

СТРУКТУРА, ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
И ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

УДК 551.521.16:582.536.15-113.2

DOI: 10.21072/eco.2024.09.4.05

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В ПОЛОГЕ
МОРСКОЙ ТРАВЫ *ZOSTERA NOLTII* HORNEMANN
(БУХТА КАЗАЧЬЯ, ЧЁРНОЕ МОРЕ) *

Фирсов Ю. К.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: yurfir@ibss-ras.ru

Аннотация: Морские травы в прибрежных экосистемах играют важную роль в создании разнообразия местообитаний, преобразовании энергии и вещества. Их заросли образуют пологи, в которых создаётся градиент освещённости. Исследования проводились 14 августа 2019 г. в мелководной части бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) в условиях безоблачного неба. В выбранной точке полога морской травы *Zostera noltii* были проведены измерения интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР). В течение всего периода исследований растения находились в вертикальном положении. Было обнаружено, что распределение биомассы *Z. noltii* по высоте полога изменяется неравномерно (биомасса увеличивается с глубиной) и это отражается в вертикальном распределении ФАР. Было отмечено, что ФАР уменьшается с глубиной полога, причём характер этого уменьшения во многом зависит от высоты солнца. **Ключевые слова:** растительный полог, морская трава, фотосинтетически активная радиация, *Zostera noltii*, Чёрное море

Введение

Многоклеточные водоросли и морские травы в прибрежных экосистемах играют важную роль в создании разнообразия местообитаний, преобразовании энергии и вещества [Austin et al., 2021; Pan, García-Giron, Iversen, 2023; Prazukin et al., 2025; Shadrin, Yakovenko, Anufriieva, 2025]. Их заросли образуют пологи, в которых создаётся градиент освещённости, что структурирует вертикальный профиль фотосинтеза [Brun et al., 2003; Zimmerman, 2003; Björk et al., 2021]. Солнечный свет необходим для существования всех фототрофных организмов, поэтому для оценки продуктивности полога должен быть известен характер вертикального распределения светового поля. Исследования вертикального градиента поступающей солнечной энергии в пологах наземных растений начались гораздо раньше, чем аналогичные исследования водных [Тооминг, 1984; Карманова, Судницына, Ильина, 1987]. Специфика водной среды и морфологические особенности водных фототрофов потребовали новых подходов к изучению структуры их пологов [Празукин, 2015; Празукин и др., 2020] и распределения солнечной радиации внутри них [Enríquez, Pantoja-Reyes, 2005; Zimmerman, 2006; Chartrand et al., 2016; Prazukin et al., 2025]. Несмотря на имеющиеся исследования, конкретных данных для разных видов всё ещё недостаточно.

Основная цель данной работы — описать и проанализировать экспериментальные данные формирования вертикального профиля распределения фотосинтетически активной радиации (ФАР) в пологе морской травы *Zostera noltii* Hornemann при различных высотах солнца.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Экосистемы экстремальных местообитаний Азово-Черноморского бассейна и других регионов: биоразнообразие, функционирование, динамика и биоресурсный потенциал» (№ гос. регистрации 124030100107-9).

Материал и методы

Исследования проводились 14 августа 2019 г. в мелководной части бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море, рис. 1а–1в) в условиях безоблачного неба. В одной выбранной точке с координатами 44°57'26" с. ш., 33°40'33" в. д. в светлое время суток проводились измерения фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii* с помощью измерителя, разработанного в Морском гидрофизическом институте РАН [Латушкин, Кудинов, 2019]. Измерения проводились в двух режимах: первый из них включал непрерывные стационарные измерения интенсивности ФАР (IPAR, мкЭ/м²/с) на нижней границе полога в светлое время суток (с 8:15 до 18:35), второй заключался в вертикальном зондировании ФАР с высоким разрешением по глубине (0,01 м) от поверхности до дна при различных высотах солнца. Всего было выполнено двенадцать зондирований (по четыре зондирования в 8:15, 11:45 и 18:37, параллельно со стационарными измерениями).

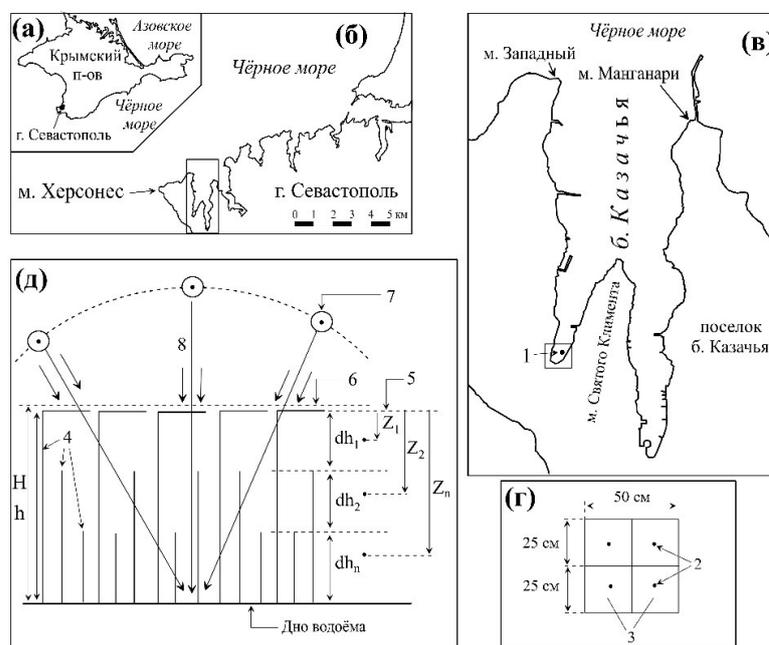


Рис. 1. Бухта Казачья (Севастополь, Чёрное море) в разных масштабах (а–в). Схематический рисунок полога *Z. Noltii* (г). Схема взаимного расположения учётных площадок (д). 1 — место проведения исследований; 2 — положение точки измерения интенсивности фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii*; 3 — контрольная площадка размером 0,0625 м²; 4 — стебли и листья *Z. noltii*; 5 — верхняя граница полога *Z. noltii*; 6 — граница раздела воды и воздуха; 7 — различные высоты солнца; 8 — поток солнечной радиации; Н — глубина; h — высота полога; горизонтальный слой полога с шагом dh = 5 см; Z — расстояние от верхней границы полога

После проведения измерений ФАР в этой же части полога все особи *Z. noltii* полностью удалялись с контрольного участка размером 0,0625 м². Каждое растение разрезалось на горизонтальные фрагменты, расположенные на расстоянии 5 см друг от друга. Полученные фрагменты помещались вместе, высушивались при температуре 105 °С до постоянного веса, их сухой вес ($W_{dry}(z)$) определялся с точностью до 0,01 г. Значение сухого веса на единицу нижней поверхности было рассчитано ($W_{dry}(z)/S_0$) для каждого горизонтального слоя полога (рис. 1д): $mdry(z) = W_{dry}(z)/S_0$, г (сухая масса)/м², (где $W_{dry}(z)$ — сухая масса растительных фрагментов в горизонтальном слое полога шириной 5 см на соответствующей глубине Z, S_0 — площадь поверхности контрольного участка).

Результаты

С увеличением глубины распространение ФАР существенно зависело от высоты солнца (рис. 2). Результаты измерений показывают большое влияние эффекта Френеля на значения ФАР. Было обнаружено, что при углах солнца $< 49^\circ$ интенсивность ФАР в нижней части полога демонстрирует слабую изменчивость (значения интенсивности ФАР не превышали $100 \text{ мкЭ/м}^2/\text{с}$ до полудня и $200 \text{ мкЭ/м}^2/\text{с}$ после полудня). При высотах солнца $\sim 50^\circ$ и более интенсивность ФАР резко возрастала, особенно до полудня. При больших углах высоты солнца наблюдались высокие колебания значений ФАР, связанные с временными изменениями положения растений в пологе, а также из-за пятен солнечного света, создаваемых взволнованной поверхностью воды. Особо следует отметить определённое несоответствие в распределении ФАР до и после полудня: более резкое увеличение до полудня и более плавное уменьшение после полудня.

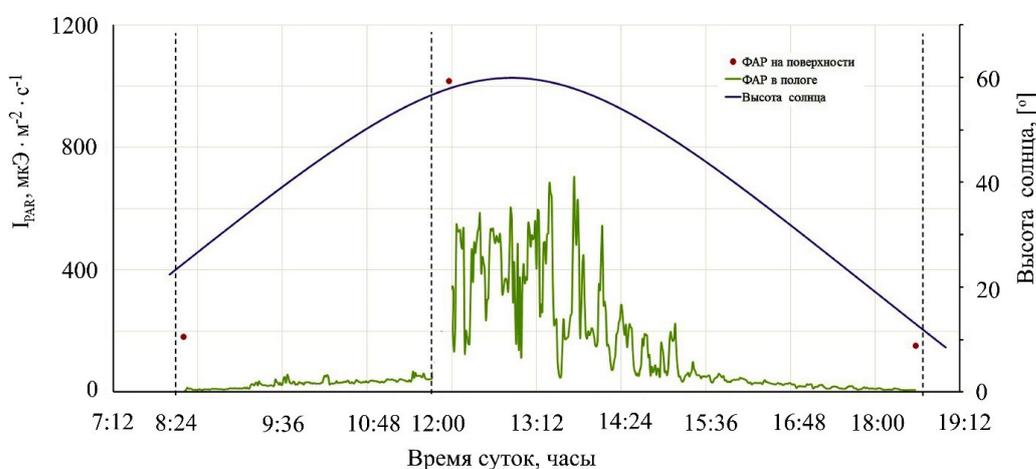


Рис. 2. Дневная изменчивость интенсивности фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii* и на поверхности воды

Распределение биомассы *Z. noltii* по высоте полога меняется неравномерно, биомасса увеличивается с глубиной (рис. 3), что можно описать уравнением ($R^2 = 0,95$):

$$m_{dry}(z) = 0,0001Z^{3,881}, \quad (1)$$

где $m_{dry}(z)$ — величина биомассы *Z. noltii* на определённой глубине, г (сухая масса)/ м^2 ;
 Z — глубина, см.

Это отражается в вертикальном распределении ФАР (рис. 4). Было отмечено, что интенсивность ФАР уменьшается с глубиной полога, причём характер этого уменьшения во многом зависит от высоты солнца. Во всех наблюдаемых случаях интенсивность ФАР незначительно изменялась в верхнем 5–10-сантиметровом слое полога, при этом экранирующий эффект растений полога здесь фактически отсутствовал. Ниже указанного слоя этот эффект проявляется отчётливо, особенно утром и вечером. Уменьшение интенсивности ФАР нелинейно и может быть описано соответствующими уравнениями (рис. 4) в каждом случае. В 8:15 ($s = 21,95$; $R^2 = 0,99$):

$$IPAR = 806,33 - 51,67Z + 0,825Z^2, \quad (2)$$

в 11:45 ($s = 53,14$; $R^2 = 0,99$):

$$IPAR = 1961,27 - 112,12Z + 1,626Z^2, \quad (3)$$

в 18:37 ($s = 6,67$; $R^2 = 0,99$):

$$IPAR = 21,49 - 0,77Z + 5659,08Z^2, \quad (4)$$

где $IPAR$ — интенсивность ФАР, $\text{мкЭ}/\text{м}^2/\text{с}$;

Z — глубина, см.

В полдень интенсивность ФАР также нелинейно уменьшалась в водной толще за пределами полога на глубине 35 см, что можно описать уравнением ($s = 18,75$; $R^2 = 0,76$):

$$IPAR = 1005,57 + 0,45Z - 0,12Z^2, \quad (5)$$

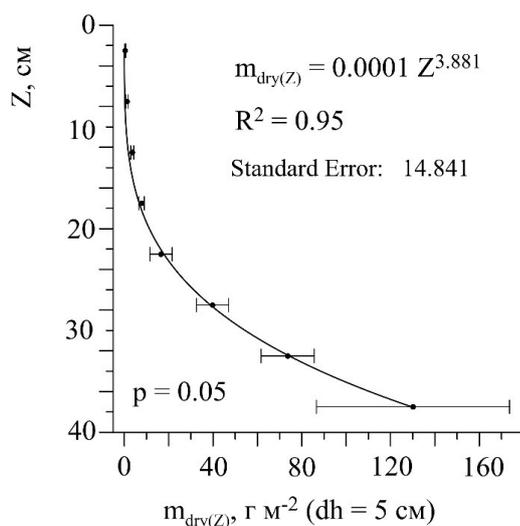


Рис. 3. Вертикальное распределение фитомассы $m_{dry}(z)/S_0$ в пологе *Z. noltii*

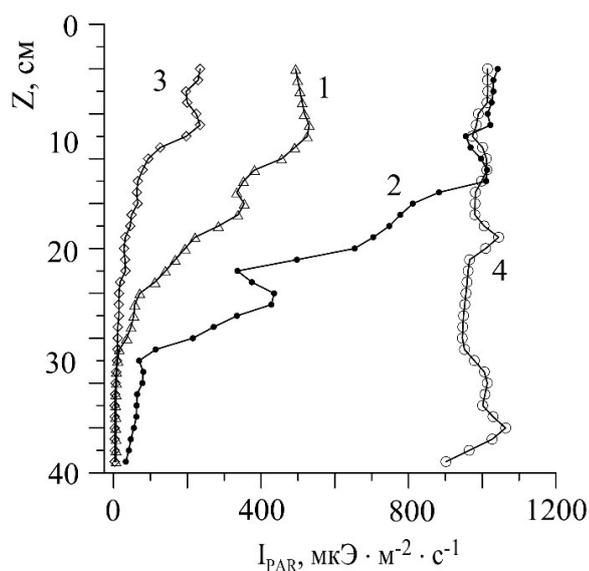


Рис. 4. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii* (1–3) и за его пределами (4) в разное время суток; 1 — в 8:15; 2 и 4 — в 11:45; 3 — в 18:37

Обсуждение

Вертикальное распределение фитомассы в пологах. Донные пологи морских трав представляют собой сложные пространственные структуры, которые вертикально дифференцированы в соответствии с различными характеристиками. Расположение стеблей и листьев *Zostera* во многом зависит от состояния воды [Zimmerman, 2006]. При отсутствии направленного потока воды стебли и листья *Z. noltii* будут занимать преимущественно вертикальное положение, а их биомасса будет распределена неравномерно по всему пологу (рис. 3). Основная часть их биомассы наблюдается в нижней части полога. Похожая картина распределения также обнаружена в пологах других видов морских трав [Zieman, Iverson, Ogden, 1984; Williams, 1987] и некоторых многоклеточных водорослей [Празукин, Фирсов, 2016]. С другой стороны, есть морские травы, которые могут демонстрировать противоположный тип распределения, где основная часть их биомассы сосредоточена в верхнем слое полога, но быстро уменьшается с глубиной [Carruthers, Walker, 1997]. Это также типично для пологов, образованных многими наземными растениями [Празукин, 2015] и многоклеточными водорослями, например зелёными нитчатыми *Cladophora*, которые образуют плавающие маты в верхних частях своих пологов [Празукин, Ануфриева, Шадрин, 2019; Prazukin, Anufriieva, Shadrin, 2018; Prazukin et al., 2025]. Архитектоника любого естественно развитого полога демонстрирует оптимальную организацию с точки зрения количества поступающей солнечной энергии. С другой стороны, распределение солнечной энергии и любых других факторов окружающей среды в значительной степени определяется существующей структурой растительного полога вдоль его профиля.

Вертикальное распределение ФАР в пологе. Как правило, морские травы произрастают в условиях высокой освещённости [Orth et al., 2006]. Тем не менее их можно найти на глубинах, получающих в среднем около 11 % солнечного света, поступающего на поверхность водоёма [Duarte, 1991]. Обычно морские травы, такие как *Zostera*, редко распространяются на глубины более 2 м [Duarte, 1991; Duarte et al., 2007]. Между тем в чистых районах Средиземноморья некоторые виды морских трав встречаются даже на глубинах, превышающих 40 м [Duarte, 1991].

На рассматриваемом участке высота полога *Z. noltii* совпадала с глубиной обитания водорослей. Это означает, что солнечная энергия может достигать нижней границы полога напрямую, без каких-либо внешних препятствий. При этом существует большая разница между количеством солнечной радиации, поступающим на поверхность воды и меняющимся в течение дня, и количеством солнечного света, фактически доступным для роста растений, этот факт надо учитывать. Часть поступающего солнечного света остаётся недоступной для растений, поскольку отражается от поверхности воды. При углах высоты солнца более 30° отражательная способность составляет менее 7 %, тогда как при углах менее 10° падающий свет может быть полностью отражён и, таким образом, остаётся недоступным для фотосинтеза. Эффекты ветра и волн увеличивают количество преломлённого солнечного света на низких высотах солнца [Празукин, Ануфриева, Шадрин, 2019; Shadrin et al., 2024].

В рассматриваемых условиях (рис. 4) количество солнечной радиации, поступающей в полог на разных высотах солнца, варьировалось в диапазоне от 234 до 1042 мкЭ/м²/с. Кроме того, эти условия различались как по характеру вертикального распределения ФАР, так и по значению светопропускания, выраженному в процентах от количества падающего света. В пологе *Z. noltii* на глубине 20 см светопропускание составляло 35,5 % в полдень, 18,1 % в 8:00 и 8,3 % в 18:37 (рис. 4). Наибольший эффект затенения наблюдался утром и вечером, и в это время наблюдается значительное влияние эффекта Френеля. Было обнаружено, что эффект самозатенения зависит от уровня поступающей солнечной радиации, структуры полога и положения листьев в пространстве, меняющегося с движением воды [Латушкин, Кудинов, 2019; Carruthers, Walker, 1997;

Zimmerman, 2006]. Гидродинамические и ветровые условия влияют на геометрическую структуру полога (что изменяет его экранирующие свойства) и, соответственно, на вертикальное распределение интенсивности ФАР. В частности, короткопериодные колебания ФАР, связанные с этим, показаны ранее в заливе Сиваш [Shadrin et al., 2024].

Что касается морских трав, таких как *Amphibolis griffithii* и *Thalassia testudinum*, которые отличаются от *Z. noltii* морфологически и по способу строить свои структуры полога, было обнаружено, что значения светопропускания остаются примерно в том же диапазоне, что и наблюдаемые в пологе *Z. noltii* (15–43 %) [Zieman, Iverson, Ogden, 1984; Williams, 1987; Carruthers, Walker, 1997].

Экологическая приспособленность *Z. noltii*, возможно, во многом обусловлена её морфологической структурой и некоторыми особенностями роста. Было замечено, что плотность биомассы *Z. noltii* уменьшается к верхней границе полога, её стебли и листья, тонкие и удлинённые, имеют преимущественно вертикальное расположение — всё это в совокупности снижает эффекты самозатенения и облегчает проникновение ФАР глубоко в полог. Другие виды морских трав могут иметь свои морфологические особенности. Например, *Amphibolis griffithii* имеет апикальную меристему, где большая часть растительной массы сосредоточена в верхней части стебля. Следовательно, большая растительная масса находится в верхней половине полога, где можно наблюдать выраженный вертикальный градиент ФАР [Carruthers, Walker, 1997].

Заключение

Полученные результаты и их анализ показывают влияние многих факторов на вертикальное распределение ФАР в зарослях морских трав. Всю сложность взаимосвязей в виде целостной картины представить в настоящее время невозможно, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении.

Список литературы

1. Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. Пространственная структура сложных сосняков. – Москва : Наука, 1987. – 200 с.
2. Латушкин А. А., Кудинов О. Б. Автономный зондирующий измеритель фотосинтетически активной радиации // Комплексные исследования Мирового океана : материалы IV Всерос. науч. конф. молодых ученых, Севастополь, 22–26 апр. 2019 г. / Мор. гидрофиз. ин-т РАН. – Севастополь : МГИ РАН, 2019. – С. 364–365.
3. Празукин А. В. Экологическая фитосистемология. – Москва : Перо, 2015. – 375 с.
4. Празукин А. В., Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Фотосинтетическая активность матов нитчатых водорослей гиперсолёного озера Херсонесское (Крым) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2019. – № 2. – С. 87–102. – <https://doi.org/10.26456/vtbio74>
5. Празукин А. В., Фирсов Ю. К. Архитектоника растительных пологов цистозировых фитоценозов, Чёрное море // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2016. – № 1. – С. 105–118.
6. Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Латушкин А. А., Чепыженко А. А. Температурная стратификация и распределение фотосинтетически активной радиации в пологе *Zostera noltii* Hornemann в условиях мелководья при разной высоте солнца над горизонтом (Чёрное море) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2020. – № 1. – С. 160–178 – <https://doi.org/10.26456/vtbio138>

7. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1984. – 264 с.
8. Austin Å. N., Hansen J. P., Donadi S., Bergström U., Eriksson B. K., Sundblad G., Eklöf J. S. Synergistic effects of rooted aquatic vegetation and drift wrack on ecosystem multifunctionality // *Ecosystems*. – 2021. – Vol. 24. – P. 1670–1686. – <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00609-9>
9. Björk M., Asplund M. E., Deyanova D., Gullström M. The amount of light reaching the leaves in seagrass (*Zostera marina*) meadows // *PLoS ONE*. – 2021. – Vol. 16, iss. 9. – Art. e0257586. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257586>.
10. Brun F. G., Hernández I., Vergara J. J., Pérez-Lloréns J. L. Growth, carbon allocation and proteolytic activity in the seagrass *Zostera noltii* shaded by *Ulva* canopies // *Functional Plant Biology*. – 2003. – Vol. 30, nr 5. – P. 551–560. – <https://doi.org/10.1071/FP03010>
11. Carruthers T. J. B., Walker D. I. Light climate and energy flow in the seagrass canopy of *Amphibolis griffithii* (JM Black) den Hartog // *Oecologia*. – 1997. – Vol. 109, iss. 3. – P. 335–341. – <https://doi.org/10.1007/s004420050091>
12. Chartrand K. M., Bryant C. V., Carter A. B., Ralph P. J., Rasheed M. A. Light thresholds to prevent dredging impacts on the Great Barrier Reef seagrass, *Zostera muelleri* ssp. *capricorni* // *Frontiers in Marine Science*. – 2016. – Vol. 3. – P. 106. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00106>
13. Duarte C. M. Seagrass depth limits // *Aquatic Botany*. – 1991. – Vol. 40. – P. 363–377. – [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90081-F](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90081-F)
14. Duarte C. M., Marbà N., Krause-Jensen D., Sánchez-Camacho M. Testing the predictive power of seagrass depth limit models // *Estuaries and Coasts*. – 2007. – Vol. 30. – P. 652–656. – <https://doi.org/10.1007/BF02841962>
15. Enríquez S., Pantoja-Reyes N. I. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf selfshading in the seagrass *Thalassia testudinum* // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 145, iss. 2. – P. 234–242. – <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0111-7>
16. Orth R. J., Carruthers T. J., Dennison W. C., Duarte C. M., Fourqurean J. W., Heck K. L., Short F. T. A global crisis for seagrass ecosystems // *Bioscience*. – 2006. – Vol. 56, iss. 12. – P. 987–996. – [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:AGCFSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2)
17. Pan Y., García-Giron J., Iversen L. L. Global change and plantecosystem functioning in freshwaters // *Trends in Plant Science*. – 2023. – Vol. 28. – P. 646–660. – <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.12.013>
18. Prazukin A. V., Anufrieva E. V., Shadrin N. V. *Cladophora* mats in a Crimean hypersaline lake: structure, dynamics, and inhabiting animals // *Journal of Oceanology and Limnology*. – 2018. – Vol. 36, iss. 6. – P. 1930–1940. – <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7313-4>
19. Prazukin A., Shadrin N., Latushkin A., Anufrieva E. Mats of green filamentous alga *Cladophora* in the hypersaline Bay Sivash: distribution, structure, environment-forming role and resource potential // *Regional Studies in Marine Science*. – 2025. – Vol. 82. – Art. 104031. – <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104031>.
20. Shadrin N., Latushkin A., Yakovenko V., Prazukin A., Anufrieva E. Daily and other short-term changes in the ecosystem components of the world's largest hypersaline lagoon Bay Sivash (Crimea) // *Regional Studies in Marine Science*. – 2024. – Vol. 77. – Art. 103643. – <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2024.103643>.
21. Shadrin N., Yakovenko V., Anufrieva E. The seagrass *Ruppia* and its influence on the structure and multiscale dynamics of zooplankton in a hypersaline lake // *Marine and Freshwater Research*. – 2025. – Vol. 76. – Art. MF24185. – <https://www.publish.csiro.au/MF/justaccepted/MF24185>.
22. Williams S. L. Competition between the seagrass *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon // *Marine Ecology Progress Series*. – 1987. – Vol. 35. – P. 91–98.

23. Zieman J. C., Iverson R. L., Ogden J. C. Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content // Marine Ecology Progress Series. – 1984. – Vol. 15. – P. 151–158. – <https://doi.org/10.3354/meps015151>
24. Zimmerman R. C. A biooptical model of irradiance distribution and photosynthesis in seagrass canopies // Limnology and Oceanography. – 2003. – Vol. 48, iss. 1, pt. 2. – P. 568–585. – https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1_part_2.0568
25. Zimmerman R. C. Light and photosynthesis in seagrass meadows // Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation / A. W. D. Larkum [et al.]. – Dordrecht : Springer, 2006. – P. 303–321. – https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_13

VERTICAL DISTRIBUTION OF SOLAR RADIATION IN THE CANOPY OF SEAGRASS *ZOSTERA NOLTII* HORNEMANN (KAZACHYA BAY, BLACK SEA)

Firsov Yu. K.

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: yurfir@ibss-ras.ru

Abstract: Seagrasses in coastal ecosystems play an important role in creating habitat diversity and transforming energy and matter. Their thickets form canopies in which a light gradient is created. The studies were conducted on August 14, 2019, in the shallow part of Kazachya Bay (Sevastopol, Black Sea) under cloudless sky conditions. At a selected point in the canopy of the *Zostera noltii* seagrass, measurements of the intensity of photosynthetically active radiation (PAR) were taken. During the entire study period, the plants were in a vertical state. It was found that the distribution of *Z. noltii* biomass by canopy height changed unevenly, increasing with depth, and this is reflected in the vertical distribution of PAR. It was noted that PAR decreases with canopy depth, and the nature of this decrease largely depends on the height of the sun.

Keywords: plant canopy, seagrass, photosynthetically active radiation, *Zostera noltii*

Сведения об авторе

| | |
|----------------|--|
| Фирсов | кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт |
| Юрий | биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севасто- |
| Константинович | поль, 299011, Российская Федерация, e-mail: yurfir@ibss-ras.ru |

Поступила в редакцию 25.01.2025 г.
Принята к публикации 05.02.2025 г.