

ДЕСТРУКЦИЯ МАКРОФИТОВ И ЕЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

О.А.Черепанов, М.А.Измestьева,
С.А.Ковардаков

Институт биологии южных морей НАНУ,
г.Севастополь, ул. Нахимова 2,
E-mail: ibss@ibss.iuf.net

Точное математическое описание процесса разложения получается в предположении двух- или трехкомпонентности состава детрита. При этом предполагается, что каждая компонента разлагается по уравнению кинетики первого порядка. Рассчитаны коэффициенты уравнений, аппроксимирующих все рассмотренные эксперименты. Анализируются зависимости этих коэффициентов от температуры, скорости потока и вида детрита.

Введение. Макрофиты играют двойственную роль в экосистемах шельфа. С одной стороны, в течение вегетативного периода, макрофиты накапливают органические вещества и биогенные элементы, обогащают воду кислородом. Они могут быстро реагировать на приток биогенных элементов, стабилизируя их концентрацию во внешней среде, что немаловажно в условиях антропогенного воздействия. С другой стороны, в конце сезона роста, при отмирании и разложении макрофитов выделяются накопленные в них вещества, а потребление кислорода может быть таким высоким, чтобы вызвать катастрофические последствия в бентосных и придонных популяциях. Поэтому исследование процесса разложения макрофитов, т.е. определение скоростей регенерации биогенных элементов и убыли массы отмерших фрагментов, является таким же важным, как и определение их продукции [1].

Общее количество работ по рассматриваемому вопросу, включая сюда работы по разложению детрита растительного происхождения, достаточно велико. Однако, как показал анализ, их совокупная ценность для получения математического описания процесса деструкции, учитывающего все влияющие факторы, незначительна. Основные причины этого - использование различных методик, разнородность объектов исследования и, как правило, не указываются все внешние условия, влияющие на процесс деструкции. Все это обостряется

тем, что влияние факторов исследуется не более чем в трех точках из-за большой продолжительности экспериментов (не менее 10-15 суток).

В этой ситуации нам представляется, что проблема математического описания деструкции макрофитов может быть решена в три этапа. Первый этап - выбор уравнения, аппроксимирующего динамику процесса. И, затем, поиск по экспериментальным данным зависимостей коэффициентов уравнения от влияющих факторов. Причем, уравнение должно обладать следующими достоинствами: описывать все эксперименты с достаточной степенью точности, легко интерпретироваться и быть простым. Основным недостатком этого подхода - уравнение можно использовать только в области изменения экспериментальных условий. Только для этой области справедливы значения коэффициентов уравнения. Более того, при малом количестве экспериментальных точек, функции, описывающие зависимости коэффициентов уравнения от влияющих факторов, могут не соответствовать реальности. Поэтому, даже в области применимости уравнения нет полной уверенности в точности прогноза при величинах параметров, не совпадающих с экспериментальными значениями. Второй этап работы должен снять, или по крайней мере значительно уменьшить эти недостатки при помощи динамической модели, учитывающей все влияющие факторы и процессы. В результате аналитического приближения решения динамической модели, необходимо получить ответ в виде уравнения используемого на первом этапе. В результате будут получены в аналитическом виде зависимости коэффициентов аппроксимирующего уравнения от влияющих факторов. Причем, новые коэффициенты, входящие в полученные функции, уже не будут зависеть от учитываемых факторов. Как показал предварительный анализ, их количество, будет не более трех для каждого фактора и, соответственно, настройка аппроксимирующего уравнения на изменение любого параметра потребует не более трех экспериментов. На третьем этапе, по экспериментальным данным рассчитываются необходимые константы, так что в результате мы будем иметь единственное

уравнение, описывающее все проанализированные эксперименты.

В данной статье рассматриваются результаты первого этапа работы.

Материал и методика. Основным исходным материалом послужили результаты работ, выполненные в течение ряда лет в отделе функционирования морских экосистем ИнБЮМ'а. М.А.Измestьева с соавторами исследовала в лабораторных условиях влияние на разложение ульвы скорости протока [2] и биогенных добавок [3], а в морских условиях – различие в скоростях деструкции частей таллома цистозир [4], частей ульвы и разложение энтероморфы. Дополнительно, были использованы данные по деструкции детрита фитопланктона [5] и пресноводных макрофитов [6].

Условия проведения лабораторных и морских экспериментов существенно отличаются. В лабораторных условиях эксперименты проводились в профильтрованной через фильтр с диаметром пор 1,5 мкм морской воде, так что в фильтрате остаются только растворенные вещества и бактерии. При этом ограничен ресурс питательных веществ и не отводятся метаболиты бактериальной продукции. В морских условиях образцы изолировались от внешней среды газом с размером пор 100-200 мкм. В этом случае практически сохраняются все условия характерные для разложения макрофитов в природе и, в частности, в сообществе, формирующемся на разлагающихся образцах, кроме бактерий могут присутствовать микроорганизмы питающиеся ими. Во всех рассмотренных экспериментах исследуемые образцы предварительно высушивались, что в какой-то степени увеличивает скорость выщелачивания из них органического вещества [7].

Деструкцию органического вещества (ОВ) чаще всего оценивают по динамике содержания углерода в ОВ. Анализ уравнений, используемых для аппроксимации процесса деструкции, показал, что сформулированным выше требованиям удовлетворяет описание процесса разложения в предположении многокомпонентности углеродного состава детрита [8,9,10]. При этом предполагается, что каждая компонента разлагается по уравнению кинетики первого порядка со своим коэф-

фициентом k_i . На экспериментальном материале было показано, что двухкомпонентная модель (G2) [10] или трехкомпонентная (G3) [9] с достаточной степенью точности описывают разложение ОВ

$$G2: C_T = C_{0T}[\alpha_{01}\exp(-k_1t) + \alpha_{NR}] \quad (1)$$

$$G3: C_T = C_{0T}[\alpha_{01}\exp(-k_1t) + \alpha_{02}\exp(-k_2t) + \alpha_{NR}]$$

где C_T – текущее и C_{0T} – начальное содержание углерода в детрите макрофитов, α_{01} – доля легко разлагаемого, α_{02} – трудно разлагаемого и α_{NR} – не разложившегося углерода при данных условиях проведения экспериментов, t – время.

Динамика убыли углерода в детрите также может быть описана с высокой степенью точности ММФ или логистической моделями пакета программ анализа кривых CurveExpert. Не отражая механизма деструкции, они полезны при ограниченной длительности экспериментов для более точного расчета доли не разлагаемого ОВ в виду большей, по сравнению с (1), интерполяционной способностью. Поэтому желательно расчет коэффициентов моделей (1) проводить в два этапа. На первом – аппроксимация динамики углерода ММФ или логистической моделями и определение не разложившегося ОВ, на втором – расчет коэффициентов деструкции модели (1) при фиксированном значении α_{NR} .

Результаты. Результаты обработки экспериментальных данных по разложению макрофитов приведены в таблицах 1 и 2. При их анализе следует иметь в виду следующее. Коэффициенты k_i , характеризуют скорость, а значение $(1 - \alpha_{NR})$ – глубину деструкции. В, частности, для двухкомпонентной модели $\alpha_{01} = 1 - \alpha_{NR}$. Согласно значениям коэффициентов приведенных в таблице 1, наблюдается на первый взгляд парадоксальная картина. Улучшение условий разложения макрофитов (добавки биогенных элементов, усиление протока) приводит к увеличению глубины деструкции, но при этом уменьшается ее скорость. Здесь не следует забывать, что коэффициенты k_i отражают среднюю скорость деструкции ансамбля органических молекул с различными молекулярными весами. Вследствие этого, если экзоферменты бактерий увеличивают

высокомолекулярную составляющую усваиваемого ОВ, то это естественно приведет к снижению средней скорости деструкции.

Влияние температуры. Использовались данные работы Миёши, в которой исследовалось разложение фитопланктона в накопительной культуре при температурах 10, 20 и 30 °С [5]. Оказалось, что в этом случае достаточно представить ОВ фитопланктона двумя компонентами - разлагаемой и не разложившейся (модель G2). Коэффициент скорости разложения k_1 не зависит от температуры и равен 0,17, а доля не разложившегося ОВ (α_{NR}) линейно уменьшается при повышении температуры от 10 до 30 °С по уравнению

$$\alpha_{NR} = a - b \cdot T \quad (2)$$

где $a = 0,653$; $b = 0,0095$. Таким образом, увеличение температуры на 1 градус увеличивает глубину разложения детрита фитопланктона приблизительно на 1%.

Проверка зависимости (2) на простейшей динамической модели позволяет утверждать, что этот результат не случаен. По крайней мере, при чисто бактериальном сообществе, т.е. в отсутствие флагеллят, увеличение температуры должно приводить к пропорциональному уменьшению доли не разложившегося остатка. При этом в (2)

$$b = k \cdot (Q_{10R} - Q_{10F}) \cdot T \quad (3)$$

где k - коэффициент, Q_{10R} и Q_{10F} - температурные коэффициенты в зависимости

Таблица 1 - Параметры моделей, описывающих разложение морских макрофитов при температуре воды 20-22 °С и различных условиях экспериментов

Объект	Параметр	Модель G2			Модель G3				
		α_{01}	α_{NR}	$k_1 \text{ сут}^{-1}$	α_{01}	α_{02}	α_{NR}	$k_1 \text{ сут}^{-1}$	$k_2 \text{ сут}^{-1}$
Ульва в протоке $U \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$	0,01	0,350	0,650	0,307	0,130	0,220	0,650	3,261	0,143
	0,06	0,420	0,580	0,261	0,180	0,240	0,580	2,091	0,088
	0,60	0,510	0,490	0,139	0,120	0,390	0,490	2,906	0,095
Ульва	без добавок	0,467	0,533	0,099	0,107	0,440	0,453	2,387	0,049
Ульва с добавками азота и фосфора	1000 мкгN·л ⁻¹	0,588	0,412	0,068	0,108	0,570	0,322	2,558	0,040
	1000 мкгN·л ⁻¹ и 200 мкгP·л ⁻¹	0,832	0,168	0,047	0,000	0,832	0,168	0,000	0,047
Цистозира	ствол	0,455	0,545	0,183	0,455	0,000	0,545	0,183	0,000
	оси 1 порядка	0,780	0,220	0,230	0,340	0,460	0,200	0,280	0,156
	оси 2 порядка	0,605	0,395	0,337	0,215	0,410	0,375	0,532	0,226
Ульва	ствол	0,913	0,087	0,129	0,270	0,730	0,000	0,870	0,073
	волан	0,903	0,097	0,250	0,640	0,360	0,000	0,458	0,063
Энтероморфа		0,938	0,062	0,062	0,170	0,830	0,000	1,092	0,110

Таблица 2 - Параметры моделей, описывающих разложение пресноводных макрофитов

Температура	Вид	Модель G2			Модель G3				
		α_{01}	α_{NR}	$k_1 \text{ сут}^{-1}$	α_{01}	α_{02}	α_{NR}	$k_1 \text{ сут}^{-1}$	$k_2 \text{ сут}^{-1}$
10 °С	Nuphar variegatum	0,629	0,371	0,069	0,509	0,180	0,311	0,082	0,019
	Myriophyllum heterophyllum	0,460	0,540	0,055	0,410	0,080	0,510	0,060	0,015
	Najas flexilis	0,534	0,466	0,027	0,534	0,020	0,446	0,027	0,002
	Scirpus subterminalis	0,375	0,625	0,018	0,495	0,000	0,505	0,012	0,000
	Scirpus acutus	0,365	0,635	0,028	0,355	0,030	0,615	0,029	0,001
25 °С	Nuphar variegatum	0,800	0,200	0,150	0,630	0,180	0,190	0,204	0,060
	Myriophyllum heterophyllum	0,813	0,187	0,067	0,623	0,240	0,137	0,086	0,024
	Najas flexilis	0,792	0,208	0,051	0,732	0,110	0,158	0,055	0,010
	Scirpus subterminalis	0,724	0,276	0,036	0,714	0,040	0,246	0,037	0,002
	Scirpus acutus	0,681	0,319	0,025	0,711	0,010	0,279	0,023	0,007

стях дыхания и активности экзоферментов бактерий от температуры.

Влияние скорости протока. Увеличение скорости протока (U см·с⁻¹) приводит к уменьшению доли не разложившегося органического вещества по уравнению

$$\alpha_{NR} = a \cdot (b+U)/(c+U) \quad (4)$$

где $a = 0,47$; $b = 0,1$; $c = 0,07$. В двухкомпонентной модели, коэффициент скорости деструкции k_1 также уменьшается по зависимости (4), но с коэффициентами $a = 0,09$; $b = 0,52$; $c = 0,15$.

Анализ на грубой динамической модели показал, что соотношение (4) справедливо при слабом вымывании бактерий с поверхности разлагающегося детрита. Поэтому при дальнейшем увеличении скорости протока (выше $0,6$ см·с⁻¹) следует ожидать увеличения доли не разлагаемого ОВ и более резкого уменьшения коэффициента скорости деструкции k_1 .

В трехкомпонентной модели G3:

$$\begin{aligned} \alpha_1 &= 0,38 \cdot 0,18^U \cdot U^{0,23} \\ \alpha_2 &= 0,78 \cdot (0,37+U)/(1,33+U) \\ k_1 \cdot \alpha_1 &= 0,34 \cdot (0,03+U)/(0,022+U) \\ k_2 \cdot \alpha_1 &= 1/(42,3+54 \cdot U^{0,33}) \end{aligned} \quad (5)$$

В этом случае, при $U = 0,15 - 0,20$ см·с⁻¹ доля легко усваиваемого ОВ максимальна, а значения k_1 и k_2 – минимальны.

Добавки биогенных элементов. Экспериментальных данных недостаточно для математической формализации влияния добавок биогенных элементов на деструкцию макрофитов. По крайней мере очевидна необходимость учитывать эффект возможного увеличения скорости деструкции при повышении концентрации биогенных элементов в водной среде.

Деструкция структурных компонент талломов и различных видов. Коэффициенты моделей G2 и G3 разложения различных частей таллома макрофитов и различных видов представлены в табл. 1 и 2. Из их значений видно, что при анализе деструкционных процессов в экосистемах дифференциация макрофитов по видовой принадлежности может привести к неоправданному усложнению структуры экосистемы, в то же время требуется учитывать различия в деструкции частей таллома.

Так как для пресноводных макрофитов приводится их качественный состав, а именно: процентное содержание в тканях (без учета золы) гемицеллюлозы, целлюлозы и лигнина, была исследована связь этих характеристик с коэффициентами двухкомпонентной модели. Кроме того, ввиду линейной зависимости не разложившегося остатка от температуры, двух экспериментов при различных температурах достаточно для определения параметров этой зависимости. В результате корреляционного и регрессионного анализа получено

$$\begin{aligned} \alpha_{NR} &= 0,28 + 0,017 \cdot h - 0,0057 \cdot T - 0,0005 \cdot h \cdot T \\ k_1 &= 0,043 - 0,0008 \cdot h_L + 0,009 \cdot T - 0,001 \cdot h_L \cdot T \end{aligned} \quad (6)$$

где h и h_L – процентное содержание в тканях (без учета золы) гемицеллюлозы и суммы гемицеллюлозы и лигнина, соответственно; T – температура.

Уравнения (6) дают количественную оценку очевидным зависимостям. Не разложившийся остаток увеличивается при увеличении содержания гемицеллюлозы и уменьшается при увеличении температуры. И наоборот, скорость деструкции уменьшается при увеличении суммы гемицеллюлозы и лигнина и увеличивается при повышении температуры.

Заключение. Аппроксимация деструкции детрита макрофитов и, частично, фитопланктона двух- и трехкомпонентными моделями показала их универсальность и высокую точность. Для модели G2 корреляция аппроксимации с экспериментальными точками не ниже 0,9, а для G3 – 0,98. Наибольшая погрешность аппроксимации отмечена на начальном этапе деструкции (1-2 сутки).

Следует отметить некоторую неоднозначность в интерпретации коэффициентов трехкомпонентной модели. Она вытекает из-за несовпадения химических и математических критериев дифференциации органического вещества. При химическом анализе фракция органического вещества – это молекулы с молекулярным весом, лежащим в фиксированных границах [11]. При математической аппроксимации дифференциация молекул проводится из условия наилучшего описания экспериментальных

данных. Вследствие этого критерии разбиения ОВ на компоненты не фиксированы и могут не совпадать в разных экспериментах. Поэтому при сравнении результатов двух экспериментов трудно определенно сказать о причине различия в коэффициентах их моделей. А причиной может быть как изменение критерия дифференциации, так и действительное изменение скорости деструкции. Возможно, более полезной будет интерпретация с точки зрения динамики разложения. Например, доля легко разлагаемых органических веществ характеризует убыль массы на начальной стадии разложения, а коэффициент скорости разложения - продолжительность этой стадии и т.д.

Выявлены следующие «белые пятна». Отсутствуют, или не обнаружены в литературе данные, пригодные для математической формализации влияния биогенных добавок на деструкцию макрофитов. В принципе эта проблема решается на динамической модели, с привлечением результатов экспериментов по питанию бактерий.

Отсутствие данных по содержанию структурных компонентов тканей морских макрофитов значительно снижает ценность экспериментальных работ по их разложению.

Практически не исследовано влияние солености на скорость деструкции детрита макрофитов. Согласно данным Майер-Рейла и Кэстера, активность не специфических гидролитических энзимов линейно уменьшается при увеличении солености достигая своего минимума при $S = 22,9\%$ [12]. При этом значении солености активность ферментов уменьшается в два раза по сравнению с активностью в пресных водах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ravera O., Riccardi N., Targa C. Oxygen consumption and release rates of weight, carbon, nitrogen, phosphorus and sulphur from dead *Ulva rigida* (C.Ag.) (Chlorophyta). *Aquatic. Ecol.*, vol. 31, 1998, - P. 325-331.
2. Измestьева М.А., Шумакова Г.В., Чепурнова Э.А. Влияние скорости протока на разложение *Ulva rigida* в лабораторных

условиях. *Экология моря*, вып. 21, 1985, - С. 72-77.

3. Измestьева М.А., Шумакова Г.В., Чепурнова Э.А. Влияние биогенных элементов на скорость разложение детрита макрофитов. *Экология моря*, вып. 25, 1987, - С. 37-45.

4. Измestьева М.А., Ковардаков С.А. Разложение структурных элементов таллома *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag. в прибрежной зоне Черного моря в летний период. *Экология моря*, вып. 62, 2002, - С. 52-56.

5. Miyoshi H. Decomposition of marine plankton under laboratory conditions. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, vol. 42, 1976, - P. 1205 - 1211.

6. Godshalk G.L., Wetzel R.G. Decomposition in the littoral zone of lakes. *Freshwater Wetlands: Ecological processes management potential*. R.E. Good, D.F. Whigham, and R.L. Simpson, editors. Academic Press. - New York, 1978, - P. 131 - 143.

7. Godshalk G.L., Wetzel R.G. Decomposition of aquatic angiosperms. I. Dissolved components. *Aquatic Botany*, vol. 5, 1978. - P. 281-300.

8. Айзатулин Т.А., Лебедев Ю.М. Моделирование трансформации органических загрязнений в экосистемах и самоочищения водотоков и водоемов. *Итоги науки и техники. ВИНТИ. Общ. экология, биоэкология, Гидробиология*. т. 4, 1977, - С. 8-74.

9. Westrich J.T., Berner R.A. The role sedimentary organic matter in bacterial sulfate reduction: The G model tested. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 29, 1984, - P. 236 - 249.

10. Измestьева М.А., Галатонова О.А., Шумакова Г.В., Гутвейб Л.Г., Айзатуллин Т.А. Кинетика деструкции взвешенного вещества при его различных начальных концентрациях. *Экология моря*, вып. 2, 1980, - С. 85 - 91.

11. Godshalk G.L., Wetzel R.G. Decomposition of aquatic angiosperms. I. Dissolved components. *Aquatic Botany*, v. 5, 1978, - P. 281-300.

12. Mayer-Rail L.-A., Koster M. Microbial life in pelagic sediments: the impact of environmental parameters on enzymatic degradation of organic matter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 81, 1992. - P. 65-72