

УДК 574.4+574.58

**НАБЛЮДАЕМОЕ И МОДЕЛИРОВАННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ФИТОМАССЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОЛОГЕ БУРОЙ
ВОДОРΟΣЛИ *CYSTOSEIRA* (ЧЕРНОЕ МОРЕ)***

А.В. Празукин¹, Ю.К. Фирсов¹, А.А. Латушкин², А.И. Чепыженко²

¹Институт морских биологических исследований
им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь

²Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь

В прибрежных экосистемах Черного моря макрофитобентос с хорошо развитым растительным пологом (РП) является основным источником первичной продукции (ПП). Хотя вертикальная структура полога сообществ многоклеточных водорослей имеет большое значение в формировании ПП, однако, этот факт в исследованиях мало затрагивается. В настоящей работе представлены данные о вертикальном распределении биомассы в пологе цистозир (*Cystoseira crinita*) на мелководном участке побережья в районе м. Толстого, г. Севастополь. Рассматривается модельный ряд состояний РП от полога с преимущественно горизонтальным расположением слоевищ до полога с вертикально стоящими растениями. Обсуждается роль внешних факторов (движение воды, солнечная радиация) в формировании вертикальной структуры РП.

Ключевые слова: *вертикальная структура растительного полога, фитобентос, фитоценоз, цистозира, эпифиты, биомасса, многоклеточные водоросли.*

DOI: 10.26456/vtbio33

Введение. Вертикальная структура растительных наземных сообществ изучается давно и разносторонне. Большое место занимают работы, связанные с исследованием вертикального распределения биомассы в посевах сельскохозяйственных культур (Росс, 1975), что является важным в прогнозировании урожаев (Тооминг, 1984; Шульгин, 2013).

Наземные растения в общей своей массе имеют жёсткие конструкции, позволяющие им длительное время поддерживать вертикальное положение в пространстве. Тогда как в водной среде водоросли, образующие растительные пологи, не обладают такими свойствами, и их положение в пространстве во многом зависит от

* Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект р_а № 18-45-920044).

подвижности воды. Такие крупные макрофиты, например, как *Fucus vesiculosus*, *Cystoseira crinita*, *C. barbata*, *Sargassum pallidum*, *Macrocystis pyrifera* имеют воздушные пузыри, позволяющие им в определенных условиях сохранять вертикальное положение (Калугина-Гутник 1975; Федоров, 1977; Хайлов и др., 1978; Калугина-Гутник, Костенко, 1981; Гончарова, Шошина, 2013).

В наших предыдущих исследованиях мы рассматривали случаи, когда пологи цистозир формировались преимущественно вертикально стоящими слоевищами (Празукин, 2005, 2015; Празукин, Фирсов, 2013, 2016; Prazukin et al., 2018b). В настоящей работе представлены данные о вертикальном распределении биомассы в пологе черноморской цистозир с горизонтально ориентированными слоевищами. Рассматривается модельный ряд состояний полога от полога с преимущественно горизонтальным расположением слоевищ до полога с вертикально стоящими растениями.

Методика. В районе наших исследований (мелководных участках побережья м. Толстого, г. Севастополь, п-ов Крым, 44°38'15,56" с.ш.; 33°31'06,00" в.д., рис. 1) формируется многоярусный, сомкнутый фитоценоз с хорошо развитым растительным покровом. Фитоценоз относится к цистозировой ассоциации (Ace. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* - *Cladostephus verticillatus* - *Corallina* Mediterranean) (Калугина-Гутник, 1975). В настоящей статье рассматривается вертикальная структура растительного полога (РП, в английской транскрипции «vegetative canopy») верхнего яруса цистозировой ассоциации (рис. 2). На станциях отбора проб верхний, господствующий ярус зарослей определялся преимущественно многолетними слоевищами *Cystoseira crinita* (Desf.) Vory, 1832 (табл. 1).

В первой половине дня, в отсутствие активного волнового движения, на глубине 40 см высота растительного полога (h) определялась в пределах 19 – 22 см, а на глубинах 60 – 70 см – достигала 24 – 27 см. В обоих случаях растительный полог разделялся на два слоя: верхний, плотный пласт водорослей, толщиной 5 – 7 см, формирующийся из горизонтально располагающихся талломов водорослей и нижний (15 – 17 см), менее плотный, преимущественно из вертикально ориентированных элементов слоевищ цистозир (рис. 2 а). Во второй половине дня, при активном движении воды, водоросли постоянно меняли положение в пространстве. Горизонтальное расположение талломов сменялось вертикальным, а, в свою очередь, вертикальное положение водорослей менялось на горизонтальное. Полог то «раскрывался», то «свертывался», соответственно изменялась и его высота.

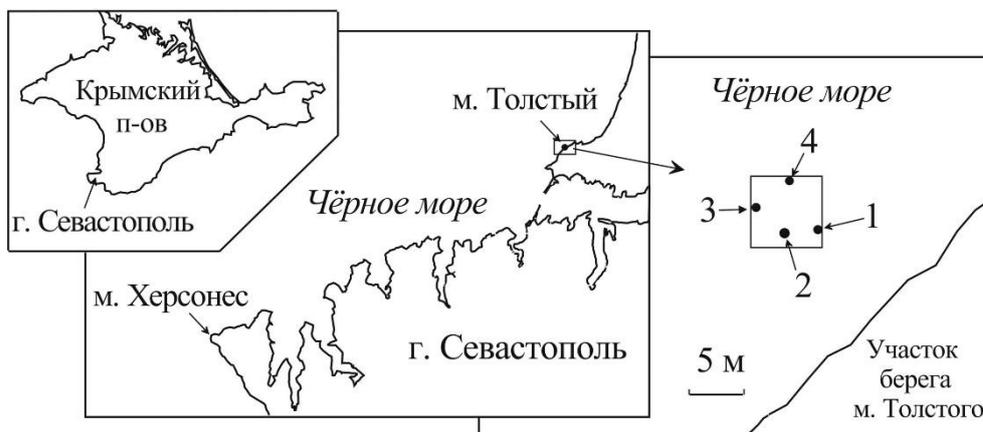


Рис. 1. Расположение станций отбора проб (№ 1 – 4 [44°38'15,56"с.ш.; 33°31'06,00"в.д.] вблизи побережья м. Толстого, в морской акватории г. Севастополя (Черное море)

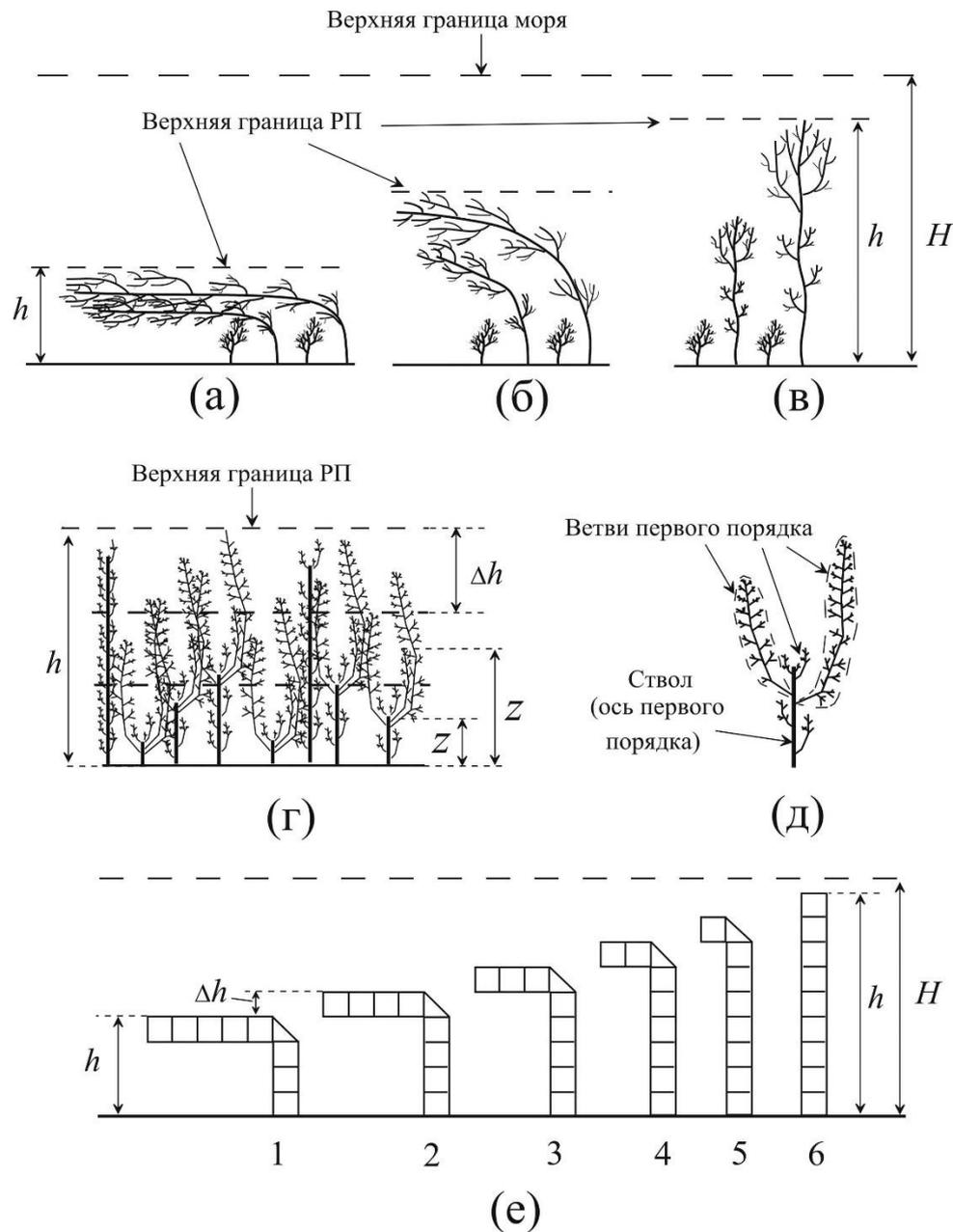
Водоросли отбирали 14 и 20 августа 2018 г. по методике (Калугина, 1969) учетной рамкой 50 × 50 см на относительно ровном участке дна (в квадрате площадью 42 м²) на глубине 40 – 70 см и на расстоянии 10 – 15 м от берега (рис. 1, табл. 1). Слоевица *C. crinita* и *C. barbata* (Good. et Wood.) Ag., 1821, собранные с каждой учетной площадки, разделяли на размерные группы, в зависимости от длины ствола (L_0 , см) с интервалом 5 см. Возраст (T , год) талломов определяли по длине их ствола (Хайлов, Парчевский, 1983): $T = 0.132 + 0.35L_0$ (рис. 2 д). Шаг между средними интервалами возрастных групп составлял 1,75 года.

Таблица 1

Количественные соотношения цистозир в растительном пологе верхнего яруса цистозировой ассоциации на разных учетных площадках прибрежного мелководья

№ учетной площадки	Глубина, Н, см	Высота полога, h, см	<i>C. crinita</i> с эпифитами*		<i>C. barbata</i> с эпифитами*	
			N/S ₀ , экз. /м ²	W/S ₀ , кг(сухой массы) /м ²	N/S ₀ , экз. /м ²	W/S ₀ , кг(сухой массы) /м ²
1	40	19 – 22	304	1,14	0	0
2	55	24 – 27	484	1,45	0	0
3	60	24 – 27	276	1,04	8	0,23
4	70	24 – 27	408	1,57	4	0,08

Примечание: * Доля эпифитов в общей массе водорослей не превышает 0.48%.



Р и с . 2 . Варианты состояния растительного полога (РП, а – г); схема морфологической структуры вертикального «побега» цистозиры (д); схема, позволяющая понять процедуру модельного расчета вертикального распределения фитомассы цистозиры в РП в случаях разной его высоты H – глубина; h – высота РП; горизонтальный слой РП с шагом $\Delta h = 5$ см; Z – расстояние от нижней границы РП до середины любого его горизонтального слоя.

Для изучения вертикальной структуры РП использовали метод послойного среза (Полевая геоботаника, 1964; Мупени, 1989). Каждое слоевище *C. crinita* и *C. barbata* с его эпифитами при вертикальном положении ветвей рассекали на горизонтальные слои с шагом $\Delta h = 5$ см (рис. 2 г). Полученные таким образом высечки талломов всех растений послойно объединяли вместе, высушивали и определяли сухую массу ($W_{сух(z)}$). Для каждого слоя полога рассчитывали сухую массу на единицу его объема ($C_{w(z)} = W_{сух(z)}/V_z$). Где: V_z – объем горизонтального слоя; Z – расстояние от нижней границы РП до середины любого его горизонтального слоя. Видовой состав эпифитов не определяли, доля эпифитов в общей массе водорослей не превышала 0,48%.

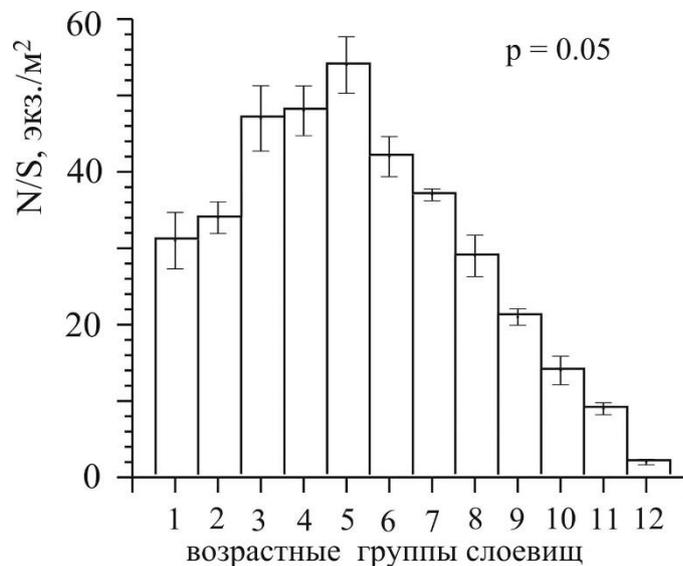


Рис. 3. Возрастная структура ценопопуляции *Cystoseira crinita* на четырех станциях (1 – 4) отбора проб

Возрастные группы вертикальных побегов: 1 – $0 < 1$; 2 – $1 \leq 2,75$; 3 – $2,75 \leq 4,5$; 4 – $4,5 \leq 6,25$; 5 – $6,25 \leq 8$; 6 – $8 \leq 9,75$; 7 – $9,75 \leq 11,5$; 8 – $11,5 \leq 13,25$; 9 – $13,25 \leq 15$; 10 – $15 \leq 16,75$; 11 – $16,75 \leq 18,5$; 12 – $18,5 \leq 20,25$ лет

По результатам измерений вертикального распределения фитомассы *C. crinita* в условиях «раскрытого» полога (рис. 2 в, г) проведено численное моделирование возможных состояний распределения $W_{сух(z)}$ РП при разной высоте его «раскрытия» (рис. 2 а – в, е). За исходное состояние полога принято его «свернутое» состояние, наблюдаемое в прибрежной части моря на глубине 55 – 70 см в первой половине дня (рис. 2 а, табл. 1). Сделано предположение, что под действием волн слоевища цистозир распрямляются и

принимают вертикальное положение согласно предложенной схеме (рис. 2 е), где высота каждого последующего полога увеличивается на $\Delta h = 5$ см.

Результаты. Отобранные пробы на расстоянии 2.5 – 5 м друг от друга мало отличались между собой по плотности, биомассе и по размерно-возрастной структуре ценопопуляции *C. crinita* (табл. 1, рис. 3). *C. barbata* была встречена только на станциях 3 и 4, и, в этих случаях, её вклад в общую численность и биомассу был незначителен. Размерно-возрастной состав ценопопуляции *C. crinita* характеризуется широким диапазоном возрастов (максимальный возраст слоевищ – 21 год) и одномодальным типом распределения с максимумом численности слоевищ в возрасте от 4 до 9 лет (3 – 5 возрастные группы, рис. 3).

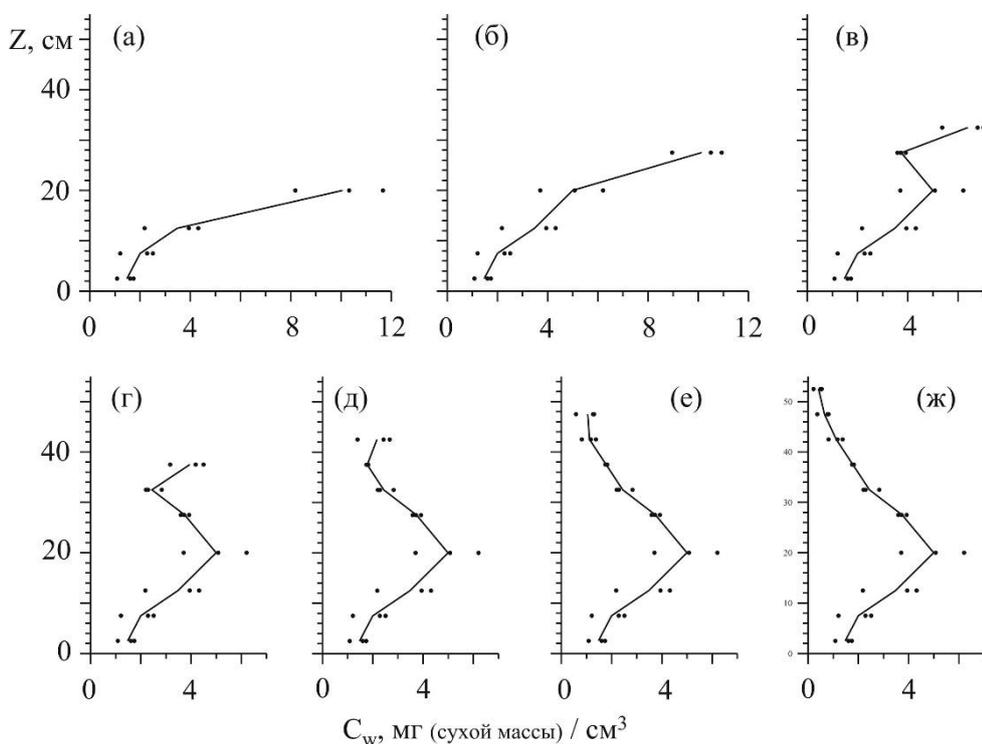


Рис. 4. Вертикальное распределение концентрации сухой массы (C_w) слоевищ *C. crinita* с её эпифитами в пологе верхнего яруса цистозировой ассоциации в мелководной части моря (55 – 70 см) в естественно наблюдаемых (а) и моделируемых (б - ж) условиях (рис. 2 а, е)

На рис. 4 а, по результатам отбора проб с трех учетных площадок (№ 2 – 4), представлено естественно наблюдаемое распределение сухой массы слоевищ *C. crinita* с её эпифитами в пологе верхнего яруса цистозировой ассоциации в мелководной части моря ($H = 55 - 70$ см).

Отмечается сильно-скошенное распределение биомассы по вертикальной составляющей полога, в верхнем 5 – 7 см слое полога сосредоточено 71 – 79 % от всей массы водорослей, образующих его. В этом слое достигается и максимальная концентрация (их массы) биомассы (8.1 – 11.8 мг (сухой массы)/см³).

На рис. 4 б – ж показаны модельные варианты распределения $C_{W(z)}$ по вертикальному профилю полога. С увеличением высоты полога уже на третьем шаге преобразования максимум концентрации биомассы смещается к его серединной части и при последующих шагах сохраняется в неизменных пределах (3.7 – 6.2 мг(сухой массы)/см³) и удерживается на высоте 20 см от поверхности дна. Модельное распределение $CW(z)$, представленное на рис. 4ж, можно рассматривать как наиболее вероятное и отражающее реальное состояние растительного полога в соответствующих условиях среды (Празукин, 2005, 2015; Празукин, Фирсов, 2013, 2016; Prazukin et al., 2018b).

Обсуждение. У цистозир устойчивое вертикальное положение слоевищ в пологе поддерживается за счет воздушных пузырей. У особей, произрастающих в бухтах, воздушные пузыри встречаются на протяжении всего года, а у растений открытых берегов развиваются слабо и приурочены к периоду размножения (Калугина-Гутник, 1975, Калугина-Гутник, Костенко 1981).

На мелководье, в условиях активного движения воды, независимо от количества воздушных пузырей, растения могут на непродолжительное время поддерживаться в вертикальном положении восходящими потоками воды. При определенной частоте наступления этого события слоевища цистозир могут находиться в вертикальном положении на достаточно продолжительном отрезке времени. В этих условиях максимум биомассы водорослей приходится на нижнюю половину полога, это видно как из результатов модельных расчетов (рис. 4 ж), так и из натурных наблюдений (Празукин, 2005, 2015). Как показали наши предыдущие исследования (Празукин, Фирсов, 2013, 2016; Prazukin et al., 2018b), общая картина распределения $WCUX(z)$ складывается из суммы частных распределений ветвей слоевищ разного возраста, последние описываются одновершинными кривыми, максимумы которых разобщены по высоте полога. Обратим внимание на то, что как в водных, так и в наземных фитоценозах вертикальное распределение концентрации массы и поверхности разных видов растений также описывается серией одновершинных кривых, причем в большинстве случаев наблюдается расхождение максимумов (Карманова, 1987; Завалко, Ковальчук, 1994). Благодаря такому размещению растений в пространстве достигается стабилизация продукции в градиентах внешних переменных (Росс, 1975; Тооминг, 1984; Binzer, Sand-Jensen, 2002; Middelboe, Binzer, 2004).

На участках мелководья, в условиях малой подвижности воды, слоевища цистозир могут принимать горизонтальное положение. Такое же состояние растений наблюдается и в условиях направленного движения воды, например, в протоках, соединяющих отдельные водоёмы и в местах между крупными камнями и валунами, а также в ситуации, когда высота растений превышает глубину места их обитания. Во всех этих случаях в верхней части полога создаётся плотный пласт из водорослей (рис. 4 а), препятствующий прохождению света вглубь полога. Аналогичная ситуация наблюдается и при формировании кладофоровых матов в соленых озерах (Prazukin et al., 2018a), растительный полог разделяется на две части: верхний плотный плавучий мат и нижний, конкурирующие между собой за свет и биогенные элементы (Scheffer et al., 2003; Green, Fong, 2015).

Заключение. Ситуативность событий в условиях мелководья вызывает разнообразие состояний структурной организации растительных пологов, что не всегда возможно инструментально измерить, и это вызывает определенную трудность в исследовании. Численное моделирование событий в определенной степени решает эту проблему, однако, для этого необходимо адекватно выбрать модель поведения объекта. В статье предложена одна из возможных моделей «раскрытия» полога цистозир в мелководной части моря, в основу которой положены визуальные наблюдения.

Список литературы

- Гончарова О. В., Шошина Е. В. 2013. Морфофункциональные параметры *Fucus vesiculosus* в условиях Кольского залива // Вестник Мурманского государственного технического университета. Т. 16. №. 3. С. 30-39.
- Завалко С.Е., Ковальчук Н.А. 1994. Ярусность как средство стабилизации и оптимизации вертикальной структуры сообщества черноморских макрофитов // Ботанический журнал. Т. 79. № 3. С. 30-39.
- Калугина А.А. 1969. Исследование донной растительности Черного моря с применением легкоодолазной техники // Морские подводные исследования. М.: Наука. С. 105-113.
- Калугина-Гутник А.А. 1975. Фитобентос Черного моря. Киев: Наук. Думка. 248 с
- Калугина-Гутник А. А., Костенко Н. С. 1981. Донная растительность Феодосийского залива // Экология моря. Т. 7. С. 10-25.
- Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. 1987. Пространственная структура сложных сосняков. М.: Наука. 199. 200 с.
- Полевая геоботаника 1964 / ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовский. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 3. 530 с.
- Празукин А.В. 2005. Иерархическое членение обитаемого пространства и его заполнение биоорганическим веществом на примере черноморской водоросли цистозир (*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory) // Морской

- экологический журнал. Т.4. № 3. С. 15-36.
- Празукин А.В. 2015. Экологическая фитосистемология. М.: Перо. 375 с.
- Празукин А.В., Фирсов Ю.К. 2013. Вертикальное распределение растительной массы в обитаемом пространстве ценоза многоклеточных водорослей (Чёрное море) // Системы контроля окружающей среды: сб. науч. тр. / НАН Украины, Морской Гидрофизический ин-т. Севастополь. Вып. 19. С. 253-257.
- Празукин А.В., Фирсов Ю.К. 2016. Архитектоника растительных покровов цистозировых фитоценозов, Черное море // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 1. С.105-118.
- Росс Ю.К. 1975. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат. 342 с.
- Тооминг Х.Г. 1984. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеиздат. 264 с.
- Федоров А. А. 1977. Жизнь растений. Том 3. Водоросли. Лишайники. Под редакцией М.М Голлербаха. -М.: Просвещение.
- Хайлов К.М., Холодов В.И., Фирсов Ю.К., Празукин А.В. 1978. Морфофизиологический анализ слоевищ *Fucus vesiculosus* в онтогенезе. Биология моря. Республиканский межвед-ный сб. АН УкрССР. Киев, Наук. думка, вып. 44. С. 35-45.
- Шульгин И.А. 2013. Энергетический баланс и физиологические критерии продуктивности посевов сельскохозяйственных культур в условиях изменения климата // Труды Института глобального климата и экологии Росгидромета и РАН. Т. 25. М. С. 224-250.
- Binzer T., Sand-Jensen K. 2002. Importance of structure and density of macroalgae communities (*Fucus serratus*) for photosynthetic production and light utilisation. // Marine Ecology Progress Series. V. 235. P. 53-62.
- Green L., Fong P. 2015. The good, the bad and the *Ulva*: the density dependent role of macroalgal subsidies in influencing diversity and trophic structure of an estuarine community // Oikos. V. 125 № 7. P. 988-1000
- Middelboe A. L., Binzer T. 2004. Importance of canopy structure on photosynthesis in single- and multi-species assemblages of marine macroalgae. // Oikos, V. 107. № 2. P. 422- 432.
- Myneni R. B., Ross J., Asrar G. 1989. A review on the theory of photon transport in leaf canopies // Agricultural and Forest Meteorology. V. 45. № 1-2. P. 1-153.
- Prazukin A.V., Anufrieva E. V., Shadrin N. V. 2018a. Cladophora mats in a Crimean hypersaline lake: structure, dynamics, and inhabiting animals // Ocean. Limnol. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7313-4>
- Prazukin, A.V., Firsov, Y.K., Kamenir, Y. J. 2018b. The vertical structure of the vegetative canopy of the brown algae *Cystoseira* (Black Sea) // Ocean. Limnol. (2018). <https://doi.org/10.1007/s00343-019-7250-x>
- Scheffer M., Szabó S., Gragnani A., van Nes E. H., Rinaldi S., Kautsky N., Norberg J., Roijackers R. M. M., Franken R. J. M. 2003. Floating plant dominance as a stable state. // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. V. 100. № 7. P. 4040-4045.

OBSERVED AND MODELED PHYTOMASS DISTRIBUTION IN THE CANOPY OF THE BROWN ALGA *CYSTOSEIRA* (BLACK SEA)

A.V. Prazukin¹, Yu. K. Firsov¹, A.A. Latushkin², A.A. Chepyzhenko²

¹Kovalevsky Institute of Marine Biological RAS, Sevastopol

²Marine Hydrophysical Institute RAS, Sevastopol

Macrophytobenthos with well-developed vegetation canopy (VC) is the main source of primary production (PP) in the Black Sea coastal ecosystems. Although vertical structure of multicellular algae assemblage's canopy is of great importance in the formation of PP, this fact is rarely treated. Here we provide the data on biomass vertical distribution in the canopy of the *Cystoseira* (*Cystoseira crinita*) in the shallow part of the coast near the Tolstiy Cape, Sevastopol. A model range of VC configurations from a canopy with predominantly horizontal thalli position to a canopy with vertical plants is examined. The role of external factors (water motion, solar irradiation) in VC vertical structure formation is discussed.

Keywords: *vertical structure of the canopy, phytobenthos, phytocenosis, Cystoseira, epiphyte, biomass, multicellular algae, Black Sea.*

Об авторах:

ПРАЗУКИН Александр Васильевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела функционирования морских экосистем, ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А.О.Ковалевского РАН», 299011 Севастополь, проспект Нахимова, д. 2, e-mail: prazukin@mail.ru.

ФИРСОВ Юрий Константинович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела функционирования морских экосистем, ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А.О.Ковалевского РАН», 299011 Севастополь, проспект Нахимова, д. 2, e-mail: yurfir@mail.ru.

ЛАТУШКИН Александр Александрович – младший научный сотрудник отдела оптики и биофизики моря, ФГБУН «Морской гидрофизический институт РАН», 299011 Севастополь, ул. Капитанская, д. 2, e-mail: sevsalat@gmail.com.

ЧЕПЫЖЕНКО Анна Алексеевна – младший научный сотрудник отдела дистанционных методов исследования, ФГБУН «Морской гидрофизический институт РАН», 299011 Севастополь, ул. Капитанская, д. 2, e-mail: annacher87@yandex.ru.

Празукин А.В. Наблюдаемое и моделированное распределение фитомассы в растительном пологе бурой водоросли *Cystoseira* (Черное море) / А.В. Празукин, Ю.К. Фирсов, А.А. Латушкин, А.И. Чепыженко // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 4. С. 126-135.