

УДК 574.55(285.32)(477.75)

**ТЕМПЕРАТУРНАЯ СТРАТИФИКАЦИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИ АКТИВНОЙ РАДИАЦИИ В ПОЛОГЕ
ZOSTERA NOLTII HORNEMANN В УСЛОВИЯХ МЕЛКОВОДЬЯ
ПРИ РАЗНОЙ ВЫСОТЕ СОЛНЦА НАД ГОРИЗОНТОМ
(ЧЕРНОЕ МОРЕ)***

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

¹Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь

²Морской гидрофизический институт РАН, г. Севастополь

Морские травы экологически важны, но чрезвычайно уязвимы перед антропогенными изменениями в прибрежных зонах, которые влияют на доступность света в этих экосистемах. При разной высоте Солнца над горизонтом в зондирующем режиме проводилось одновременное измерение значений температуры воды и интенсивности фотосинтетически активной радиации (I_{PAR}) по профилю полога *Zostera noltii* Hornemann (высота полога 32 см.) в мелководной части Казачьей бухты (г. Севастополь, Черное море, 44°57'26" с.ш., 33°40'33" в.д.). Для полога *Z. noltii* характерен одномодальный тип вертикального распределения биомассы с максимумом (65,7 г (сухой массы) / м²) в его нижней части. Рассматривается изменение температурной стратификации и распределения I_{PAR} по профилю растительного полога *Z. noltii* в течение светового дня.

Ключевые слова: вертикальная структура растительного полога, температура воды, фотосинтетически активная радиация (ФАР), *Zostera noltii*, Черное море.

DOI: 10.26456/vtbio139

Введение. Понимание роли, которую вертикальная стратификация играет в регулировании экологии океанов, морей, озер и водохранилищ, является краеугольным камнем современной океанологии и лимнологии (например, Шифрин, 1978; Wetzel, 2001; Kalf, 2002). Однако, гораздо меньшее внимание уделяется вертикальной стратификации в растительных пологах многоклеточных водорослей и морских трав прибрежных мелководий. Одним из важных аспектов, которые необходимо учитывать, является взаимодействие самого растительного полога со световым полем,

* Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ р_а № 18-45-920044 и частично в рамках госзаданий ФИЦ ИнБЮМ № АААА-А19-119100790153-3, ФГБУН МГИ № 0827-2018-0002.

поскольку именно количество света, достигающее отдельных листьев, определяет реакцию фотосинтеза растений (Enríquez et al., 2002). Фотосинтетическая активность, в свою очередь, влияет на реакцию водорослей полога на изменения освещенности (Ralph et al., 2007) и общей продуктивности растений (Fourqurean, Zieman, 1991). Структура полога морских водорослей, трав также может заметно изменяться из-за естественных изменений в освещении (Collier et al., 2007) или в ответ на световые возмущения (Lavery et al., 2009). Всё это требует подробного изучения.

Морские травы – это погруженные покрытосеменные растения, которые растут в хорошо защищенных неглубоких прибрежных участках моря и создают там высокопродуктивные экосистемы (Charpy-Roubaud, Sournia, 1990; Duarte, Chiscano, 1999, Hemminga, Duarte, 2000). Доступность света, как правило, считается наиболее важным фактором, влияющим на их распределение (Bulthuis 1983; Dennison, Alberte, 1986; Duarte 1991). По площади в мировом океане морские травы занимают 0,1–0,2% (Charpy-Roubaud and Sournia, 1990; Duarte, 2002), а их доля в круговороте CO₂ океанической биоты составляет 15% (Duarte, Chiscano, 1999).

Морские травы формируют обширные пологи, и они могут быть относительно однородными в пространственных масштабах по горизонтали и, в то же время, имеют сложную лабильную структуру по вертикали, что делает их удобными объектами в изучении оптических и термодинамических свойств зарослей водных растений. В этой связи морские травы часто используются в качестве экспериментальных систем для разработки алгоритмов радиационного переноса в оптически неглубоких морских водах (Enríquez, Pantoja-Reyes, 2005). Распределение солнечной энергии в растительных пологах определяет одно из фундаментальных взаимодействий биофизической экологии – обмен энергией между фотосинтезирующими организмами и окружающей их средой. Точное знание поглощения света растительным пологом позволяет рассчитывать важные свойства на уровне растений и экосистем, включая показатели первичной продукции, что имеет прямой выход в практику. Это хорошо понимается как водными (Hemminga, Duarte, 2000), так и наземными (Росс, Нильсон, 1966; Росс, 1975; Тооминг, 1984) экологами. Оптические свойства растительных пологов можно отслеживать с помощью спутникового и бортового дистанционного зондирования (Dierssen et al., 2003), что в сочетании с полевыми исследованиями структуры пологов даёт возможность быстро реагировать на возмущения прибрежных экосистем.

В предыдущих наших работах (Празукин и др., 2019б; Prazukin et al., 2019) рассматривался вопрос, связанный с вертикальным

распределением фотосинтетически активной радиации (ФАР) в пологе *Zostera noltii* Hornemann на разных участках фитоценоза в кутовой части Казачьей бухты (г. Севастополь, Черное море) при одной и той же высоте Солнца над горизонтом. В этой работе мы поставили вопрос: как будут складываться профили температуры и ФАР в пологе того же вида водорослей при разной высоте Солнца над горизонтом.

Материал и методика. Исследования проводили 14 августа 2019 г. в кутовой части западного «рукава» Казачьей бухты (г. Севастополь, Черное море, рис. 1 а – в). Это мелководный участок бухты с глубиной не более 1 м. с песчаным и песчано-илистым дном, покрытым зарослями *Zostera noltii* Hornemann. На рис. 1в он выделен прямоугольником. Гидродинамической особенностью района исследования является то, что на этом участке акватории наблюдается постоянная смена направления движения воды, оно осуществляется то в направлении основания бухты, то в сторону открытого моря, в результате этого наблюдается постоянное изменение уровня воды и, соответственно, глубины в месте проведения исследований. Гидрохимические и гидрофизические особенности этой части бухты представлены в работах (Миронов и др., 2002; Котельянец и др., 2017; Латушкин и др., 2019). На протяжении многих лет в границах Казачьей бухты проводились подробные фитоценологические исследования (Мильчакова, 1988 а, б; Миронова и др., 2012; Евстигнеева и др., 2015; Александров, 2018).

Измерение значений параметров температуры воды и интенсивности ФАР. На четырех учетных площадках полога *Z. noltii* размером 0,25 x 0,25 м, образующих общий квадрат 0,5x0,5 м (рис. 1 г) на расстоянии 3 м от берега (44°57'26" с.ш., 33°40'33" в.д.), с помощью прибора, разработанного сотрудниками Морского гидрофизического института РАН (Латушкин и др. 2019), в зондирующем режиме проводилось одновременное измерение значений температуры и ФАР от поверхности воды до дна, с высоким разрешением по глубине (0.01 м). По каждому горизонту измеряемые значения параметров четырех площадок растительного полога усреднялись. При анализе результатов использовались только значения температуры и ФАР, измеренные в пределах границ полога. Соответственно, все анализируемые параметры нормируются по его верхней границе. Прибор, в соответствии с его габаритами, регистрирует значения температуры и ФАР только выше 10 см над поверхностью дна.

Измерения значений температуры (T , °C) и интенсивности ФАР (I_{PAR} , $\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) по профилю полога проводили в 8 ч., в 12 ч. и в 18 ч. 37 мин. по местному времени. Во всех этих случаях растения в пологе располагались преимущественно в вертикальном положении, захватывая всё пространство от дна до верхней границы воды (рис. 1 д, ж).

На протяжении всего дня на поверхности воды присутствовала мелкая рябь. По данным (<https://voshod-solnca.ru/sun/севастополь>) 14.08.2019 г. восход Солнца наблюдался в 5 час. 48 мин., Солнце находилось в зените в 12 час. 52 мин, заход Солнца происходил в 19 час. 56 мин. По тому же источнику: высота Солнца над горизонтом в 8 час. составляла $+22^{\circ} 23' 50''$, в 12 час. $+57^{\circ} 57' 17''$ и в 18 час. $+18^{\circ} 59' 28''$. На момент измерения ФАР небо было безоблачным.

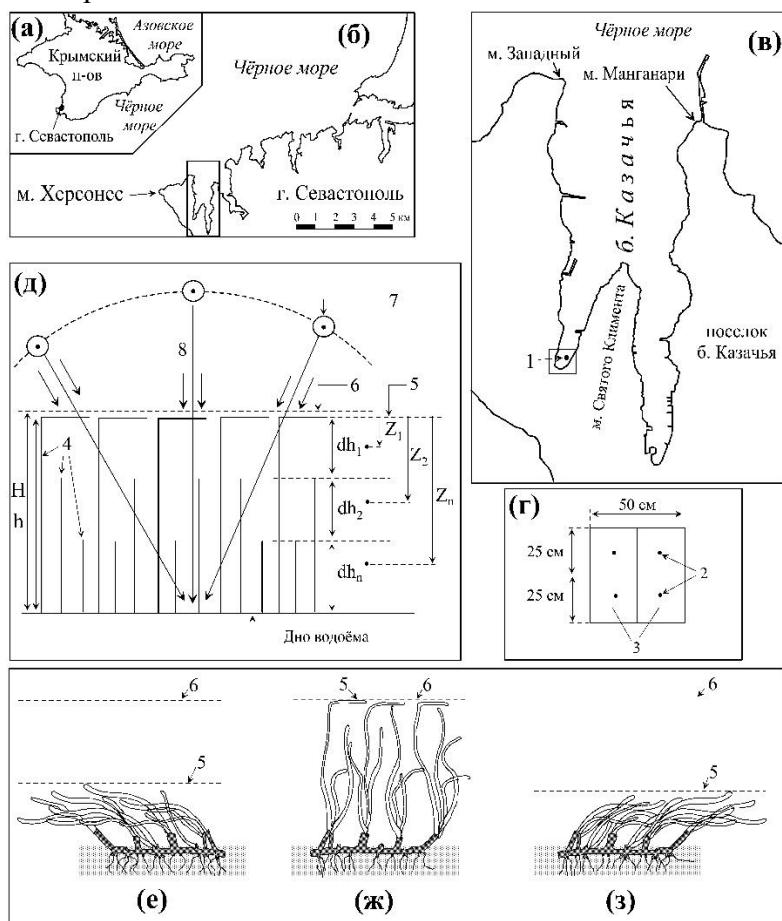


Рис. 1. Схема расположения участка проведения исследований в акватории б. Казачья, г. Севастополь, Черное море (а – б); г – схема взаимного расположения учетных площадок. д – схема растительного полога zostеры в соответствии с условиями проведения исследований; е – з – схема расположения стеблей и листьев zostеры в пространстве полога при разных гидродинамических условиях среды (е, з – в условиях направленного движения воды; ж – в отсутствии направленного движения воды); 1 – место проведения исследований ($44^{\circ}57'26''N$, $33^{\circ}40'33''E$); 2 – точки измерения температуры и ФАР по вертикали полога zostеры в границах учетных площадок (3); 4 – схематичное изображение стеблей и листьев zostеры; 5 – верхняя граница растительного полога (РП); 6 – граница вода – воздух; 7 – положение Солнца над горизонтом; 8 – направление потока солнечной радиации. Указанные направления стрелок на рисунке не дают представления о реальной картине прохождения света в пологе. Н – глубина; h – высота РП; горизонтальный слой РП с шагом $dh = 5$ см; Z – расстояние от нижней границы РП до середины любого его горизонтального слоя. Рисунки е – з сделаны по макету рисунков из статьи Zimmerman, 2006

В 12 час. 05 мин. на расстоянии 2 м от растительного полога, на участке открытой воды, который был полностью лишен растительности, в четырехкратной повторности в зондирующем режиме измеряли температуру и ФАР от верхнего горизонта моря до дна.

Измерение значений фитомассы в пологе *Z. noltii*. С тех же учетных площадок, где определяли значения параметров температуры и ФАР, изымали все растения (*Z. noltii*) для определения распределения их фитомассы по профилю полога. На отдельных растениях имелось незначительное количество эпифитов (*Cladophora* spp.), которые при обработке проб не удалялись. Каждое растение *Z. noltii*, взятое с учетной площадки рассекали на горизонтальные слои с шагом $dh = 5$ см. Полученные таким образом высечки всех растений послойно объединяли вместе, высушивали при температуре 105°C до постоянного веса и определяли сухую массу ($W_{\text{dry}(z)}$) с точностью до 0,01 г. Для каждого слоя полога (рис. 1д) рассчитывали величину сухой массы растения на единицу поверхности дна: $W_{\text{dry}(z)}/S_0$, г (сухой массы)/ м^2 . (где: $W_{\text{dry}(z)}$ – сухая масса фрагментов растений в слое полога шириной 5 см при соответствующей глубине Z , S_0 – площадь поверхности учетной площадки). Общая сухая масса водорослей на единицу поверхности дна рассчитывалась как сумма масс всех фрагментов растений полога: $W_{\text{dry}}/S_0 = \sum W_{\text{dry}(z)}/S_0$

На протяжении всего исследуемого времени на учетных площадках с интервалом 1,5 часа измеряли в четырех повторностях глубину водоёма (H) и высоту растительного полога (h) с помощью линейки с точностью до 0,01 м.

Статистический анализ. Статистическая обработка данных и расчет параметров регрессионных уравнений проведены с использованием Excel 2007 и CurveExpert 1.3.

Результаты

Общая характеристика полога *Z. noltii*. Средняя глубина (H) участка акватории наших исследований равнялась 32,3 см ($SD = 2,4$, $CV = 0,07$), средняя высота полога (h) 31,3 см ($SD = 3,64$, $CV = 0,12$). Максимально наблюдаемая длина растений на четырех учетных площадках варьировалась в диапазоне от 43 до 50 см и в среднем она составляла 46,3 см ($SD = 3,23$, $CV = 0,07$). Таким образом, в верхнем 2-5 см слое полога формируется растительный экран из горизонтально ориентированных листьев *Z. noltii*. с невысокой плотностью биомассы 0,62 кг (сухой массы) / м^3 ($SD = 0,33$, $CV = 0,53$). Ниже этого слоя стебли и листья всей совокупности растений полога преимущественно располагаются вертикально друг друга, при этом они постоянно качаются взад-вперед и не выпрямляются полностью (рис. 1 д, ж).

Средняя биомасса растений в пологе на единицу поверхности (W_{dry}/S_0) дна достигала 0,2531 кг (сухой массы) / м² (SD = 0,034, CV = 0,13).

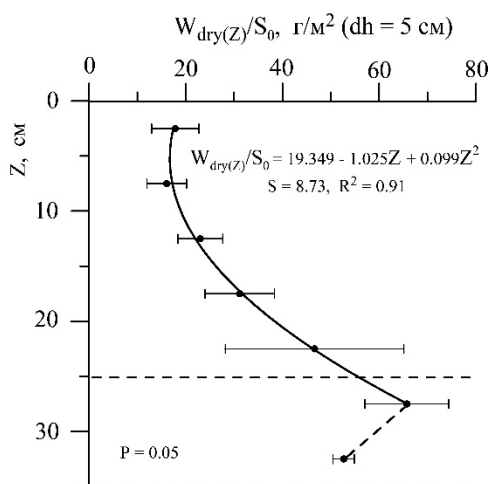


Рис. 2. Вертикальное распределение фитомассы ($W_{dry(z)}/S_0$) в пологе *Z. noltii*: 1 – нижняя граница полога (дно); 2 – нижняя граница измерения значений температуры и интенсивности ФАР в пологе

Биомасса *Z. noltii* по высоте полога распределяется неравномерно (рис. 2). Значения $W_{dry(z)}/S_0$ увеличиваются с продвижением вглубь полога. Связь $W_{dry(z)}/S_0 = f(Z)$ в диапазоне глубин 0 – 27,5 см описывается уравнением (стандартная ошибка аппроксимации, $s = 8,73$; $R^2 = 0,91$):

$$W_{dry(z)}/S_0 = 19.349 - 1.025Z + 0.099Z^2,$$

где Z – расстояние от верхней границы полога.

Максимум биомассы (65,7 г (сухой массы) / м², SD = 8,68, CV = 0,13) наблюдается на расстоянии 27,5 см от верхней границы полога. 65% всей биомассы растений сосредоточено в придонном слое полога шириной 15 см.

В течение дня наблюдались и другие ситуации, когда в условиях направленного движения воды растения сильно изгибаются, прижимаются к поверхности дна, высота полога уменьшается (рис. 1 е, з). Эти условия нами изучались, но результаты исследований в этой статье не приводятся и не обсуждаются.

Температурная стратификация в пологе *Z. noltii*. В течение дня, начиная с 8 ч до 18 ч. 37 мин. в границах полога наблюдалось постепенное увеличение средних значений температуры воды (рис. 3 а). На фоне этих изменений менялся и вертикальный профиль распределения температуры (рис. 3 а, 4). Вблизи водной поверхности, как в границах полога *Z. noltii*, так и вне полога, формировался приповерхностный слой воды 5–8 см с выраженным градиентом

температуры. Ниже этого слоя значение температуры воды менялось, но с меньшей скоростью.

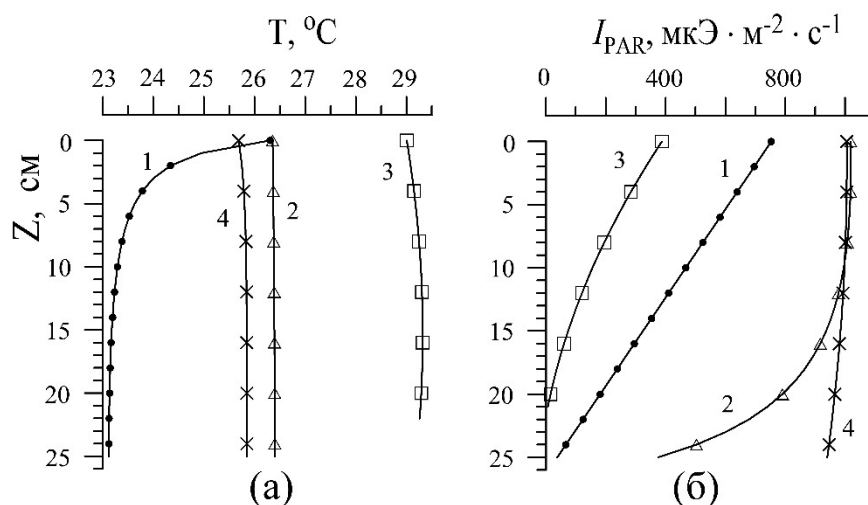


Рис. 3. Вертикальное распределение температуры воды (а) и интенсивности фотосинтетически активной радиации (б) в пологе *Zostera noltii* (1 – 3) и на участке открытой воды, лишенной растительности (4) в разное время суток: 1 – в 8 ч.; 2 и 4 – в 12 ч.; 3 – в 18 ч. 37 мин.

В утренние часы (8 ч.) с продвижением вглубь полога наблюдалось снижение температуры (рис. 4 а). Связь температуры (Т) с глубиной (Z) описывается уравнением ($s = 0,06$; $R^2 = 0,997$):

$$T = (26,31 + 14,02Z)/(1 + 0,62Z - 0,0002Z^2).$$

В эти часы наблюдалось быстрое снижение температуры с 26,31 до 23,63°C в верхнем 5 см слое полога (0,53 °C/см), ниже этого слоя рассматриваемая характеристика снижалась с меньшей скоростью (0,026 °C/см) и на глубине 25 см достигала 23,12 °C.

В 12 часов дня и вечером 18 ч. 37 мин. температура воды с глубиной полога увеличивалась (рис. 4 б, в), та же тенденция соблюдалась и вне полога (рис. 4 г). Во всех этих случаях отмечался узкий диапазон варьирования значений температуры (рис. 3 а). Наблюдается стремительное увеличение температуры (0,005 и 0,032 °C/см в пологе и 0,0197 °C/см вне полога) относительно масштаба её варьирования в верхнем слое воды толщиной 6 – 8 см и ослабление скорости (0,0014 и 0,0013 °C / см в пологе и 0,0037 °C/см вне полога) в ниже лежащих слоях. И, в то же время, в каждом конкретном случае устанавливался характерный профиль распределения температуры, который описывается соответствующими уравнениями.

В пологе в 12 ч. дня:

$$T = 26,35 + 0,0034Z - 0,00007Z^2$$

($s = 0,005$; $R^2 = 0,94$).

Вне полога в 12 ч. дня:

$$T = 0,164 (157,92 - e^{-0,251094Z})$$

($s = 0,01$; $R^2 = 0,97$).

В пологе в 18 ч. 37 мин.:

$$T = 29,01 + 0,0412Z - 0,0013Z^2$$

($s = 0,012$; $R^2 = 0,99$).

Из рис. 3 а следует, что температура воды в пологе *Z. noltii* в среднем была на $0,59\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($SD = 0,032$, $CV = 0,054$) выше, чем это наблюдалось за его пределами на расстоянии 2 м.

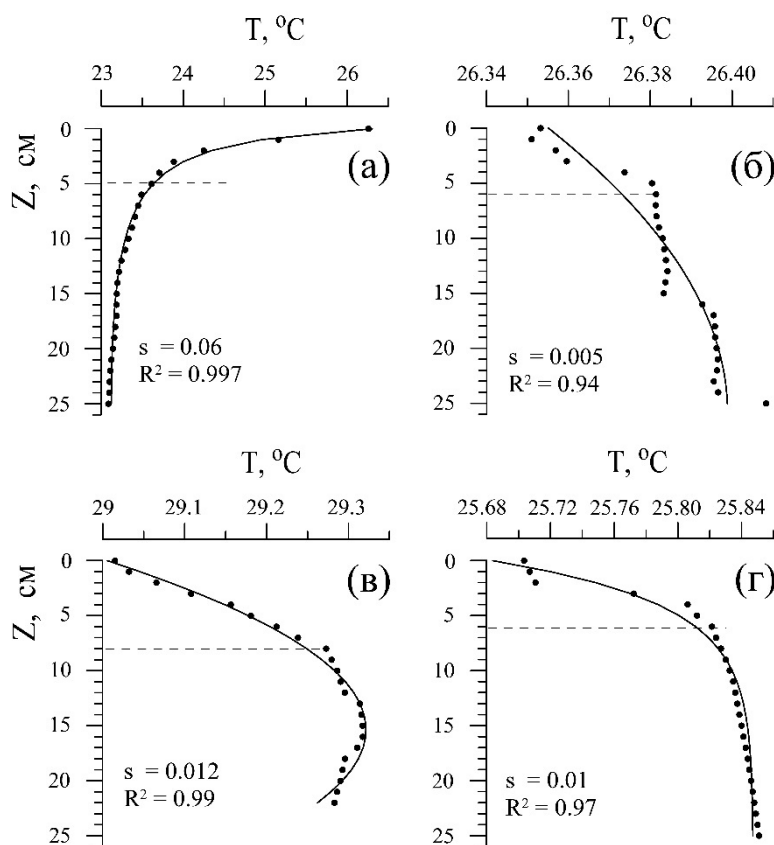


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры воды в пологе *Zostera noltii* (а – в) и на участке открытой воды, лишенной растительности (г) в разное время суток (а) – в 8 ч.; (б) и (г) – в 12 ч.; (в) – в 18 ч. 37 мин.

Распределение ФАР в пологе *Z. noltii*. Величина интенсивности приходящего потока ФАР на поверхность растительного полога в 8 час., в 12 час. и в 18 час. 37 мин., соответственно, равнялась: 790, 1030 и 387 $\text{мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

Пунктирной линией отмечены значения интенсивности ФАР, при которой наступает насыщение фотосинтетической активности

($E_k = 350 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) у *Zostera marina* (Dennison, Alberte, 1986).

В утренние часы (8 час.) при высоте Солнца $+22^\circ 23' 50''$ интенсивность потока ФАР с глубиной полога линейно снижается (рис. 5 а) и описывается уравнением ($s = 39.13$; $R^2 = 0.99$):

$$I_{\text{PAR}} = 753.37 - 28.605Z$$

В этом случае 50% снижения интенсивности ФАР наблюдается на расстоянии 13 см от верхней границы полога и 5.1% приходящей ФАР достигает глубины 25 см, что соответствует $38,2 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и, в свою очередь, это составляет 3,8% от уровня интенсивности ФАР, регистрируемого над уровнем полога в 12 часов дня.

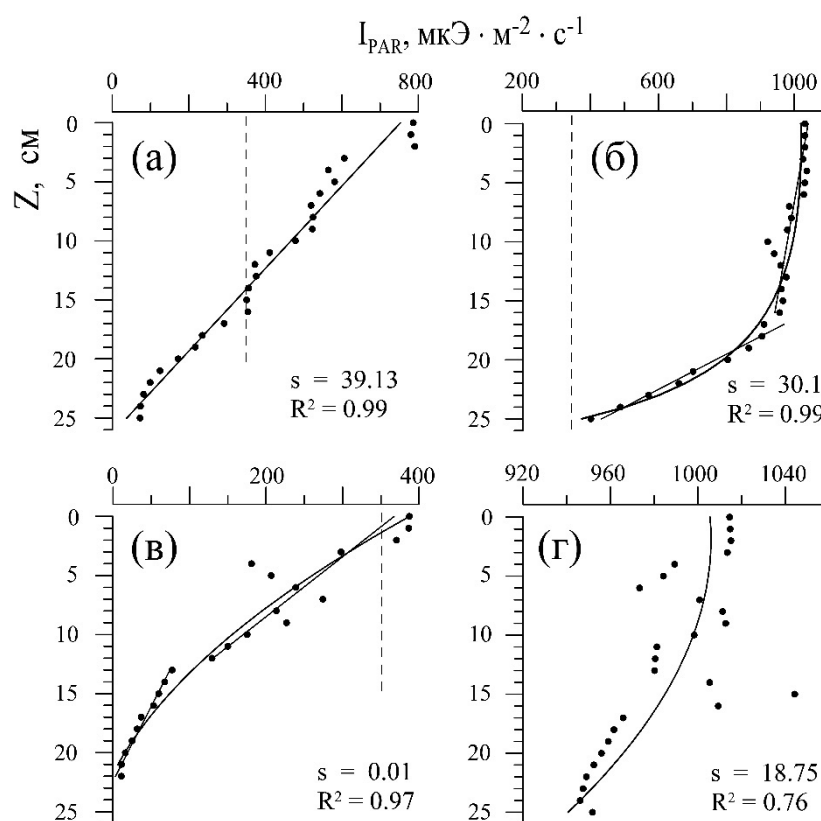


Рис. 5. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтетически активной радиации в пологе *Zostera noltii* (а – в) и на участке открытой воды, лишенной растительности (г) в разное время суток (а) – в 8 ч.; (б) и (г) – в 12 ч.; (в) – в 18 ч. 37 мин.

Пунктирной линией отмечены значения интенсивности ФАР, при которой наступает насыщение фотосинтетической активности ($E_k = 350 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) у *Zostera marina* (Dennison, Alberte, 1986).

При положении Солнца за 52 мин. до вхождения его в зенит

(12 ч. дня) интенсивность ФАР с глубиной полога на всей толщине полога изменяется нелинейно (рис. 5 б) и описывается уравнением ($s = 30,1$; $R^2 = 0,99$):

$$I_{PAR} = (1018,88 - 37,902Z) / (1 - 0,038Z + 0,0002Z^2)$$

В то же время можно выделить отдельные участки полога, где рассматриваемая связь имеет линейный характер.

В верхней части полога поток ФАР при незначительных потерях интенсивности (12,3%) проходит на глубину 17 см, и на этом отрезке $\Delta I_{PAR} / \Delta Z$ равняется $7,4 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$. Ниже глубины 17 см наблюдается заметное снижение интенсивности ФАР ($\Delta I_{PAR} / \Delta Z = 64,8 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$), и на глубине 25 см её абсолютные значения достигают $375,3 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, это 36,8% от уровня значений приходящего ФАР.

При низком положении Солнца над горизонтом (18 час. 37 мин.) наблюдается экспоненциальное убывание интенсивности ФАР с глубиной полога (рис. 5в) и эта связь описывается уравнением ($s = 0,01$; $R^2 = 0,97$):

$$I_{PAR} = 0,163 (157,9198 - e^{-0,251Z}).$$

Создаются такие условия в пологе, при которых уже в верхнем слое полога отмечается быстрое снижение интенсивности ФАР ($24,9 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$, обобщено прямой линией), и на глубине 12 см её значения составляют 31% от уровня приходящего света. Ниже обозначенной глубины скорость снижения I_{PAR} уменьшается ($12,2 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$). Интенсивность ФАР на глубине 21 см снижается до низких значений ($6,4 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) и составляет 1,6 % от уровня приходящей ФАР на этот момент времени и, в свою очередь, – это 0,62% от уровня интенсивности ФАР, наблюдаемого над уровнем полога в 12 часов дня.

Измерения прохождения ФАР в толще воды вне растительного полога в 12 ч. дня показали, что в слое воды 25 см интенсивность ФАР снижается на 6,5% и в среднем скорость составляет $10,1 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$. Снижение с глубиной происходит не линейно и описывается уравнением ($s = 18,75$; $R^2 = 0,76$):

$$I_{PAR} = 1005,57 + 0,45Z - 0,12Z^2.$$

На рис. 3б в общем масштабе представлены вертикальные профили изменения интенсивности ФАР в пологе *Z. noltii* в разные часы дня. В 12 ч наблюдается максимальный уровень приходящей интенсивности ФАР и минимум взаимного затенения растений, ФАР практически проходит без потерь глубоко в полог. В 8 ч. создаются такие условия, при которых интенсивность ФАР в пологе снижается линейно. В 18 ч. 37 мин. Солнце находится наиболее низко над горизонтом из всех рассматриваемых ситуаций, соответственно

регистрируется наиболее низкий уровень поступающей ФАР и максимально наблюдаемый уровень взаимного затенения растений в пологе.

Обсуждение

Вертикальное распределение фитомассы в границах растительного полога. Растительные пологи морских трав, формируемые на дне водоема, представляют собой сложные пространственные структуры, вертикально дифференцированные по множеству характеристик. В частности, расположение стеблей и листьев зостеры в пространстве во многом зависит от характера движения воды (рис. 1 е – з). В условиях отсутствия направленного потока воды стебли и листья *Z. noltii* принимают преимущественно вертикальное положение (рис. 1 ж), и в этом случае по высоте полога устанавливается соответствующее распределение биомассы (рис. 2). Максимум биомассы наблюдается в нижней части полога. Такой характер распределения встречается и в пологах других видов морских трав (Zieman et al., 1984; Williams, 1987) и многоклеточных водорослей (Празукин, 2015; Празукин, Фирсов, 2016; Prazukin et al., 2020). У морских трав отмечается и иной тип распределения, это когда большая часть биомассы сосредоточена в верхнем слое полога, а её величина быстро снижается с его глубиной (Carruthers, Walker, 1997). Это характерно и для пологов многих наземных растений (Росс, Нильсон, 1966; Росс, 1975) и многоклеточных водорослей и, в частности, для кладофор, которые формируют в верхней части полога плавучие маты (Prazukin et al., 2018, Празукин, 2019а). В условиях направленного движения воды мы наблюдали это и в наших исследованиях, стебли и листья зостеры изгибаются в направлении потока воды, высота полога уменьшается, соответственно изменяется и профиль распределения фитомассы (рис. 1 е, з). В аналогичной ситуации слоевища цистозиры (*Cystoseira crinita*) в верхней части полога создают плотный растительный пласт и в таком состоянии растения могут находиться продолжительное время (Празукин и др., 2018).

При всём этом, вертикальная структура полога, распределение фитомассы по вертикали во многом будет зависеть и от морфологических особенностей вида растения, формирующего полог, и от возрастной/размерной структуры популяции и большую роль здесь играет присутствие эпифитов.

Можно сказать, что при всех выше рассмотренных ситуациях растения в пологе адаптированы к соответствующим условиям окружающей среды и, в частности, к определенному уровню поступающей энергии. Архитектоника любого естественно созданного растительного полога оптимально организована по отношению к уровню поступающей энергии. В свою очередь, сложившаяся

структура полога определяет распределение солнечной энергии и любых других факторов среды по его профилю.

Температурная стратификация в границах растительного полога. Повторяющаяся дневная стратификация и ночное перемешивание является не уникальным явлением для неглубоких бухт и озер с густой растительностью (Dale, Gillespie, 1978; Condie, Webster, 2002; Andersen et al. 2017). Ночью охлаждение поверхностных вод приводит к полному конвективному перемешиванию толщи воды и выравниванию температуры. В утренние часы прогревание толщи воды начинается с верхних слоев. В этих условиях стабилизирующее влияние поверхностного нагрева от солнечного излучения превышает дестабилизирующее влияние турбулентного перемешивания, создаваемого ветром (Imboden и Wu'est 1995). В наших исследованиях, в 8 ч. утра, максимум температуры воды находился в верхнем слое полога *Z. noltii* (рис. 3 а, 4 а), и разница между крайними значениями температуры в пологе составляла 3°C. В литературе часто описываются ситуации, когда в дневное время суток в растительных пологих происходит сильное вертикальное ослабление света и, соответственно, снижение температуры воды на 1 – 15 °C (Herb, Stefan, 2004; Persson, Jones, 2008; Andersen et al. 2017). Тогда как в нашем случае, в дневное время суток, в 12 ч. и в 18 ч. 37 мин. (рис. 3 а, рис. 4 б–г), отмечалось незначительное повышение температуры с глубиной, причём наиболее сильный градиент температуры наблюдается в верхнем 6 – 8 см слое. Отмечаемые относительно низкие значения температуры воды на границе вода – воздух, как в пологе, так и за его пределами (рис. 4 б–г), возможно, объясняются потерей тепла, вызванного испарением воды с водной поверхности, которое усиливается ветровой деятельностью (Соловьев, Вершинский, 1978; Dale, Gillespie, 1978; Панин и др., 2007).

Ряд авторов (Dale, Gillespie, 1977, 1978; Chimney et al., 2006) показали, что только небольшая доля световой энергии, проходящей через полог растений, используется в процессе фотосинтеза, большая её часть превращается в тепло на поверхности листьев, где это вызывает локальное повышение температуры воды. Возможно, это является объяснением того, почему в наших исследованиях, в условиях полога *Z. noltii* наблюдаются более высокие значения температуры воды (на 0,59 °C, SD = 0,032, CV = 0,054) по сравнению с теми значениями, что мы регистрировали в воде за пределами полога (рис. 3 а).

Вертикальное распределение ФАР в границах растительного полога. Морские травы, как правило, адаптированы к условиям высокой освещенности (Orth et al., 2006), и они могут распространяться на глубины, получающие в среднем около 11% от

интенсивности излучения приходящей на поверхность воды (Duarte, 1991). Зостера обычно распространяется до глубины менее 2 м (Duarte 1991; Abal, Dennison, 1996). На участке нашего исследования высота полога *Z. noltii* совпадала с глубиной её обитания, а это значит, что солнечная энергия без каких-либо внешних преград может поступать непосредственно в полог. Но важно учитывать, что существует большая разница между солнечной радиацией, падающей на поверхность воды, которая меняется в течение дня, и светом, фактически доступным для роста растений. Свет, падающий на водоем, отражается или преломляется. При высоте Солнца более 30° от горизонта коэффициент отражения ниже 7%, тогда как при углах менее 10° весь падающий свет может отражаться и, таким образом, не будет доступен для фотосинтеза (Kirk, 1994). Кроме того, при малых высотах Солнца воздействие ветра и волн увеличит количество преломленного света (Kirk, 1994).

В рассматриваемых нами случаях с зостерой (рис. 5) количество доступной растениям радиации в разные часы наблюдения варьировалось в диапазоне от 387 мкЭ · м⁻² · с⁻¹ до 1030 мкЭ · м⁻² · с⁻¹. Различались эти случаи и по характеру вертикального распределения ФАР и по величине светопропускания, выраженной в процентах от падающего света. В пологе *Z. noltii* в 12 ч. дня на глубине 20 см величина светопропускания составляла 78 % , утром в 8 ч. – 22% и вечерам, 18 ч. 37 мин. – 4% (рис.3 в). В утренние и вечерние часы наблюдался наибольший затеняющий эффект. Установлено, что самозатенение зависит от уровня приходящей радиации, структуры полога и положения листьев в пространстве, которые изменяются при движении воды (Carruthers, Walker, 1997; Zimmerman, 2006; Hedley, Enri'quez, 2010). Для таких морских трав как *Amphibolis griffithii* и *Thalassia testudinum*, отличающихся от *Z. noltii* морфологически и структурой растительного полога, величины светопропускания были примерно в тех же диапазонах, что и в пологе *Z. Noltii*, 15–43% (Zieman et al. 1984; Williams, 1987; Carruthers, Walker, 1997).

Возможно, экологический успех *Z. noltii* во многом определяется её морфологической структурой и особенностью её роста. Плотность биомассы *Z. noltii* уменьшается к верхней границе полога, стебли и листья, тонкие и вытянутые, и преимущественно располагаются вертикально, всё это уменьшает самозатенение и способствует прохождению ФАР глубоко в полог. У других видов морских трав все это может происходить по-другому, например, у *Amphibolis griffithii* (JM Black) имеет апикальную меристему, а поэтому большая часть массы растения сконцентрирована на верхушке стебля, соответственно массы растений больше в верхней половине полога, где наблюдается

хорошо выраженный вертикальный градиент ФАР (Carruthers, Walker, 1997).

Другой аспект нашего обсуждения связан с хорошо известной гиперболической зависимостью между интенсивностью фотосинтеза растений и уровнем поступающей ФАР. Из этой зависимости следует, что эффективность использования фотонов при фотосинтезе уменьшается с увеличением интенсивности света (Sand-Jensen, Borum, 1988; Sand-Jensen, 1997). Это обстоятельство является важным моментом в стратегии организации оптимальной структуры растительного полога. Максимальная продукция сообщества достигается, когда все фотоны распределены и поглощены равномерно среди фотосинтетических элементов, так что каждый элемент испытывает облучение ниже насыщающей освещенности. Это означает, что большинство листьев подвергается воздействию слабого света и может поглощать и использовать фотоны с высокой эффективностью. Для примера приведем работы (Libes, 1986; Carruthers, Walker, 1997), где было показано, что с уменьшением интенсивности освещения в пологах морских трав эффективность использования радиации увеличивалась.

В статье (Dennison, Alberte, 1986) для *Zostera marina* L. приведены минимальные значения ФАР, при которой ещё наблюдается фотосинтез ($11,8 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) и значения, при которых наступает насыщение фотосинтетической активности ($E_k = 350 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). Мы знаем, что значения E_k для каждого вида специфичны, и они могут варьироваться в ограниченном диапазоне из-за физиологической адаптации или таких факторов, как температура. Мы делаем допущение, что изучаемый нами вид *Z. noltii* и *Z. marina* имеют близкие значения E_k . В рамках сделанного допущения следует, что в 12 ч. дня стебли и листья *Z. noltii*, находящиеся в слое полога до глубины 25 см (это 53% фитомассы полога) испытывают облучение выше насыщающей освещенности, а значит, при фотосинтезе поглощаемые фотоны света используются с невысокой эффективностью. В 8 ч. утра слой полога, где интенсивность ФАР превышает $350 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ равен 15 см и в этой части полога располагается 22,5% массы его растений. К 18 час. 37 мин. большая часть растений полога (97,7%) находится в условиях ниже насыщающей освещенности. При этом растения, располагающиеся глубже 22–25 см (48,8% массы растений полога), могут испытывать недостаток в солнечной радиации. В последующие часы до заката Солнца доля растений, испытывающих недостаток света, будет увеличиваться. Мы предполагаем, что значительную часть светового дня большая часть растений полога находится в условиях, при которых фотосинтез осуществляется с высокой эффективностью.

Заключение. В отсутствии направленного движения воды полог *Z. noltii* имеет устойчивую пространственную структуру. Стебли и листья всей совокупности растений полога преимущественно располагаются вертикально друг друга. Для полога *Z. noltii* характерен одномодальный тип вертикального распределения биомассы с максимумом (65,7 г (сухой массы) / м², SD = 8,68, CV = 0,13) в его нижней части.

Профиль температурной стратификации в пологе *Z. noltii* в течение светового дня меняется. В 8 ч. утра отмечается снижение температуры воды с глубиной полога, а в середине дня и вечерние часы наблюдается её увеличение. Вблизи водной поверхности, как в границах полога *Z. noltii*, так и вне полога, формируется приповерхностный слой воды 5–8 см с выраженным градиентом температуры. В 12 ч. дня в условиях полога *Z. noltii* наблюдаются более высокие значения температуры воды (на 0,59 °C, SD = 0,032, CV = 0,054) по сравнению с её значениями за его пределами.

В пологе *Z. noltii* в течение светового дня меняется вертикальный профиль интенсивности ФАР. В 12 ч наблюдается максимальный уровень проходящей интенсивности ФАР и минимум взаимного затенения растений, ФАР практически проходит без потерь глубоко в полог. В 8 ч. создаются такие условия, при которых интенсивность ФАР в пологе снижается линейно. В 18 ч. 37 мин. Солнце находится низко над горизонтом и в этих условиях регистрируется наиболее низкий уровень поступающей ФАР и максимально наблюдаемый уровень взаимного затенения растений в пологе.

Список литературы

- Александров В.В.* 2018. Макрофитобентос бухты Казачья (Чёрное море) в осенний период 2017 г. // Мор. биол. журн. Т. 3. № 4. С. 3-13.
- Гордеев В.В., Лисицин А.П.* 1979. Океанология. Т. 1. Химия океана. Химия вод океана / под ред. О.К. Бордовского, В.Н. Иваненкова.
- Евстигнеева И.К., Гринцов В.А., Лисицкая Е.В., Макаров М.В., Танковская И.Н.* 2015. Биоразнообразие сообществ макрофитов бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 120. Вып. 6. С. 51-64.
- Котельянец Е.А., Гуров К.И., Тихонова Е.А., Соловьёва О.В.* 2017. Некоторые геохимические показатели донных отложений прибрежной акватории под влиянием антропогенного фактора (на примере бухты Казачья, г. Севастополь) // Вестн. Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. Т. 27. № 1. С. 5-13.
- Мильчакова Н.А.* 1988а. Состав и распределение популяций *Zostera marina* L. в некоторых бухтах Чёрного моря // Растительные ресурсы. Т. 24. Вып. 1. С. 41-47.

- Мильчакова Н. А.* 1988б. О жизнеспособности ценопопуляций *Zostera marina* и *Z. noltii* (Zosteraceae) в фитоценозах бухты Казачьей Черного моря // Ботанический журнал. Т. 73. № 10. С. 1434-1437.
- Миронова Н.В., Мильчакова Н.А., Александров В.В.* 2012. Тенденции долговременного изменения запасов макрофитов в бухте Казачья (Севастополь, Крым, Чёрное море) // Мор. экол. журн. Т. 11. № 3. С. 68-78.
- Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В.* 2002. Экологическая характеристика бухты Казачья (Черное море) // Экол. моря. Вып. 61. С. 85-89.
- Панин Г.Н., Никаноров А.М., Саркисян С.Г., Трунов Н.М.* 2007. Термический режим приповерхностного слоя водоема и его влияние на состояние водной экосистемы. // Вод. ресурсы. Т. 34. № 6. С. 700-712.
- Празукин А.В.* 2015. Экологическая фитосистемология. М.: Перо. 375 с.
- Празукин А.В., Ануфриева Е.В., Шадрин Н.В.* 2019а. Фотосинтетическая активность матов нитчатых водорослей гиперсоленого озера Херсонесское (Крым) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 87-102.
- Празукин А.В., Латушкин А.А., Фирсов Ю.К., Чепыженко А.А.* 2019б. Распределение фотосинтетически активной радиации в растительном пологе *Zostera noltii* Hornemann в условиях мелководья (Чёрное море) // Оптика атмосферы и океана. Физика атмосферы: материалы докл. XXV Междунар. симпоз., 1–5 июля 2019 г., г. Новосибирск. Томск: Изд-во ИОА СО РАН. С. 260-263. (CD-ROM).
- Празукин А.В., Фирсов Ю.К.* 2016. Архитектоника растительных покровов цистозировых фитоценозов, Черное море // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1. С.105-118
- Празукин А.В., Фирсов Ю.К., Латушкин А.А., Чепыженко А.А.* 2018. Наблюдаемое и моделированное распределение фитомассы в растительном пологе бурой водоросли *Cystoseira* (Черное море) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 126-135. DOI: 10.26456/vtbio33
- Росс Ю., Нильсон Т.* 1966. Вертикальное распределение биомассы в посевах // Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М.: Наука, С. 96-108.
- Росс Ю.К.* 1975. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат. 342 с.
- Соловьев А.В., Вершинский Н.В.* 1978. О тонкой термической структуре поверхностного слоя океана // Доклады Академии наук. Т. 240. № 5. С. 1066-1069.
- Тооминг Х.Г.* 1984. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеиздат. 264 с.
- Шифрин К.С.* 1978. Физика океана. Т. 1. Гидрофизика океана (серия «Океанология»).
- Andersen M.R., Sand-Jensen K., Woolway R.I., Jones I.D.* 2017. Profound daily vertical stratification and mixing in a small, shallow, wind-exposed lake with submerged macrophytes // Aquatic sciences. V. 79. № 2. P. 395-406.

- Aba E.G., Dennison W.C.* 1996. Seagrass depth range and water quality in southern Moreton Bay, Queensland, Australia // *Marine and Freshwater Research*. V. 47. № 6. P. 763-771.
- Carruthers T.J.B., Walker D.I.* 1997. Light climate and energy flow in the seagrass canopy of *Amphibolis griffithii* (JM Black) den Hartog // *Oecologia*. V. 109. № 3. P. 335-341.
- Charpy-Roubaud C., Sournia A.* 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans // *Marine Microbial Food Webs*. V. 4. № 1. P. 31-57.
- Chimney M.J., Wenker, L., Pietro K.C.* 2006. Patterns of vertical stratification in a subtropical constructed wetland in south Florida (USA) // *Ecological Engineering*. V. 27. № 4. P. 322-330.
- Collier C.J., Lavery P.S., Masini R.J., Ralph P.J.* 2007. Morphological, growth and meadow characteristics of the seagrass *Posidonia sinuosa* along a depth-related gradient of light availability // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 337. P. 103-115.
- Condie S.A., Webster I.T.* 2002. Stratification and circulation in a shallow turbid waterbody // *Environmental Fluid Mechanics*. V. 2. № 3. P. 177-196.
- Dale H.M., Gillespie T.J.* 1978. Diurnal temperature gradients in shallow water produced by populations of artificial aquatic macrophytes. // *Canadian Journal of Botany*. V. 56. № 9. P. 1099-1106.
- Dale H.M., Gillespie T.J.* 1977. The influence of submersed aquatic plants on temperature gradients in shallow water bodies // *Canadian Journal of Botany*. V. 55. № 16. P. 2216-2225.
- Dennison W.C., Alberte R.S.* 1986. Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 98. № 3. P. 265-282.
- Dierssen H.M., Zimmerman R.C., Leathers R.A., Downes T.V., Davis C.O.* 2003. Ocean color remote sensing of seagrass and bathymetry in the Bahamas Banks by high resolution airborne imagery // *Limnol. Oceanogr.* V. 48. P. 444-455.
- Duarte C.M.* 1991. Seagrass depth limits // *Aquatic Botany*. V. 40. P. 363-377.
- Duarte C.M.* 2002. The future of seagrass meadows // *Environmental conservation*. V. 29. № 2. P. 192-206.
- Duarte C.M., Chiscano C.L.* 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment // *Aquatic botany*. V. 65. № 1-4. P. 159-174.
- Enriquez S., Merino M., Iglesias-Prieto R.* 2002. Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* // *Marine Biology*. V. 140. P. 891-900.
- Enriquez S., Pantoja-Reyes N.I.* 2005. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum* // *Oecologia*. V. 145. № 2. P. 234-242.
- Fourqurean J.W., Zieman J.C.* 1991. Photosynthesis, respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 69. P. 161-170.
- Hedley J.D., Enriquez S.* 2010. Optical properties of canopies of the tropical

- seagrass *Thalassia testudinum* estimated by a three-dimensional radiative transfer model // *Limnology and Oceanography*. V. 55. P. 1537-1550.
- Hemminga M., Duarte C.M.* 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. 298 p.
- Herb W.R., Stefan H.G.* 2004. Temperature stratification and mixing dynamics in a shallow lake with submersed macrophytes // *Lake and Reservoir Management*. V. 20. № 4. P. 296-308.
- Imboden, D. M., Wüest, A.* 1995. Mixing mechanisms in lakes // *Physics and chemistry of lakes* P. 83-138. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kalff J.* 2002. *Limnology*. Prentice Hall Inc., Upper Saddle River, NJ. 592 p.
- Lavery P.S., McMahon K, Mulligan M, Tennyson A.* 2009. Interactive effects of timing, intensity and duration of experimental shading on *Amphibolis griffithii* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 394. P. 21-33.
- Libes M.* 1986. Productivity-irradiance relationship of *Posidonia oceanica* and its epiphytes // *Aquatic Botany*. V. 26. P. 285-306.
- Orth R.J., Carruthers T.J., Dennison W.C., Duarte C.M., Fourqurean J.W., Heck K.L., Short F.T.* 2006. A global crisis for seagrass ecosystems // *Bioscience*. V. 56. № 12. P. 987-996.
- Persson, I., Jones I. D.* 2008. The effect of water colour on lake hydrodynamics: A modelling study. // *Freshwater Biology*. V. 53. № 12. P. 2345-2355.
- Prazukin A.V., Anufriieva E. V., Shadrin N. V.* 2018. Cladophora mats in a Crimean hypersaline lake: structure, dynamics, and inhabiting animals // *Journal of Oceanology and Limnology*. V. 36. Is. 6. P. 1930-1940. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7313-4>
- Prazukin A.V., Latushkin A.A., Firsov Yu. K., Chepyzhenko A.A.* 2019. Phytomass and photosynthetically active radiation distribution in the *Zostera noltii* Hornemann canopy in shallow water (the Black Sea) // *Proceedings of SPIE : 25th International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics*. V. 11208. Article 112084Z (6 p.). DOI: 10.1117/12.2540807
- Prazukin A.V., Firsov Y.K., Kameni Y.J.* 2020. The vertical structure of the vegetative canopy of the brown algae *Cystoseira* (Black Sea) // *Ocean. Limnol.* V. 38. Is. 1. P. 124-132. <https://doi.org/10.1007/s00343-019-7250-x>
- Ralph P.J., Durako M.J., Enri'quez S., Collier C.J., Doblin M.A.* 2007. Impact of light limitation on seagrasses // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 350. P. 176-193.
- Sand-Jensen K., Borum J.* 1988. Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light // *Marine ecology progress series*. Oldendorf. V. 50. № 1. P. 195-201.
- Sand-Jensen K.* 1997. Broad-scale comparison of photosynthesis in terrestrial and aquatic plant communities // *Oikos*. P. 203-208.
- Wetzel R.G.*, 2001. *Limnology, Lake and River Ecosystems*. 3rd ed. // Academic Press, San Diego, CA. 1006 p.
- Zimmerman R.* 2006. Light and photosynthesis in seagrass meadows // A.W.D. Larkum, R.J. Orth, C. Duarte. *Seagrasses: Biology, ecology and conservation*. Springer. P. 303-321.

**TEMPERATURE STRATIFICATION AND
PHOTOSYNTHETICALLY ACTIVE RADIATION DISTRIBUTION
IN THE *ZOSTERA NOLTII* HORNEMANN CANOPY UNDER
SHALLOW WATER CONDITIONS AT DIFFERENT SOLAR
ELEVATION ANGLES (THE BLACK SEA)**

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

¹Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS, Sevastopol

²Marine Hydrophysical Institute RAS, Sevastopol

Seagrass is environmentally significant but extremely vulnerable in coastal areas to anthropogenic changes, which affect light availability. Simultaneous measurements of water temperature and photosynthetically active radiation (PAR) intensity in the sounding mode were taken at different solar elevation angles for the *Zostera noltii* Hornemann canopy (canopy height 32 cm) in shallow waters of the Cossack Bay (Sevastopol, the Black Sea, 44°57'26" с.ш., 33°40'33" в.д.). *Z. noltii* canopy is characterized by a unimodal type of biomass vertical distribution with its maximum (65,7 g (dry matter)/m²) in the lower part. Temperature stratification and IPAR distribution changes within the *Z. noltii* vegetation canopy profile during daylight hours are considered.

Keywords: *vertical structure of vegetation canopy, water temperature, photosynthetically active radiation (PAR), Zostera noltii, the Black Sea.*

Об авторах:

ПРАЗУКИН Александр Васильевич – доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник отдела функционирования морских экосистем, ФИЦ «Институт биологии южных морей им. 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, ФИЦ «Институт биологии южных морей им. 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: sevhalat@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. Температурная стратификация и распределение фотосинтетически активной радиации в пологе *Zostera noltii* Hornemann в условиях мелководья при разной высоте солнца над горизонтом (Черное море) / А.В. Празукин, Ю.К. Фирсов, А.А. Латушкин, А.А. Чепыженко // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2020. № 1(57). С. 160-178.