

БОТАНИКА

УДК 574.55(285.32)(477.75)

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ МАТОВ ЗЕЛЕННЫХ НИТЧАТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ГИПЕРСОЛЕНОГО ОЗЕРА ХЕРСОНЕССКОЕ (КРЫМ)*

А.В. Празукин, Е.В. Ануфриева, Н.В. Шадрин

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

Используя радиоуглеродный метод, оценена величина входного потока неорганического углерода для матов зеленых нитчатых водорослей в гиперсоленом озере Херсонесское (Крым). Для крымских соленых озер рассчитана степень выедания животными первичной продукции матов. Средняя интенсивность фотосинтеза в верхнем слое плавучего мата колебалась в пределах от 0.67 до 0.74 мкгС·мг⁻¹·ч⁻¹. Начиная с глубины 3 см, интенсивность фотосинтеза с увеличением глубины снижалась до 0.18 мкгС·мг⁻¹·ч⁻¹ на глубине 9 см. Суммарная величина входного потока углерода плавучего и донного матов составляла 23.33 мкгС·см⁻²·ч⁻¹. Первичная продукция матов нитчатых зеленых водорослей в гиперсоленых озерах Крыма существенно превышает продукцию фитопланктона. Лишь 0.5–5.0% продукции мата может потребляться обитающими в нем животными. Под матами у дна формируются гипоксические и аноксические условия. В таких условиях существенно понижается скорость бактериальной деструкции фитодетрита, что ведет к тому, что большая часть органического вещества, продуцируемого матами, не метаболизируется, а захоранивается в донных отложениях.

Ключевые слова: *Cladophora, водорослевые маты, гиперсоленые озера, Крым, фотосинтез, входной поток карбонатного углерода, первичная продукция.*

DOI: 10.26456/vtbio74

Введение. Среди вызовов, стоящих перед человечеством, рост концентрации CO₂ в атмосфере с цепочкой каскадных эффектов является одним из основных. Все более осознанной становится роль

* Работа выполнена в рамках гос. задания ФГБУН ИМБИ № АААА-А18-118021490093-4 (А.В. Празукин, Н.В. Шадрин) и при частичной финансовой поддержке проекта РФФИ № 18-35-00007 (Е.В. Ануфриева).

мелководных водоемов в выведении углерода из атмосферы и торможении развития парникового эффекта (Battin et al., 2009; Mitsch et al., 2013). При этом роль широко распространенных на всех континентах и высокопродуктивных гиперсоленых озер (соленость > 35 г·л⁻¹) в данном процессе практически не оценивалась, хотя и предполагалось, что она достаточно значима (Shadrin et al., 2015).

В Крыму расположено более 50 гиперсоленых водоемов, включая крупнейшую гиперсоленую лагуну мира Сиваш (Азовское море) (Шадрин и др., 2016). В диапазоне солености до 150–200 г·л⁻¹ одно из наиболее устойчивых состояний экосистем этих озер то, где плавучие и донные маты зеленых нитчатых водорослей являются основным продуцентом органического вещества (Ivanova et al., 1994; Празукин и др., 2008а,б; Балушкина и др., 2009; Празукин, 2015; Шадрин и др., 2016; Prazukin et al., 2018). Несмотря на это, только в трех гиперсоленых озерах Крыма была сделана оценка первичной продукции матов (Ivanova et al., 1994; Балушкина и др., 2009). Цель данной работы – используя радиоуглеродный метод, оценить величину входного потока неорганического углерода в маты зеленых нитчатых водорослей в крымском гиперсоленом озере Херсонесское и обсудить степень выедания продукции матов животными.

Материал и методика

Объект исследования. Комплексные исследования озера Херсонесского (44°35'09"N, 33°23'39"E), расположенного возле г. Севастополя, проводились в 2000–2017 гг., основные результаты опубликованы (Mukhanov et al., 2004; Празукин и др., 2008а, б; Шадрин и др., 2008; Павловская и др., 2009; Губанов, Бобко, 2012; Празукин, 2015; Shadrin et al., 2017; Prazukin et al., 2018), на них и базируется общая характеристика озера, приведенная в данной работе (рис. 1). Озеро отделено от моря узкой валунно-галечной пересыпью, питание в основном происходит за счет фильтрации морской воды и ее поступления во время сильных штормов. Озеро – мелководное, площадь зеркала составляет 0.05 км², водосбора – 0.92 км², средняя глубина – 0.38 м, максимальная – 1.5 м. Температура воды максимальна в августе 29.5–43 °С, зимой может опускаться ниже 0 °С. Максимальная за период наблюдений величина солености составляла 340 г/л (август 2009 г.), минимальная – 35 г·л⁻¹ (февраль 2006 г.). Соотношение основных ионов в воде не отличается практически от такового в Черном море. Среднее значение рН в озере составляет 8.64, максимальное 10. Концентрация кислорода днем в верхнем слое матов может превышать 200% насыщения, у дна отсутствовать. За период наблюдений в фитопланктоне озера зарегистрирован 61 вид. Наиболее разнообразны донные оксигенные фототрофы: суммарно за все годы отмечено 92 вида цианобактерий, донных диатомовых – около 70

видов. Массово развиваются планктонные инфузории, среди них 24 вида аэробных инфузорий и ряд не идентифицированных анаэробных видов; наибольшее их видовое разнообразие и численность отмечали в плавучих матах нитчатой зеленой водоросли кладофоры в летне-осенний период (до $15 \cdot 10^7$ экз. \cdot м⁻³). Среди животных в озере отмечены представители Nematoda, Turbellaria, Rotifera, Insecta (Diptera, Coleoptera,) и Crustacea. Макрофиты представлены 6 видами, 5 из них относятся к зеленым нитчатым водорослям отдела Chlorophyta (*Cladophora vadorum* (Aresch.) Kütz., *C. siwachensis* C. Meyer, *C. echinus* (Biasol.), Ktz. *Ulothrix implexa* (Kütz.) Kütz., *Rhizoclonium tortuosum* (Dillw.) Kütz.) и один – к морским травам отдела Angiospermae (*Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande).

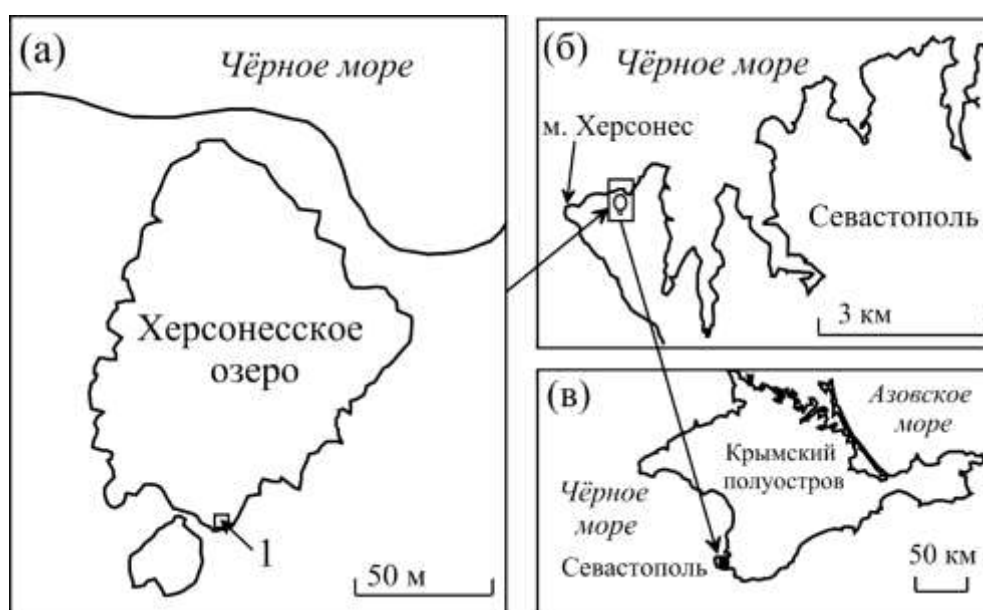


Рис. 1. Херсонесское озеро (Крым): 1 – станция радиоуглеродного эксперимента

Нитчатые зеленые водоросли часто формируют мощные донные и плавучие маты, в которых в отдельные периоды времени важную роль играют пурпурные бактерии *Chromatium* и *Ectothiorhodospira*. В зимние месяцы макрофитная растительность в озере может сохраняться в виде тонкой полоски водорослей *Cladophora* spp. вдоль кромки озера и на отдельных его участках в виде небольших зарослей *Ruppia cirrhosa*. В середине марта вдоль береговой линии начинают формироваться кладофоровые маты, которые к середине августа могут занимать 60–70% площади озера. Кладофора на большей части акватории озера доминирует по массе.

Экосистема озера может находиться в нескольких устойчивых состояниях. При разных состояниях экосистемы разные группировки первичных продуцентов (фитопланктон, маты зеленых нитчатых водорослей и др.) играют ведущую роль. Состояние с развитыми матами зеленых нитчатых водорослей является наиболее устойчивым. За 17 лет наблюдений маты отсутствовали в летний период только трижды.

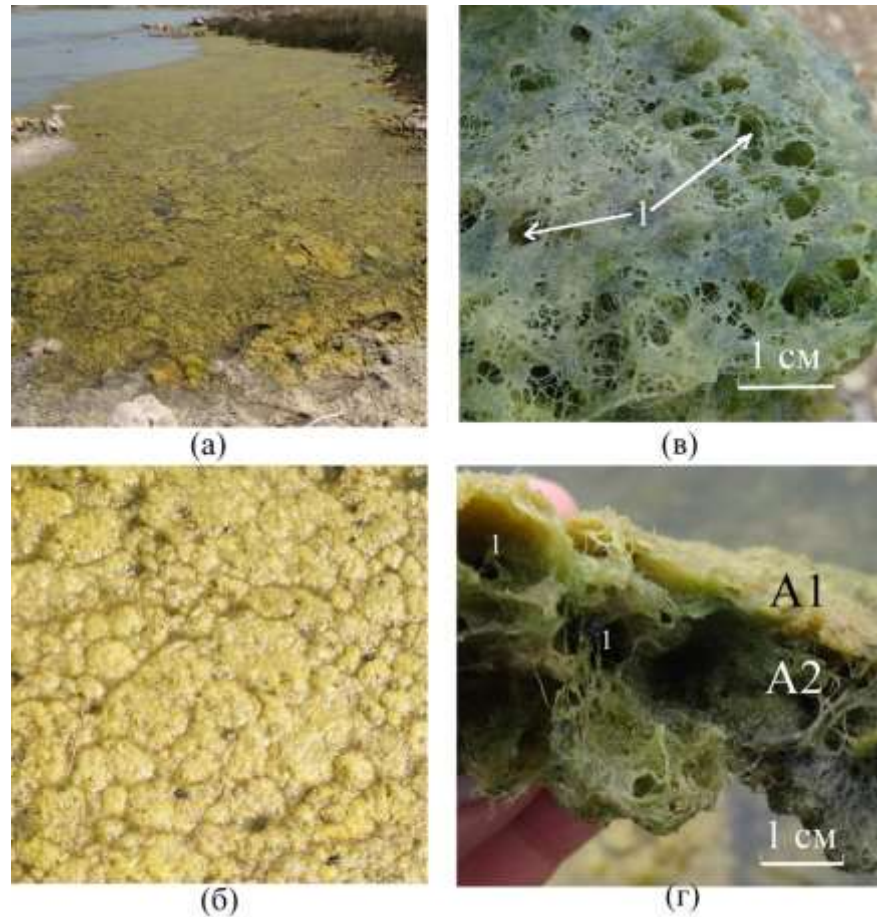


Рис. 2. Плавающий кладофоровый мат в прибрежной части Херсонесского озера и его отдельные участки во второй половине лета. Вид мата с верхней (а, б) и с нижней (г) сторон и со стороны вертикального среза (в); верхний (А1) и нижний (А2) слои плавающего мата; 1 – каверны разного размера

Объектом исследования был водорослевый мат, формируемый в прибрежной части озера, в основном зелеными нитчатыми водорослями *Cladophora* spp. В прибрежной части озера до глубины 15 см выделяются два топических элемента – плавающее (А) и донные (В)

кладофоровые маты, соприкасающиеся друг с другом (рис. 2, 3). В структуре плавучего мата выделяется верхний и нижний слой водорослей (рис. 2 а, 3). Верхний (A1) – это тонкая, рыхлая масса водорослей белого или светло-зеленого цвета, нижний (A2) – это относительно толстый слой водорослей темно-зеленого цвета с большим количеством разноразмерных каверн. Донный мат охватывает пространство от нижней границы плавучего мата до дна и делится на верхний (B1) и нижний (B2) слой (рис. 3). Верхний слой формируется из свободно парящих в воде «шариков» кладофоры зеленого или светло-зеленого цвета (рис. 2 б). В нижнем – располагаются слоевища водорослей с признаками разрушения, окрашенные в зеленый, черный и пурпурно-розовый цвета. Ниже донного мата располагается «жидкий» слой донных отложений биогенного происхождения (G1, 2–5 см) – минерало-органический комплекс, формируемый в результате разложения останков растений и животных, образовавшийся за непродолжительный промежуток времени, а ниже – толстый, «твердый» (G2), накопившийся за период существования озера (рис. 3).

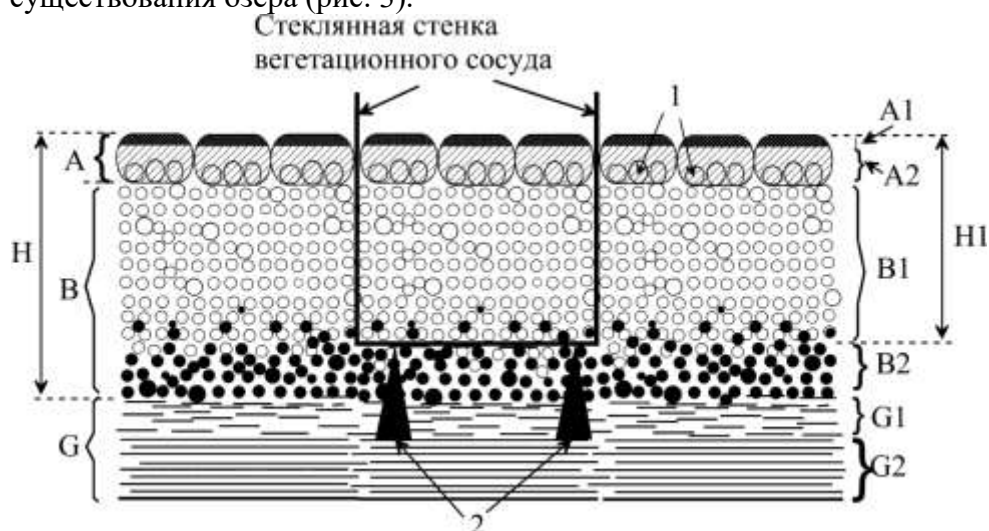


Рис. 3. Расположение экспериментального сосуда внутри кладофорого мата во время эксперимента. Верхний (A1) и нижний (A2) слои плавучего мата (A); верхний (B1) и нижний (B2) слои донного мата (B); «Жидкие» (G1) и «твердые» (G2) слои нижних биогенных отложений (G); Н – толщина мата в озере; Н1 – толщина мата при экспериментальных условиях; белые кружки - свободно парящие в воде «шарики» кладофоры зеленого или светло-зеленого цвета; черные кружки - слоевища кладофоры («шарики») с признаками разрушения, окрашенные в зеленый, черный и пурпурно-розовый цвета; 1 – полости разного размера в верхнем слое плавучего мата; 2 – структуры, поддерживающие экспериментальный сосуд.

Постановка эксперимента и обработка данных. В эксперименте моделировали кладофоровый мат (толщиной $H_1 = 10$ см, рис. 3), состоящий из плавучего мата (А, 2.4 см) и слоя кладофоровых «шариков» (В1, 7.6 см). Водоросли и воду отбирали из озера в день постановки опыта, август 2008 г. Вода фильтровалась через газ № 74. С помощью пластмассового цилиндра диаметром 17 см ограничивали часть пространства естественного мата на участке озера глубиной 10–12 см. Все водоросли, находящиеся в границах этого пространства, переносили в стеклянный вегетационный сосуд (диаметром 17 см, рис. 3) с водой, в которой был предварительно растворен бикарбонат натрия ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, 2.3 МБк·л⁻¹).

В эксперименте задавалась естественно наблюдаемая плотность биомассы на единицу объема, в плавучем мате – 10 мг (сухой массы)·см⁻³, в слое кладофоровых «шариков» – 1.6 мг (сухой массы)·см⁻³ (Празукин и др., 2008а). Вегетационный сосуд помещали в мелководную часть озера до глубины 12 см в плотное окружение водорослей естественного мата (рис. 3). После окончания эксперимента продолжительностью 80 минут (с 12²⁰ до 13⁴⁰) водоросли отбирали с помощью пинцета из верхнего (А1) и нижнего (А2) слоев плавучего мата и с разных глубин в слое из кладофоровых «шариков» (В1, рис. 3), по 4–15 проб с каждого уровня. Водоросли высушивали (105 °С), каждый образец водорослей растирался, и суспензия водорослей с помощью пипетки помещалась (в 3–5 повторностях) в стандартные алюминиевые подложки (площадь основания 2 см²) и высушивалась (105 °С) до постоянного веса, затем радиометрировалась на пересчетном приборе ПСО2-08А, который является составной частью электронного радиометрического комплекса РПС2-03А с торцовым газоразрядным счетчиком Гейгера-Мюллера СБТ-13 в свинцовой защите ДС-000. Навеска располагалась на расстоянии 0.5 см от окна счетчика и в этом случае статистическая погрешность измерения активности ¹⁴С в 1.5 мг навески (эффективность счета, ϵ , %) не превышала 2%. Интенсивность фотосинтеза водорослей (μ_w , мкгС·мг⁻¹·ч⁻¹) рассчитывали по уравнению:

$$\mu_w = N \cdot (K/T), \quad (1)$$

где N – удельная радиоактивность препарата (имп·мг⁻¹·мин⁻¹):

$$N = U \cdot q, \quad (2)$$

где U – активность радиоуглерода, выраженная в единицах удельной скорости счета импульсов от его бета-излучения, регистрируемая торцовым газоразрядным счетчиком Гейгера-Мюллера от одного мг препарата в минуту с вычетом фоновой радиоактивности (имп·мг⁻¹·мин⁻¹), q – коэффициент самопоглощения (в данном случае изменялся

в пределах 0.98–1.01), толщина радиоактивного препарата находилась в диапазоне: 0.7–0.8 мг·см⁻²; К – коэффициент пересчета значений импульсов в значения мкгС (мкг/мин/имп). Этот коэффициент зависит от концентрации $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ в воде (С, МБк·л⁻¹), и рассчитывается по эмпирически установленной зависимости (Хайлов, 1984):

$$K = 1.118 \cdot (C - 0.499)^{-0.984}, \quad (3)$$

при условии, что общее количество углерода во всех формах углекислоты в воде (CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-}) составляет 36 мгС·л⁻¹ (Игнатьева, 2009); Т – продолжительность эксперимента (ч).

Оборудование и условия измерения параметров. Температура измерялась электронным термометром РНН-830, соленость – с помощью рефрактометра Kelilong WZ212. Температура воды измерялась непосредственно в плавучих и донных матах и в воде вне мата, соленость – в плавающих матах, солнечная радиация – на расстоянии 3 см над поверхностью плавучего мата.

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

Результаты

Соленость в озере и экспериментальном сосуде была 69–70 г·л⁻¹. Динамика температуры внутри плавучего мата и в толще слоя кладофоровых «шариков» в эксперименте и озере представлена на рис. 4 а. Температура воды в плавучем мате была выше, чем в слое кладофоровых «шариков» (рис. 4 б), в естественных условиях она была на 1.0–1.9 °С выше (рис. 4 а).

Средние величины интенсивности фотосинтеза (μ_w) в верхнем слое плавучего мата (0.67 мкгС·мг⁻¹·ч⁻¹) и в его нижнем слое (0.74 мкгС/мг/ч) мало различались друг от друга (рис. 5). В слое В1 с глубиной μ_w заметно снижалась с 0.73 мкгС·мг⁻¹·ч⁻¹ на глубине 3 см до 0.18 мкгС·мг⁻¹·ч⁻¹ на глубине 9 см. При попарном сравнении значения μ_w на разных глубинах в слое В1 достоверно различались (t-критерий Стьюдента, $p = 0.05$). Это снижение может быть описано уравнением (стандартная ошибка аппроксимации = 0.07; коэффициент корреляции = 0.95):

$$\mu_w = 0.772 + 0.0098Z - 0.0084Z^2, \quad (4)$$

где Z – расстояние от верхней границы кладофорового мата.

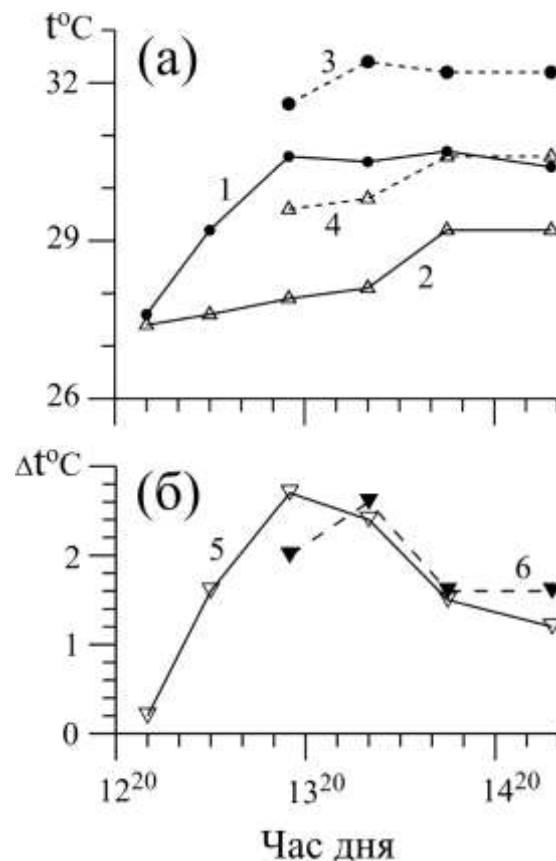


Рис. 4. Колебание температуры в дневное время суток. а – изменение температуры воды в озере (3, 4) и в условиях эксперимента (1, 2) в нижнем слое плавучего мата А2 (1, 3) и на глубине 5 см в слое «шаров» кладофоры, В1 (2, 4); б – динамика разности температур в нижнем слое плавучего мата (А2) и слое шаров кладофоры (В1) в экспериментальных условиях (5) и в озере (6)

Обсуждение результатов

Плавучий и донный маты рассматриваются как единый пространственно организованный объект, в состав которого помимо кладофоры, входят разные группы организмов: растения, животные, бактерии (Ivanova et al., 1994; Mukhanov et al., 2004; Батагова и др., 2009; Павловская и др., 2009; Празукин, 2015; Шадрин и др., 2016; Shadrin et al., 2017; Prazukin et al., 2018). Изменение фотосинтеза в мате с глубиной (рис. 5) отражает функциональную неоднородность объекта, сложившуюся как результат свойств и отношений составляющих его элементов. Световые условия являются наиболее важным фактором. Так, в плавучем мате *Pithophora* только 1% падающего света достигает глубины 1 см (O'Neal, Lembi, 1983), в мате

кладофоры эта характеристика составляет 2% (Eiseltova, Pokorny, 1994), а в плотных матах *Chaetomorpha linum* (Müller) Kütz световая зона ограничена 8 см (Krause-Jensen et al., 1996). Из-за высокого уровня солнечной радиации растения верхнего слоя мата могут страдать от окислительного стресса и фотоингибирования (Jiang, Qiu, 2005), тогда как растения нижнего слоя должны справляться с очень низкими уровнями фотосинтетически активной радиации (Vergara et al., 1997). Содержание каротиноидов и хлорофиллов «a» и «b» в слое кладофоровых «шариков» (B1, рис. 3) было примерно в два раза выше, чем в плавающем мате (A) (Празукин и др., 2008), что говорит об адаптивной реакции на пониженную интенсивность света в нижней части мата (Bernier et al., 1989).

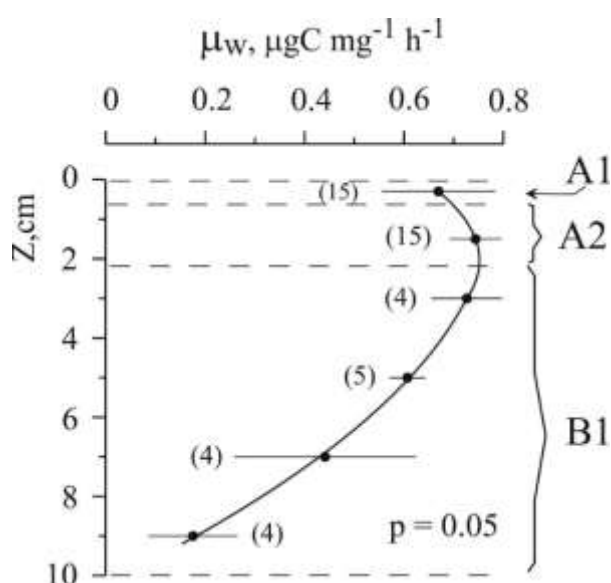


Рис. 5. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза (μ_w) в мате, в условиях радиоуглеродного эксперимента. Z – расстояние от верхней границы мата, см; – верхний (A1) и нижний (A2) слои плавающего мата; B1 – верхний слой донного мата; в скобках обозначено количество проб, отобранных на соответствующей глубине кладофорового мата

Интенсивность фотосинтеза в верхнем тонком слое плавающего мата (A1) варьирует в широком диапазоне значений (рис. 5). Возможно, это объясняется тем, что верхний слой мата имеет неровную (складчатую) поверхность (рис. 2б) и вследствие этого разные участки его поверхности неодинаково подвергаются высушиванию и действию солнечной радиации (Zohary et al., 1998; Berry, Lembi, 2000; Jiang, Qiu, 2005). В нижнем слое плавающего мата (A2) средние значения интенсивности фотосинтеза мало отличаются

от средних значений его верхнего слоя (A1), а в слое кладофоровых «шариков» (B1) μ_w заметно снижаются с глубиной. В кладофоровом мате наблюдается одномодальный профиль вертикального распределения интенсивности фотосинтеза со слабо выраженным максимумом в нижнем слое плавучего мата. Описанный тип распределения характерен для различных водных и наземных фитосистем (Тооминг, 1977; Lassen, 1992). Однако чаще всего отмечается экспоненциальное снижение μ_w с глубиной фитосистемы (Krause-Jensen et al., 1996; Празукин, 2010, 2015). Отсутствие экспоненциальной зависимости в слое кладофоровых «шариков» (B1) (рис. 5), возможно объясняется тем, что плавучий мат, как основная преграда фотосинтетически активной радиации, на момент эксперимента не был сплошным, а состоял из отдельных плавающих фрагментов, что позволяло фотосинтетически активной радиации беспрепятственно проходить в нижележащие слои мата. Поскольку имеется разница в значениях температуры воды между нижним слоем плавучего мата (A2) и слоем кладофоровых «шариков» (B1) (рис. 4б), то нельзя исключить влияния температуры на фотосинтетическую активность водорослей (Mongra et al., 2014; Singh, Singh, 2015).

Характер наблюдаемого распределения $\mu=f(Z)$ (рис. 5) связан не только с фотосинтетической деятельностью кладофоры, но и с деятельностью ее эпифитов и, в первую очередь, цианобактерий и диатомовых водорослей (Ivanova et al., 1994; Шадрин и др., 2008; Батогова и др., 2009). Эти эпифиты вносят определенный вклад в общий фотосинтез сообщества и оказывают существенное влияние на продукционную активность растения-хозяина, что широко обсуждается (Marks, Power, 2001; Hansen et al., 2014; Song et al., 2017).

Характер изменения интенсивности фотосинтеза в слое кладофоровых «шариков» (B1, рис. 5) показывает, что ниже этого слоя фотосинтез с участием кладофор практически невозможен. В слое «B2» идут преимущественно процессы разложения. В этой части мата наблюдается пониженное содержание кислорода, и даже полное его отсутствие с присутствием H_2S (Губанов, Бобко, 2012). В вертикальной структуре растительного мата (рис. 3) выделяется зона, где преимущественно идет процесс фотосинтеза (A, B1) и зона разложения (B2), вместе они в границах мата образуют цикл веществ, определяющий структурно-функциональную целостность системы. Вероятно, что взвешенное органическое вещество из зоны синтеза (A, B1) погружается в зону разложения (B2) и частично разлагается на неорганические соединения. В свою очередь, неорганические вещества углерода, азота, фосфора поступают из зоны окисления в зону синтеза, а кислород в противоположном направлении. Существенная часть фосфора регенерируется в верхней части мата с участием щелочных

экзофосфатаз, выделяемых кладофорой и ее эпибионтами (Song et al., 2017). Не все органическое вещество минерализуется, одна его часть в виде растворенных органических веществ возвращается в зону синтеза и потребляется водорослями, а другая – в виде детрита поступает на дно озера и накапливается в виде донных отложений (G, рис. 3).

Суммарная величина входного потока углерода равна $\mu_{s(\text{canopy})} = 23.33 \text{ мкгС} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$. Основная доля углерода (71%), фиксируемого в процессе фотосинтеза водорослями в слое воды 10 см, приходится на относительно тонкий (2.4 см) плавучий мат (А, $\mu_{s(A)} = 16.64 \text{ мкгС} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$), и здесь же сосредоточено 64% всей массы растений. В более глубоководных участках озера (> 15 см), в летние месяцы, основная роль в формировании массы нитчатых водорослей принадлежит растениям донного мата «В» (Празукин и др., 2008).

Таблица 1

Первичная продукция (ПП) различных группировок в гиперсоленых озерах Крыма в летние месяцы

Фитосистемы разного уровня организации	ПП, $гС \cdot м^2 \cdot сут^{-1}$
Кладофоровый мат/фитопланктон, озеро Сакское*	3.44/0.21
Плавающий мат <i>Cladophora</i> с нитчатыми цианобактериями, озеро на Бакальской косе**	18.1
Донная биопленка с <i>Microcystis</i> и <i>Oscillatoriaceae</i> , озеро на Бакальской косе**	1.29–1.36
Донная зеленая пленка с <i>Microcystis</i> , озеро на Бакальской косе **	4.03–4.22
Кладофоровый мат/фитопланктон, озеро Тобечикское***	46.99/3.18

Примечание. *Ivanova et al., 1994; **Шадрин и др., 2008; ***Балушкина и др., 2009.

Первичная продукция матов нитчатых зеленых водорослей в гиперсоленых озерах Крыма при их интенсивном развитии высока и существенно превышает продукцию фитопланктона (табл. 1), так в озере Тобечикское продукция матов превышает таковую фитопланктона в 20–40 раз (Балушкина и др., 2009). Какая часть этой первичной продукции потребляется в озере гетеротрофами, а какая захоранивается в донных отложениях? В крымских гиперсоленых водоемах, включая озеро Херсонесское, в матах нитчатых зеленых водорослей наблюдали очень высокие численности животных и инфузорий, намного превышающие таковые в планктоне (Ivanova et al., 1994; Kolesnikova et al., 2008; Павловская и др., 2009; Шадрин и др., 2016; Drapun et al., 2017; Kolesnikova et al., 2017; Shadrin et al., 2017). Зная средние размеры животных и хорошо известные зависимости массы тела от его длины, интенсивности метаболизма и скорости роста от массы тела в различных группах беспозвоночных

животных (Винберг, 1979; Ivanova et al., 1994; Балушкина и др., 2009), можно рассчитать примерный суммарный рацион, животных, обитающих в матах. В озере Тобечикское животные выедают не более 1% продукции мата (Балушкина и др., 2009), сходные цифры получены и для озера Сакское (Ivanova et al., 1994). Проведенный авторами расчет по данным для озера Херсонесского (Mukhanov et al., 2004; Kolesnikova et al., 2008; Павловская и др., 2009; Shadrin et al., 2017) показал, что лишь 0.5–5.0% продукции мата может потребляться обитающими в нем бактериями, инфузориями и животными. Под матами у дна формируются гипоксические и аноксические условия (Shadrin, Anufrieva, 2013; Shadrin et al., 2017). В таких условиях существенно понижается скорость бактериальной деструкции фитодетрита (Middelburg, Levin, 2009; Jessen et al., 2017). Это ведет к тому, что большая часть органического вещества, продуцируемого матами, не метаболизируется, а захоранивается в донных отложениях. Полученные данные подтверждают ранее выдвинутое предположение, что гиперсолёные озера являются эффективным природным механизмом поглощения CO₂ и торможения развития парникового эффекта (Shadrin et al., 2015; Празукин, 2015).

Список литературы

- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В.* 2009. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем солёных озёр Крыма // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 6. С. 504-514.
- Батогова Е. А., Герасимова О. В., Шадрин Н. В.* 2009. Кладифоровые маты как уникальные сообщества гиперсолёных озёр // Актуальные проблемы ботаники и экологии: материалы междунар. конф. мол. уч. Тернополь: учебники и пособия. С. 17-18.
- Винберг Г. Г.* 1979. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. 273 с.
- Губанов В. И., Бобко Н. И.* 2012. Гидролого-гидрохимическая характеристика солёного озера на мысе Херсонес (Севастополь, Крым) // Мор. экол. журн. Т. 11. № 4. С. 18-26.
- Игнатъева О. Г.* 2009. Состояние компонентов карбонатной системы вод Севастопольской бухты по данным экспедиционных исследований 2006-2007 гг. // Мор. экол. журн. Т. 8. № 2. С. 37-48.
- Павловская Т. М., Празукин А. В., Шадрин Н. В.* 2009. Сезонные явления в сообществе инфузорий гиперсолёного озера Херсонесское (Крым) // Мор. экол. журн. Т. 8. № 2. С. 53-63.
- Празукин А. В.* 2015. Экологическая фитосистемология. М.: Перо. 375 с.
- Празукин А.В., Бобкова А.Н., Евстигнеева И.К., Танковская И.Н., Шадрин Н.В.* 2008а. Структура и сезонная динамика фитокомпоненты биокосной

- системы морского гиперсоленого озера на мысе Херсонес (Крым) // Мор. экол. журн. Т. 7. № 1. С. 61-79.
- Празукин А.В., Евстигнеева И.К., Бобкова А.Н., Танковская И.Н., Шадрин Н.В. 2008б. Биокосные фитосистемы морского гиперсоленого озера мыса Херсонес (Крым): структура, сезонная динамика // Вісн. Запорізь. нац. ун-ту. Сер. : Біологічні науки. № 1. С. 199-207.
- Празукин А.В. 2010. Архитектоника и фотосинтетическая активность красной водоросли каллитамниона щитковидного (*Callithamnion corumbosum*) // Морской экологический журнал. Т. 9. № 3. С. 49-62.
- Тооминг Х.Г. 1977. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 200 с.
- Хайлов К.М. 1984. Два способа выражения интенсивности фотосинтеза у морских макрофитов в связи с их функциональной морфологией // Биология моря. № 6. С. 36-39.
- Шадрин Н.В., Миходюк О.С., Найданова О.Г., Волошко Л.Н., Герасименко Л.М. 2008. Донные цианобактерии гиперсоленых озер Крыма // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / под ред. Ю.Н. Токарева, З.З. Финенко, Н. В. Шадрина. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 100-112.
- Шадрин Н.В., Сергеева Н.Г., Латушкин А.А., Колесникова Е.А., Киприянова Л.М., Ануфриева Е.В., Чепыженко А.А. 2016. Трансформация залива Сиваш (Азовское море) в условиях роста солености: изменения мейобентоса и других компонент экосистемы (2013–2015 гг.) // Журнал СФУ. Биология. Т. 9. № 4. С. 452-466.
- Battin T.J., Luysaert S., Kaplan L.A., Aufdenkampe A.K., Richter A., Tranvik L.J. 2009. The boundless carbon cycle // Nat. Geosci. V. 2. № 9. P. 598-600.
- Berner T., Dubinsky Z., Wyman K., Falkowski P.G. 1989. Photoadaptation and the "package" effect in *Dunaliella teriolecta* (Chlorophyceae) // J. Phycol. V. 25. № 1. P. 70-78.
- Berry H., Lembi C.A. 2000. Effects of temperature and irradiance on the seasonal variation of a *Spirogyra* (Chlorophyta) population in a Midwestern lake (U.S.A.) // J. Phycol. V. 36. № 5. P. 841-854.
- Drapun I., Anufrieva E., Shadrin N., Zagorodnyaya Y. 2017. Ostracods in the plankton of the Sivash Bay (the Sea of Azov) during its transformation from brackish to hypersaline state // Ecologica Montenegrina. V. 14. P. 102-108.
- Eiseltova M., Pokorny J. 1994. Filamentous algae in fish ponds of the Trebon Biosphere Reserve-ecophysiological study // Plant Ecol. V. 113. № 2. P. 155-170.
- Hansen A. T., Hondzo M., Sheng J., Sadowsky M. J. 2014. Microscale measurements reveal contrasting effects of photosynthesis and epiphytes on frictional drag on the surfaces of filamentous algae // Freshwater Biol. V. 59. № 2. P. 312-324.
- Ivanova M., Balushkina E., Basova S. 1994. Structural functional reorganization of ecosystem of hyperhaline lake Saki (Crimea) at increased salinity // Russian Journal of Aquatic Ecology. V. 3. № 2. P. 111-126.

- Jessen G. L., Lichtschlag A., Ramette A., Pantoja S., Rossel P. E., Schubert C. J., Struck U., Boetius A. 2017. Hypoxia causes preservation of labile organic matter and changes seafloor microbial community composition (Black Sea) // Science Advances. V. 3. № 2. P. e1601897.
- Jiang H., Qiu B. 2005. Photosynthetic adaptation of a bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae) to prolonged UV-B exposure // J. Phycol. V. 41. № 5. P. 983-992.
- Kolesnikova E.A., Anufriieva E.V., Latushkin A.A., Shadrin N.V. 2017. *Mesochra rostrata* Gurney, 1927 (Copepoda, Harpacticoida) in Sivash Bay (Sea of Azov): Is it a new alien species or a relict of Tethys? // Russ. J. Biol. Invasions. V. 8. № 3. P. 244-250.
- Kolesnikova E.A., Mazlumyan S.A., Shadrin N.V. 2008. Seasonal dynamics of meiobenthos fauna from a salt lake of the Crimea // The Firth International Conference of Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology (EMMM). Chennai, India. P. 155-158.
- Krause-Jensen D., McGlathery K., Rysgaard S., Christensen P.B. 1996. Production within dense mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum* in relation to light and nutrient availability // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 134. P. 207-216.
- Lassen C., Ploug H., Jørgensen B. B. 1992. Microalgal photosynthesis and spectral scalar irradiance in coastal marine sediments of Limfjorden, Denmark // Limnol. Oceanogr. V. 37. № 4. P. 760-772.
- Marks J.C., Power M.E. 2001. Nutrient induced changes in the species composition of epiphytes on *Cladophora glomerata* Kütz.(Chlorophyta) // Hydrobiologia. Vol. 450, № 1. P. 187-196.
- Middelburg J.J., Levin L. A. 2009. Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // Biogeosciences. V. 6. P. 1273-1293.
- Mitsch W.J., Bernal B., Nahlik A.M., Mander Ü., Zhang L., Anderson C.J., Jørgensen S. E., Brix H. 2013. Wetlands, carbon, and climate change // Landscape Ecol. V. 28. № 4. P. 583-597.
- Mongra A.C., Agrawal H.O. 2014. Effect of light and temperature on photosynthetic oxygen evolution in *Mastigocladus laminosus* // Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci. V. 3. № 3. P. 56-65.
- Mukhanov V.S., Naidanova O.G., Shadrin N.V., Kemp R.B. 2004. The spring energy budget of the algal mat community in a Crimean hypersaline lake determined by microcalorimetry // Aquat. Ecol. V. 38. № 3. P. 375-385.
- O'Neal S.W., Lembi C.A. Effect of simazine on photosynthesis and growth of filamentous algae // Weed Sci. 1983. Vol. 31, № 6. P. 899-903.
- 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. №. 6. P. 1930-1940. DOI: 10.1007/s00343-018-7313-4
- Shadrin N.V., Anufriieva E.V. 2013. Climate change impact on the marine lakes and their Crustaceans: The case of marine hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine) // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 13. P. 603-611.

- Shadrin N.V., Anufrieva E.V., Belyakov V.P., Bazhora A.I.* 2017. Chironomidae larvae in hypersaline waters of the Crimea: diversity, distribution, abundance and production // *The European Zoological Journal*. V. 84. № 1. P. 61-72. DOI: 10.1080/11250003.2016.1273974
- Shadrin N., Zheng M., Oren A.* 2015. Past, present and future of saline lakes: research for global sustainable development // *Chin. J. Oceanol. Limnol.* V. 33. P. 1349-1353.
- Singh S.P., Singh P.* 2015. Effect of temperature and light on the growth of algae species: a review // *Renew. Sust. Energ. Rev.* V. 50. P. 431-444.
- Song C., Cao X., Zhou Y., Shadrin N.* 2017. Filamentous green algae, extracellular alkaline phosphatases and some features of the phosphorus cycle in ponds // *Marine Biological Journal*. V. 2. № 1. P. 66-78.
- Vergara J.J., Perez-Llorens J.L., Peralta G., Hernandez I., Niell F.X.* 1997. Seasonal variation of photosynthetic performance and light attenuation in *Ulva* canopies from Palmones river estuary // *J. Phycol.* V. 33. P. 773-779.
- Zohary T., Fishbein T., Kaplan B., Pollinger U.* 1998. Phytoplankton-metaphyton seasonal dynamics in a newly-created subtropical wetland lake // *Wetl. Ecol. Manag.* V. 6. № 2. P. 133-142.

PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF GREEN FILAMENTOUS ALGAE MATS IN THE HYPERSALINE LAKE CHERSONESSKOYE (CRIMEA)

A.V. Prazukin, E.V. Anufrieva, N.V. Shadrin

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS, Sevastopol

Using the radiocarbon method, the photosynthetic activity of green filamentous algae mats in the hypersaline lake Chersonesskoye (Crimea) was estimated, and the degree of their consuming by animals was calculated. The average values of the intensity of photosynthesis in three cm of the upper layer of the floating mats varied from 0.67 to 0.74 $\mu\text{gC}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$; from depth of 3 cm, the intensity of photosynthesis decreased to 0.18 $\mu\text{gC}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ at a depth of 9 cm. The total intensity of photosynthesis of both floating and bottom mats per unit of horizontal surface of the mat was 23.33 $\mu\text{gC}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, the primary production of filamentous green algae mats in the lake with their intensive development was high and significantly exceeded the production of phytoplankton. Only 0.5–5.0% of the mat production can be consumed by the animals that live in it. Under the mats, hypoxic and anoxic conditions are formed near bottom. Under such conditions, the rate of bacterial destruction of phytodetrite is significantly reduced, which leads to the fact that most of the organic matter produced by mats is not metabolized, but is buried in bottom sediments.

Keywords: *Cladophora, algae mats, hypersaline lakes, Crimea, photosynthesis, input flow of carbon, primary production.*

Об авторах:

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

АНУФРИЕВА Елена Валерьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела физиологии животных и биохимии, ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН», 299011 Севастополь, проспект Нахимова, д. 2, e-mail: lena_anufriieva@mail.ru.

ШАДРИН Николай Васильевич – кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник отдела физиологии животных и биохимии, ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН», 299011 Севастополь, проспект Нахимова, д. 2, e-mail: snickolai@yandex.ru.

Празукин А.В. Фотосинтетическая активность матов нитчатых водорослей гиперсоленого озера Херсонесское (Крым) / А.В. Празукин, Е.В. Ануфриева, Н.В. Шадрин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 2(54). С. 87-102.