнечного света, а также зависит от взаимодействия между особями как того же вида, так и других.

В естественных условиях под действием различных факторов величина $\delta_1 s_1$ может изменяться около значения, равного 1; в связи с этим будут изменяться и значения $N_1(\tau)$ согласно выражению (15).

На основе этих соображений можно объяснить естественное распределение биомассы и численности цистозиры, представленное на рис. 1, а. Действительно, с ростом глубины уменьшается значение $\delta_1 s_1$, поскольку из-за ухудшения освещенности убывает вероятность выживания всходов. По этой причине вероятность положительных значений отклонений $\delta_1 s_1$ от 1 снижается и, согласно (15), уменьшается численность $N_1(\tau)$. На глубине, где $\delta_1 s_1$ при своих изменениях не превышает единицы, численность популяции стремится к нулю. В приведенных рассуждениях мы используем аппроксимацию зависимостей от времени величины $\delta_1 s_1$ кусочно-постоянной ступенчатой функцией.

Аналогичным образом объясняется поведение численности филлофоры, которая более эффективно использует солнечный свет (является более «тенелюбивой»). В зоне сосуществования с цистозирой оба вида взаимодействуют, чтобы уменьшить выживаемость всходов каждого из них. Это взаимодействие можно объяснить основными уравнениями модели. На небольших глубинах интенсивность фотосинтеза у филлофоры может быть занижена вследствие угнетающего действия большой освещенности. На этом участке интенсивность фотосинтеза должна аппроксимироваться убывающей кривой в зависимости от освещенности, а не формулой (9). С ростом глубины фотосинтез усиливается и, пройдя через некоторый максимум, снова начинает снижаться на больших глубинах, следуя формуле (9). По этой причине цистозира на небольших глубинах имеет преимущества перед филлофорой в скорости роста биомассы.

Согласно уравнениям (7)—(10), биомасса особей цистозиры с увеличением глубины будет уменьшаться, а филлофоры — увеличиваться. Этот процесс обусловлен взаимным влиянием биомасс популяцией на рост особей, выражаемым формулой (10). Замедление роста особей на начальной стадии развития приводит к увеличению их смертности, согласно формуле (5), а следовательно, и к уменьшению значения $\delta_1 s_1$, что в свою очередь уменьшает численность.

В формуле (15) мы приняли $\rho_1 = \text{const}$ вместо $\rho_1 = \rho_1(\tau, \tau_0)$, что соответствует ее значениям для старших возрастов, которые вносят при своей гибели наибольший вклад в освобождение площадок субстрата. Наоборот, $\delta_1 s_1$ определяется значениями ρ_1 при малых возрастах особей, т. е. при малых значениях $(\tau - \tau_0)$.

На рис. 2, а приведены графики изменения численности и биомассы цистозиры вдоль береговой черты на глубине 3 м. Наблюдаемые изменения могут быть объяснены неоднородностью условий, в частности характера донного субстрата, на котором крепятся водоросли. Кроме того, как мы отмечали выше, численность и биомасса водорослей изменяются. Механизм этих изменений отражен в уравнениях рассматриваемой модели и связан с изменениями величины $\delta_1 s_1$. Наряду

с этим, в системе будут также наблюдаться вынужденные изменения, обусловленные внешними факторами, в частности гидрометеорологическими условиями. Таким образом, различия в значениях биомассы и численности цистозиры на одной и той же глубине вдоль берега могут быть вызваны и тем обстоятельством, что наблюдаемые в этих точках изменения находятся в разных фазах.

Обратимся теперь к анализу кривых на рис. 1, а и 2, б, где отражена перестройка структуры сообщества макрофитов под влиянием эвтрофикации берегового стока. Основное изменение связано с уменьшением численности и биомассы цистозиры в зоне воздействия сточных вод и с появлением в этой зоне значительного количества ульвы. Из рис. 2, б видно, что за пределами этой зоны наблюдается первоначальная структура сообщества цистозиры.

В непосредственной близости от источника наблюдается во всех направлениях снижение биомассы и численности как цистозиры, так и ульвы, что объясняется возможным угнетающим действием ядов (например, детергентов), которые содержатся в бытовых стоках, на водоросли обоих видов. Если не считать этого побочного явления, численность и биомасса появившейся ульвы возрастают с увеличением концентрации биогенных веществ, поступающих от источника загрязнений.

Ульва может произрастать как на донном грунте, так и на талломах цистозиры. Поэтому для нее освобождение площадок субстрата не обязательно связано только с отмиранием особей цистозиры. Особи ульвы при размещении на цистозире конкурируют за «жизненное пространство» лишь между собой (если не считать участия малой доли недоминирующих видов, которых мы не учитываем в модели). Формулы (7)—(10) объясняют с качественной точки зрения механизм появления ульвы в роли доминирующего вида. Можно предполагать, что в обычных условиях рост ульвы лимитирован концентрацией питательных веществ — биогенных элементов и РОВ — и зависит от концентраций этих веществ по формуле (9) в точке кривой, далекой от положения насыщения. В этих условиях, когда естественная концентрация питательных веществ не обеспечивает нормального развития ульвы, возникает значительное недоразвитие ее биомассы ($w_{2n} - w_2$) и увеличение смертности на этапе формирования всходов в соответствии с формулой (5). Таким образом, вероятность появления жизнеспособных всходов ульвы близка к нулю, и она практически отсутствует в сообществе цистозир при естественной концентрации питательных веществ.

Поступление питательных веществ со стоком усиливает рост всходов, а затем и взрослых особей ульвы, в результате чего растут N_2 и P_2 — ее численность и биомасса. Располагаясь на цистозире, ульва затеняет ей свет, поэтому увеличивается смертность цистозиры, связанная с недоразвитием талломов. Кроме этого, в том же направлении действуют конкурентные связи экологического метаболизма, отраженные в формуле (10). В результате ульва снижает численность и биомассу цистозиры.

По мере удаления от источника концентрация питательного вещества, лимитирующего рост ульвы, снижается до уровня, при котором ульва теряет способность вытеснить цистозиру путем описанного выше механизма, представляемого формулами (3)—(10). Критическое значение концентрации лимитирующей компоненты представляет собой «фронтальную концентрацию» согласно схеме, описанной в работе [1]. Значения «фронтальной концентрации» наблюдаются на расстоянии около 100—150 м от берега и 1600 м от источника, ниже по преобладающему течению. Материалы наблюдений пока не дают возможности установить, концентрация какого питательного вещества является

«фронтальной». Для этого нужно было бы определить концентрации веществ, потребляемых ульвой при фотосинтезе, на границах зоны загрязнения, т. е. зоны качественной перестройки сообщества макрофитов под влиянием загрязнений, затем при помощи расчетов по формулам (4), (8) и (10) оценить скорость роста талломов и выявить лимитирующую компоненту. Значения «фронтальной концентрации» позволяют прогнозировать поведение границы зоны загрязнения на основе решения задачи о распространении примеси от источника [1].

Заключение. Анализ перестройки распределения биомассы и численности популяций в сообществе прибрежных морских макрофитов показал качественное соответствие наблюдаемых процессов их возможному поведению на основе механизмов, отраженных в математической модели сообщества, предложенной ранее [2].

Для количественных расчетов по теоретическому определению биомассы и численности популяций макрофитов необходимо изучить состав компонент питательных веществ в зоне стока и распределение их концентраций. Требуется также провести измерения для установления характеристик переноса веществ в зоне загрязнения — скоростей течения и коэффициентов турбулентной диффузии. Необходимы также опыты по оценке продукции макрофитов, чтобы определить значения коэффициентов в формулах (8)—(10).

Указанные эксперименты смогут дать необходимый материал для идентификации уравнений модели и ее количественной проверки. После этого модель может быть использована для расчетов при осуществлении инженерно-экологических мероприятий, направленных на утилизацию продуктов стока загрязнений в море и на нейтрализацию его вредных последствий.

1. Беляев В. И. Математическая модель экологических нарушений в водоеме, возникающих под влиянием берегового источника загрязнения. — Океанология, 1976, 14, вып. 3, с. 460—466.
2. Беляев В. И., Охотников И. Н., Хайлов К. М. Математическое моделирование сообщества макрофитов в прибрежной морской экосистеме. — Биология моря, 1977, вып. 40, с. 18—28.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
27. 11. 78

V. I. BELYAEV, A. A. KALUGINA-GUTNIK,
K. M. KHAILOV

MATHEMATICAL SIMULATION OF THE LITTORAL SEA MACROPHYTES ASSOCIATION SUBJECTED TO EUTROPHICATION FROM THE COASTAL SEWAGE

Summary

A comparative characteristic of the phytocenoses structure in the Golubaya bay is given for the summer of 1964 when the coast was pure and for the summer of 1977 after ten-year effect of a powerful half-purified sewage. The use of the mathematical model of the littoral ecosystem of macrophytes suggested earlier made it possible to perform the all-round analysis and to reveal the mechanisms of redistribution of the biomass and the number of populations of dominating species in space and time.