

## Сравнительный анализ скоростей ассимиляции азота и фосфора макроводорослями и морскими травами по данным имитационного моделирования

Е. Ф. Васечкина\*, И. П. Науменко, Т. А. Филиппова

*Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия*

*\*e-mail: vasechkina.elena@gmail.com*

### Аннотация

Рассматриваются ассимиляция и выделение соединений азота и фосфора морскими макроводорослями и травами в процессе синтеза первичной продукции в прибрежной эвфотической зоне. Имитационная модель донного фитоценоза смешанного типа использована для воспроизведения процессов функционирования водных растений в условиях конкуренции за ресурсы между ними и с фитопланктоном. Объектно-ориентированная концепция модели позволяет воспроизвести в расчетной области произвольное пространственное распределение видов растений. Динамика биомассы растений рассчитывается с использованием индивидуум-ориентированного подхода. Скорости протекания физиологических процессов зависят от температуры, освещенности, концентрации биогенных элементов в воде и грунте, а также уровня накопления этих элементов в тканях растения. Эмпирические коэффициенты модели базируются на опубликованных данных лабораторных экспериментов. Получены количественные оценки эффективности накопления биогенных элементов в тканях различных групп растений. Показано, что наибольшим потенциалом биоремедиации обладают бурые и красные макроводоросли, имеющие более грубое строение талломов, а также морские травы. Для прибрежной зоны Крыма это виды цистозиры, филлофоры и морская трава zostера. Донные фитоценозы, в которых эти виды доминируют, поддерживают здоровье морских экосистем прибрежной зоны в условиях повышенной антропогенной нагрузки.

**Ключевые слова:** донный фитоценоз, фитоценоз, биоремедиация, объектно-ориентированное моделирование, первичная продукция

**Благодарности:** работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ФИЦ МГИ по теме № 0555-2021-0005 «Комплексные междисциплинарные исследования океанологических процессов, определяющих функционирование и эволюцию экосистем прибрежных зон Черного и Азовского морей».

**Для цитирования:** Васечкина Е. Ф., Науменко И. П., Филиппова Т. А. Сравнительный анализ скоростей ассимиляции азота и фосфора макроводорослями и морскими травами по данным имитационного моделирования // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2022. № 3. С. 71–92. doi:10.22449/2413-5577-2022-3-71-92

©Васечкина Е. Ф., Науменко И. П., Филиппова Т. А., 2022



Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0)

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License

# Comparative Analysis of Nitrogen and Phosphorus Assimilation Rates by Macroalgae and Seagrasses according to Simulation Data

E. F. Vasechkina\*, I. P. Naumenko, T. A. Filippova

*Marine Hydrophysical Institute of RAS, Sevastopol, Russia*

*\*e-mail: vasechkina.elena@gmail.com*

## Abstract

The paper considers assimilation and release of nitrogen and phosphorus compounds by sea macroalgae and grasses during primary production synthesis in a coastal euphotic zone. To reproduce the processes of aquatic plant functioning under competition for resources among themselves and phytoplankton, a mixed type benthic phytocenosis simulation model was used. The object-oriented concept of the model allows reproducing random spatial distribution of plant species in the computational domain. Plant biomass dynamics is calculated using an individual-based approach. The rates of physiological processes depend on temperature, light, nutrient concentrations in water and soil as well as the content of these elements in plant tissues. The empirical coefficients of the model are based on published data from laboratory experiments. Quantitative estimates of the efficiency of nutrient accumulation in the tissues of various plant groups were obtained. It is shown that brown and red macroalgae having coarser thallus structure as well as seagrasses have the highest bioremediation potential. For the coastal zone of Crimea these are species of *Cystoseira*, *Phyllophora* and seagrass *Zostera*. Benthic phytocenoses, where these species predominate, support the health of coastal marine ecosystems under increased anthropogenic pressure.

**Keywords:** benthic phytocenosis, phytocenosis, bioremediation, object-oriented modeling, primary production

**Acknowledgements:** the work was performed under state assignment of FSBSI FRC MHI on topic no. 0555-2021-0005 “Complex interdisciplinary research of oceanologic processes, which determine functioning and evolution of the Black and Azov Sea coastal ecosystems”.

**For citation:** Vasechkina, E.F., Naumenko, I.P. and Filippova, T.A., 2022. Comparative Analysis of Nitrogen and Phosphorus Assimilation Rates by Macroalgae and Seagrasses according to Simulation Data. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (3), pp. 71–92. doi:10.22449/2413-5577-2022-3-71-92

## Введение

Макрофитобентос оказывает определяющее влияние на биохимическое состояние прибрежных вод. Донные макроводоросли и морские травы конкурируют с фитопланктоном за неорганические ресурсы, являясь существенно лучшим, по сравнению с ним, резервуаром для накопления углерода и других биогенных элементов [1]. Фитобентос, в отличие от фитопланктона, характеризуется высокими показателями биомассы и временем оборота вещества порядка года, сравнимым с наземными фотосинтезирующими системами. Для фитопланктона время оборота имеет порядок недели. Таким образом, эстуарии, заливы, мелководные прибрежные области морей играют важную роль в процессах глобального круговорота углерода.

По оценкам авторов работы [2], в 1990-е гг. чистая первичная продукция макроводорослей и морских трав, произрастающих в мелководной эвфотической зоне, составляла примерно  $3 \cdot 10^9$  т·год<sup>-1</sup>, не менее 10 % всей первичной продукции, производимой в Мировом океане. Площадь рассматриваемой прибрежной зоны, соответствующей ширине полосы произрастания водорослей до глубин 50 м, оценивалась в 1.9 % от площади Мирового океана [2]. По отношению к ежегодным объемам выбросов углерода в атмосферу в результате сгорания топлива (в 1990 г.  $\sim 5.4 \cdot 10^9$  тС·год<sup>-1</sup>)<sup>1)</sup> первичная продукция макроводорослей и морских трав составляла 55 %. В удельном выражении первичная продукция макрофитобентоса в прибрежной зоне превышала продукцию фитопланктона на порядок, варьируя в пределах  $500\text{--}2000$  гС·м<sup>-2</sup>·год<sup>-1</sup> против  $50\text{--}300$  гС·м<sup>-2</sup>·год<sup>-1</sup>.

Как известно, в последние десятилетия прибрежные области морей испытывают беспрецедентное антропогенное воздействие, результатом которого часто является их эвтрофикация с развитием негативных явлений, одним из которых является деградация донных фитоценозов. Основные причины: снижение прозрачности воды, вследствие чего уменьшается ширина полосы донной растительности, и выбросы сточных вод с повышенным содержанием биогенных элементов, приводящие к структурным изменениям фитоценоза. Деградация и сокращение областей, занятых донной растительностью, – крайне негативное явление, поскольку именно донные растения препятствуют развитию гипоксии и заморозов на мелководье в периоды летней стагнации. Ряд исследований фиксирует эти негативные явления в разных районах Мирового океана и Черного моря в частности [3, 4].

По современным оценкам [5, 6], средняя чистая первичная продукция макроводорослей заметно уменьшилась и варьируется в пределах  $91\text{--}738$  гС·м<sup>-2</sup>·год<sup>-1</sup>. Ширина полосы роста макроводорослей и морских трав сократилась в результате поднятия нижней границы распространения донной растительности. Для грубой оценки ее можно принять не более чем за 1 % ширины шельфа Мирового океана, что соответствует толщине зоны фотосинтеза у берегов (25–30 м). Соответственно, чистую первичную продукцию макроводорослей и морских трав можно оценить в  $1.5 \cdot 10^9$  тС·год<sup>-1</sup>, что составляет 18 % от общего объема выбросов углерода в атмосферу в 2020 г. (против 55 % в 1990 г.).

В Черном море в последние десятилетия фиксируется заметное уменьшение зоны фотосинтеза. Нижняя граница распространения макроводорослей на северокавказском и крымском побережьях проходит на глубине 10–15 м, в редких случаях до 20 м. По оценкам авторов работы<sup>2)</sup>, в течение последних 30 лет на побережье Северного Кавказа биомасса макрофитов снизилась почти в десять раз.

---

<sup>1)</sup> URL: <https://yearbook.enerdata.ru/co2/emissions-co2-data-from-fuel-combustion.html> (дата обращения: 03.09.2022).

<sup>2)</sup> State of the Environment of the Black Sea (2001-2006/7) / Edited by T. Oguz. Istanbul, Turkey : BSC, 448 p. (Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution ; 2008-3). URL: [http://blacksea-commission.org/Downloads/SOE27032009-1\\_compressed.pdf](http://blacksea-commission.org/Downloads/SOE27032009-1_compressed.pdf) (date of access: 04.09.2022).

Ширина пояса произрастания цистозеры сократилась с 1.5 км до 300–500 м. Существенным образом изменилась структура донных фитоценозов. Биомасса цистозеры и филлофоры (доминант соответствующих донных фитоценозов) заметно сократилась, при этом возросла биомасса сопутствующих водорослей и эпифитов, среди которых превалируют зеленые водоросли. Такие изменения характерны для ситуации чрезмерной антропогенной нагрузки, при которой идет замещение аборигенной растительности ассоциациями малопродуктивных видов, представителей родов ульва, кладофора, полисифония и других, а также упрощение пространственной и иерархической структуры сообщества [7]. Регулярное цветение морской воды, вызванное массовым развитием зеленых водорослей, на пляжах Анапы является естественным следствием подобных изменений [8].

В [9] показано, что в настоящее время в прибрежной зоне Черного моря увеличивается разнообразие зеленых водорослей. При этом характерно, что «мезосапробные сообщества макроводорослей вытесняют олигосапробные и становятся доминирующими практически на всем протяжении российского побережья, в том числе на открытых участках» [9, с. 29].

Восстановление разрушенных донных фитоценозов – сложная, требующая длительного времени и значительных финансовых затрат задача. Известные способы такой реконструкции:

- использование аквакультуры макроводорослей и моллюсков для сокращения концентрации биогенных элементов в воде, снижения концентрации взвешенного органического вещества и, соответственно, повышения прозрачности воды [10, 11];

- создание искусственных рифов, заселенных моллюсками-фильтраторами и макроводорослями для улучшения качества воды в придонном слое [12–14];

- реконструкция полей морских трав путем имплантации достаточно крупных участков донной растительности с их последующим укоренением (анализ современных методов такой реконструкции см. в работе <sup>3)</sup>).

В связи с этим актуальными являются модельные исследования динамики процессов, происходящих в донных фитоценозах, изучение отклика сообщества макроводорослей и морских трав на резкие изменения условий окружающей среды и выяснение специфических реакций различных составляющих фитоценозов на эти изменения. В практическом смысле полезна оценка потенциальной эффективности использования различных макроводорослей в целях биологической очистки прибрежной акватории при избыточном поступлении биогенных элементов со сточными водами.

В [15] с использованием двухслойной модели экосистемы полузамкнутого водоема анализировалась динамика концентрации растворенного кислорода в верхнем перемешанном и придонном слоях как реакция на выброс сточных вод с большой концентрацией биогенных соединений; оценивался вклад отдельных родов микро- и макроводорослей в процесс самоочищения водоема.

---

<sup>3)</sup> Clark D., Berthelsen A. Review of the potential for low impact seagrass restoration in Aotearoa New Zealand. Nelson, New Zealand, 2021. 55 p. (Cawthron Report ; No. 3697). URL: <https://envirolink.govt.nz/assets/2146-NLCC119-Review-of-the-potential-for-low-impact-seagrass-restoration-in-Aotearoa-New-Zealand.pdf> (дата обращения: 04.09.2022).

Настоящая работа является продолжением и развитием данного исследования, в ней мы рассмотрим процессы самоочищения водоема, анализируя скорости накопления соединений азота и фосфора в тканях растений. В работе используется расширенный вариант модели, в который включена процедура для расчета динамики биомассы морских трав. Рассматривается полузамкнутый водоем, дно которого сложено каменисто-песчаными грунтами. Для каменистого грунта мы будем рассматривать фитоценоз цистозиры, как основной составляющей по биомассе, для песчаных грунтов – фитоценоз морской травы зостеры.

### Материалы и методы

Объектно-ориентированная модель экосистемы полузамкнутого водоема, включающая в себя фитопланктон и фитобентос, подробно описана в работах [15, 16], поэтому мы не будем здесь подробно останавливаться на этой модели. Дополнением к ней является блок, описывающий динамику биомассы морских трав. В прибрежной зоне Крыма участки с каменистым и песчаным дном перемежаются, поэтому полная экологическая модель должна включать в себя блоки как для одного, так и для другого вида донного фитоценоза. Объектно-ориентированный подход к построению модели позволяет использовать разные блоки в разных участках расчетной области и гибко переключать модель с одного режима на другой. Для этого необходимо лишь располагать данными о характере фитоценоза на конкретном участке дна, которые должны задаваться в модели в качестве управляющих переменных. Для мелководных участков побережья возможно дистанционное определение вида базифита на конкретном участке дна и приблизительное определение характерного для данного базифита состава сопутствующих водорослей и эпифитов. Картографирование донной растительности бухты Круглой выполнено, например, в работе [17]. Используя эти данные, можно задать пространственное распределение модельных объектов, соответствующих основным видам, произрастающим на каждом конкретном участке дна.

Основные различия между двумя видами донных фитоценозов заключаются в том, что на песчаном дне растут морские травы, тогда как для каменистого дна характерен фитоценоз макроводорослей. Сопутствующими видами морских трав могут быть морские водоросли, поэтому модель должна быть достаточно гибкой, чтобы отражать особенности наблюдаемого биоразнообразия растительности в прибрежной зоне. Такая гибкость обеспечивается в модели заданием поля донной растительности в виде множества объектов, имеющих разные характеристики и описывающих рост разных видов водорослей и морских трав. В качестве примера приведем состав донной растительности бухты Круглой, согласно [17], где зафиксированы следующие растительные комплексы:

- виды цистозиры (*Cystoseira crinita* и *C. barbata*) на глыбово-валунном субстрате и выходах коренных пород;
- филлофора курчавая (*Phyllophora crispata*) на гравийно-песчаных отложениях с битой ракушей;
- сообщество морских трав: взморник Нольта, рдест гребенчатый и виды руппии (*Zostera noltei*, *Stuckenia pectinata*, *Ruppia spp.*) на илисто-песчаных отложениях;

– сообщество морских трав и зеленых водорослей, представленных преимущественно видами кладофор (*Cladophora spp.*) на илистых осадках.

Для разработчика модели основные различия между водорослями и травами заключаются в том, что травы имеют корни, через которые происходит дополнительное снабжение их тканей питательными веществами, в отличие от водорослей, которые извлекают необходимые нутриенты непосредственно из морской воды. Это влечет за собой необходимость математического описания этого дополнительного потока с соответствующими характеристиками скорости потребления и ее зависимости от внутреннего состояния тканей и концентрации биогенных элементов в грунте. Соответственно, требуется введение в ранее разработанную объектно-ориентированную модель двух новых классов – «Морские травы» и «Вид морских трав». На рис. 1 показана блок-схема биологического блока модели экосистемы, включающей в себя классы как макроводорослей, так и морских трав.

Компоненты донного фитоценоза конкурируют за свет и минеральные ресурсы. Азот и фосфор циркулируют в системе, проходя круговорот от неорганических форм через растительные ткани (фитопланктон, макроводоросли, травы), взвешенное (*POM*) и растворенное (*DOM*) органическое вещество и вновь возвращаясь в неорганическую форму. Гидродинамические факторы

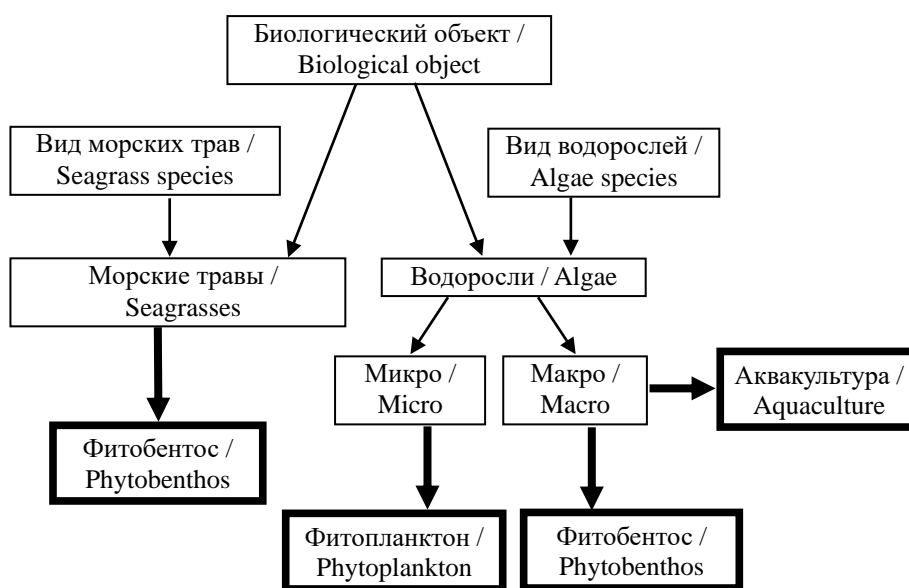
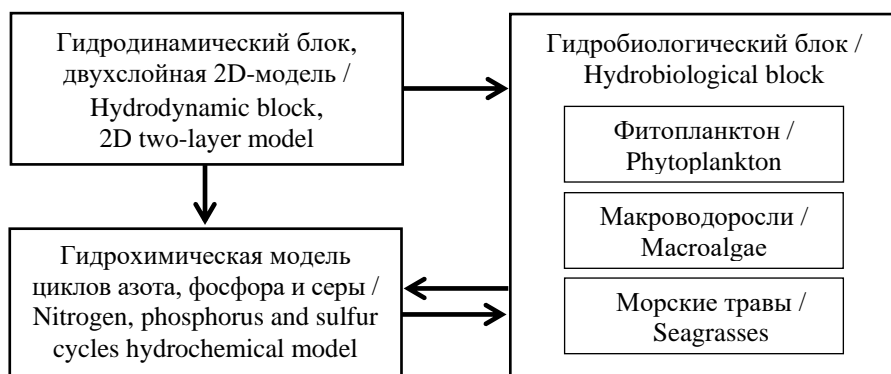


Рис. 1. Схема классов и связей между ними в биологическом блоке объектно-ориентированной имитационной модели для описания динамики смешанного фитоценоза макроводорослей и морских трав

Fig. 1. Diagram of classes and relationships between them in the biological block of the object-oriented simulation model for describing of a mixed macroalgae and seagrasses phytocenosis dynamics



Р и с . 2 . Блок-схема объектно-ориентированной модели донного фитоценоза смешанного типа

Fi g . 2 . Block diagram of the object-oriented model of a mixed-type benthic phytocenosis

также оказывают существенное влияние на скорость циркуляции вещества в системе. Для учета всех этих процессов биологическая модель сопрягается с гидрохимическим и гидродинамическим блоками, как показано на рис. 2.

Дополнительные параметры в классе «Вид морских трав» – это коэффициенты в формулах Михаэлиса – Ментен для вычисления скорости изъятия неорганических форм азота и фосфора из грунта. Основным методом нового класса «Морские травы» является модель роста морских трав, которая во многом аналогична ранее разработанной модели роста водорослей, но содержит также и существенные отличия. При ее разработке мы использовали работы [18, 19], в которых приводятся необходимые параметризации, основанные на данных лабораторных экспериментов.

Перейдем к рассмотрению разработанной математической модели роста морских трав. Извлечение минеральных ресурсов, необходимых для роста растения, осуществляется как через корни, так и через листья непосредственно из морской воды. Эти потоки могут примерно в равной пропорции обеспечивать растение необходимыми веществами [20, 21]. Ризосфера растения обычно характеризуется восстановительными условиями, однако корням растения требуется кислород, который растение генерирует в процессе фотосинтеза и доставляет к корням. В отсутствие света корни не могут усваивать биогенные элементы из грунта. Таким образом, локальная освещенность участка дна оказывает заметное влияние на снабжение растений азотом и фосфором.

Как следует из анализа энергетического баланса растительной клетки и базирующихся на нем уравнений модели роста, скорость изъятия биогенных элементов зависит от внутреннего состояния тканей (внутриклеточных резервов соответствующего элемента), концентрации биогенных элементов в воде и грунте, температуры воды, освещенности. В процессе жизнедеятельности растительные клетки выделяют *DOM*. Скорость выделения в модели пропорциональна валовой продукции в процессе фотосинтеза на свету и затратам на дыхание в темноте, а коэффициент пропорциональности зависит от таксономической принадлежности растения. Уравнения модели базируются на данных постулатах и имеют следующий вид:

$$\frac{dB}{dt} = (\mu - E - m)B, \quad (1)$$

$$P_p = \left\{ P_{\max} \tanh\left(\alpha \frac{1}{P_{\max}}\right) - R_d \right\} f(T), \quad I = I_0 e^{-\varepsilon h}, \quad (2)$$

$$\mu = P_p \min(f(Q_N), f(Q_P)), \quad (3)$$

$$f(Q_P) = \frac{Q_P - Q_P^{\min}}{Q_P^{\max} - Q_P^{\min}}, \quad f(Q_N) = \frac{Q_N - Q_N^{\min}}{Q_N^{\max} - Q_N^{\min}}, \quad (4)$$

$$\begin{aligned} \frac{dQ_N}{dt} = & V_{\text{NH}_4} \frac{[\text{NH}_{4w}]}{K_{\text{NH}_4} + [\text{NH}_{4w}]} + V_{\text{NO}_3} \frac{[\text{NO}_{3w}]}{K_{\text{NO}_3} + [\text{NO}_{3w}]} + \\ & + V_{r\text{NH}_4} \frac{[\text{NH}_{4b}]}{K_{r\text{NH}_4} + [\text{NH}_{4b}]} - \mu Q_N, \end{aligned} \quad (5)$$

$$\frac{dQ_P}{dt} = V_P \frac{[\text{P}]}{K_P + [\text{P}]} + V_{r\text{PO}_4} \frac{[\text{PO}_{4b}]}{K_{r\text{PO}_4} + [\text{PO}_{4b}]} - \mu Q_P, \quad (6)$$

$$\begin{aligned} V_{\text{NO}_3} = & V_{\text{NO}_3}^{\max} (1 - f(Q_N)), \quad V_{\text{NH}_4} = V_{\text{NH}_4}^{\max} (1 - f(Q_N)), \\ V_P = & V_P^{\max} (1 - f(Q_P)), \end{aligned} \quad (7)$$

$$V_{r\text{NH}_4} = V_{r\text{NH}_4}^{\max} (1 - f(Q_N)), \quad V_{r\text{PO}_4} = V_{r\text{PO}_4}^{\max} (1 - f(Q_P)).$$

Здесь  $B$  – биомасса объекта в единицах сухого веса, складывающаяся из биомассы корней и листьев,  $\text{г}/\text{м}^3$ ;  $\mu$  – удельная скорость роста растения,  $1/\text{ч}$ ;  $E$  – удельная скорость выделения растворенных органических веществ в процессе жизнедеятельности растения, пропорциональная валовой продукции,  $1/\text{ч}$ ;  $m$  – коэффициент смертности,  $1/\text{ч}$ ;  $I$  – фотосинтетически активная радиация,  $\text{мкмоль фотонов}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ;  $P_p$  – скорость фотосинтеза,  $\text{мгO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{сух. веса} \cdot \text{ч}^{-1}$ ;  $P_{\max}$  – максимальная скорость фотосинтеза,  $\text{мгO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{сух. веса} \cdot \text{ч}^{-1}$ ;  $\alpha$  – наклон  $PI$ -кривой при малых значениях светового потока;  $R_d$  – темновое дыхание,  $\text{мгO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{сух. веса} \cdot \text{ч}^{-1}$ ;  $\varepsilon$  – коэффициент экстинкции, зависящий от концентрации фитопланктона и  $POM$  в воде;  $I_0$  – освещенность на поверхности воды, зависящая от времени суток и сезона года;  $Q_P$  и  $Q_N$  – концентрации фосфора и азота в тканях растения,  $\text{мкмоль} \cdot \text{г}^{-1}$ ;  $Q_P^{\min}$ ,  $Q_N^{\min}$ ,  $Q_P^{\max}$  и  $Q_N^{\max}$  – минимальные и максимальные концентрации фосфора и азота в тканях растения,  $\text{мкмоль} \cdot \text{г}^{-1}$ ;  $T$  – температура воды,  $^{\circ}\text{C}$ ;  $V_{\text{NO}_3}^{\max}$ ,  $V_{\text{NH}_4}^{\max}$ ,  $V_P^{\max}$  – максимально возможные скорости изъятия соединений азота и фосфора при достаточно высокой концентрации биогенного элемента в воде,  $\text{мкмоль} \cdot \text{г}^{-1} \text{сух. веса} \cdot \text{ч}^{-1}$ ;  $K_P$ ,  $K_{\text{NO}_3}$ ,  $K_{\text{NH}_4}$  – константы полунасыщения в соотношениях Михаэлиса – Ментен для описания процессов ассимиляции соединений азота и фосфора из морской воды,  $\text{мкмоль} \cdot \text{л}^{-1}$ ;  $V_{r\text{NH}_4}^{\max}$ ,  $V_{r\text{PO}_4}^{\max}$  – максимальные скорости ассимиляции аммония и фосфатов корнями растения;  $K_{r\text{NH}_4}$ ,  $K_{r\text{PO}_4}$  – константы



полунасыщения для этого процесса; буквой «*w*» обозначена концентрация соответствующего соединения в воде, буквой «*b*» – в грунте.

Необходимо отметить, что все «константы» модели (максимальные скорости протекания физиологических процессов, константы полунасыщения и пр.) являются переменными величинами, зависящими от температуры воды и освещенности. В первом приближении их можно задавать как постоянные величины, исходя из опубликованных данных лабораторных экспериментов, однако для более точных результатов расчетов необходимо проводить дополнительные исследования, чтобы найти эти зависимости и формализовать их для включения в модель.

### **Численные эксперименты, результаты и обсуждение**

Модель экосистемы использовалась для исследования процессов ассимиляции соединений азота и фосфора различными видами макроводорослей и морских трав, входящих в состав донного фитоценоза. Задачей планирования и анализа результатов имитационных экспериментов было установить различия в эффективности очищения воды от избытка биогенных элементов разными видами макроводорослей и морских трав. При этом все объекты донной растительности должны были функционировать в условиях конкуренции за ресурсы, главным из которых является в данном случае свет.

Модель также включала в себя три основные для Черного моря группы макроводорослей: диатомовые, динофлагелляты и кокколитофорида, представленные видами, имеющими максимальную численность в прибрежных водах Крыма. Таким образом, фитобентос и фитопланктон конкурировали за минеральные ресурсы (азот и фосфор), кроме того, фитопланктон, размножаясь, повышал мутность воды, что приводило к снижению освещенности на нижней границе расчетной области, где располагались объекты фитобентоса.

Потребляя из морской воды неорганические компоненты азота и фосфора и накапливая их в своих тканях, макрофиты очищают морскую воду от избытка биогенных веществ, тем самым замедляя рост фитопланктона и препятствуя образованию излишне большого количества быстро отмирающей органики. Однако хорошо известны ситуации, когда эвтрофикация водоема приводит к бурному развитию именно макроводорослей, а не фитопланктона [8, 22]. Чаще это зеленые макроводоросли (кладофора, ульва, энтероморфа и др.). Повторяющееся массовое развитие макроводорослей может приводить к смене видового состава донного фитоценоза. В результате эвтрофикации сменяется доминирующий тип донной растительности: быстро растущие зеленые макроводоросли сменяют морские травы. При дальнейшем увеличении объемов поступления биогенных веществ в водоем под воздействием других усугубляющих ситуацию факторов возможна замена макроводорослей фитопланктоном [23].

В процессе жизнедеятельности растительные клетки выделяют *DOM*. Согласно оценкам [24–27], от 50 до 70 % валовой первичной продукции выделяется в среду в виде *DOM*. Растворенная органика, источником которой является фитобентос, может составлять до 20 % всего *DOM* в прибрежных областях и эстуариях [28]. Механизмы выделения *DOM* для макроводорослей и морских трав изучены гораздо хуже, чем для фитопланктона. Считается, что морские водоросли выделяют *DOM* с помощью тех же механизмов, что

и микроводоросли, плюс дополнительно значительное количество *DOM* выделяется через утечку при фрагментации тканей, вызванной воздействием динамических процессов [27]. Различают активный (экссудация) и пассивный (диффузия) механизмы выделения *DOM*. Химический состав выделяемого органического вещества важен для оценки количества биогенных веществ, попадающих в окружающую среду в процессе роста макроводорослей в виде органических соединений. По оценкам [29], до половины всей выделяемой органики могут составлять полисахариды. В работе [26] на основе данных лабораторных экспериментов подробно рассматривается элементный состав выделяемого разными видами макроводорослей *DOM* и *POM*. Было исследовано 11 видов макроводорослей: 4 красных, 6 бурых и 1 вид зеленых водорослей, который существенно выделялся из группы по скорости роста и другим показателям. Среднее отношение C:N для *DOM* и *POM* было  $4.46 \pm 2.43$  и  $5.44 \pm 0.75$  соответственно; отношение N:P для *DOM* и *POM* было зафиксировано в пределах  $24.29 \pm 18.00$  и  $20.00 \pm 7.84$  соответственно. В экспериментах подтвердилась зависимость скорости выделения *DOM* от скорости роста, однако не даны количественные характеристики такой зависимости для разных групп водорослей ввиду малого объема выборки.

При разработке модели мы опирались на данные работ К. М. Хайлова с соавторами [7, 24], в которых исследовалась интенсивность выделения органического вещества водорослями, произрастающими в прибрежных областях Крыма. Так, согласно результатам лабораторных экспериментов, зеленые водоросли имеют в среднем более низкий процент прижизненного выделения растворенной органики – 23 % валовой продукции против 38 % для красных и 39 % для бурых водорослей. Выделение *DOM* морскими травами, согласно [25], мы оценивали как 10–15 % валовой продукции. Эти оценки были использованы в модели при подборе эмпирических параметров, регулирующих процесс выделения *DOM*.

*POM* в процессе вегетации выделяется, как правило, в значительно меньшем количестве, однако это несправедливо для быстро растущих зеленых водорослей с тонкой структурой [26]. Отмершие или дефрагментированные ткани водорослей в процессе разложения частично переходят в *DOM* и *POM*. Разрушение талломов и их отмирание в модели параметризуется с помощью коэффициента смертности, который применяется к биомассе водоросли. Поскольку в модели отсутствуют последующие звенья трофической цепи, этот коэффициент учитывает также и выедание водорослей морскими гидробионтами. Для быстро растущих зеленых водорослей он составляет примерно 0.002 (1/сут), для медленно растущих бурых и красных водорослей – 0.0001 (1/сут). Модельные переменные *DOM*, *POM* учитываются в единицах азота (мкмоль N).

На динамику роста также существенно влияет способность водорослей накапливать резервы биогенных элементов с тем, чтобы сохранять жизнеспособность в условиях дефицита необходимых для роста нутриентов. Эта способность численно характеризуется возможными максимальными и минимальными значениями внутриклеточного содержания соответствующего элемента. Проанализировав ряд работ [30, 31], мы установили интервалы изменчивости внутриклеточного содержания азота и фосфора для красных, бурых и зеленых макроводорослей, приведенные в табл. 1.

Таблица 1. Минимальное ( $Q_{\min}$ ) и максимальное ( $Q_{\max}$ ) содержание азота (N) и фосфора (P) в тканях макроводорослей разных групп ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  сух. веса)

Table 1. Minimum ( $Q_{\min}$ ) and maximum ( $Q_{\max}$ ) nitrogen (N) and phosphorus (P) tissue content of different macroalgae groups ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  DW)

Группа макрофитов / Macrophyte group	$Q_{\min}^{\text{N}}$	$Q_{\max}^{\text{N}}$	$Q_{\min}^{\text{P}}$	$Q_{\max}^{\text{P}}$
Макроводоросли / Macroalgae:				
бурые / brown	457	3711	15	113
красные / red	853	3453	14	80
зеленые / green	552	3789	15	96
Морские травы / Seagrasses	755	4507	30	119

Для проведения исследований путем анализа результатов имитационных экспериментов по оценке эффективности изъятия соединений азота и фосфора из морской воды были выбраны восемь видов макроводорослей, произрастающих на каменистом грунте прибрежной зоны Крыма (*Cystoseira barbata*, *Ulva lactuca*, *Ceramium tenuicorne*, *Cladophora glomerata*, *Polysiphonia nigrescens*, *Gracilaria gracilis*, *Phyllophora truncata*, *Enteromorpha prolifera*), и два вида морских трав, доминирующих на участках с песчаным грунтом (*Zostera marina*, *Ruppia maritima*). Сообщество фитопланктона включало в себя три вида наиболее массовых в рассматриваемой области микроводорослей. Начальные средние концентрации химико-биологических компонентов модели экосистемы, имитирующие условия поступления большого количества азотных соединений в водоем, представлены в табл. 2. Флуктуации концентраций в узлах расчетной сетки задавались с помощью датчика случайных чисел при заданной дисперсии отклонений от среднего. Освещенность менялась в течение суток модельного времени по синусоиде с обнулением отрицательных значений, соответствующих ночи. Световой режим – 15 часов светлого времени, 9 – темного времени.

В начальный момент содержание азота в тканях водорослей составляло  $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  сух. веса, фосфора –  $40 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  сух. веса. Имитационный эксперимент длился в течение одного месяца модельного времени, за этот период изначально высокая концентрация биогенных элементов существенно уменьшалась вследствие ассимиляции их водными растениями (рис. 3, *b*). Колебания концентрации нитратов и аммония в нижнем слое связаны с колебаниями толщины верхнего квазиоднородного слоя (ВКС), вызванными изменчивостью ветра (рис. 3, *a*). Скорости ассимиляции азота и фосфора, высокие в начале расчета, снижались по мере насыщения тканей, соответственно вели себя и скорости фотосинтеза и выделения *DOM* (рис. 4).

Сравнивались средние за период наиболее интенсивного роста водорослей (первые 15 суток модельного времени) удельные скорости протекания физиологических процессов на свету и в темноте. При этом выполнялось осреднение по объектам каждого вида бентосных водорослей и морских трав в отдельности. Анализировались средние за сутки чистая продукция в единицах

Т а б л и ц а 2. Начальные средние значения компонентов модели экосистемы в экспериментах по оценке эффективности изъятия соединений азота и фосфора из морской воды

Table 2. Initial mean values of the ecosystem model components in the experiments of the evaluation of nitrogen and phosphorus uptake efficiency

Компонент модели / Model component	Единица измерения / Unit of measurement	Начальное значение / Initial value	
		в верхнем слое / upper layer	в нижнем слое / lower layer
[O <sub>2</sub> ]	мг/л / mg/L	7	6
[DOM]	мкмольN/л / μmolN/L	1	1
[POM]	мкмольN/л / μmolN/L	1	1
[NO <sub>3</sub> ]	мкмольN/л / μmolN/L	50	50
[NH <sub>4</sub> ]	мкмольN/л / μmolN/L	10	10
[NO <sub>2</sub> ]	мкмольN/л / μmolN/L	1	1
[PO <sub>4</sub> ]	мкмольP/л / μmolP/L	2	2
Температура воды / Water temperature	°C	22	15
Толщина перемешанного слоя / Mixed layer thickness	м / m		10
Освещенность на поверх- ности воды / Illumination at water surface	мкмоль фотон/(м <sup>2</sup> ·с) / μmol photon/ (m <sup>2</sup> ·s)		0–800
Средняя по полигону биомасса фитопланктона / Testing area average plank- ton biomass	мг сух. веса/м <sup>3</sup> / mg DW/m <sup>3</sup>		110
Средняя по полигону биомасса фитобентоса / Testing area average phytobenthos biomass	г сух. веса/м <sup>2</sup> / g DW/m <sup>2</sup>		360

кислорода (*NetP*), затраты на дыхание (*R*), удельные скорости изъятия азота (*N<sub>up</sub>*) и фосфора (*P<sub>up</sub>*), выделения растворенного (*Dom*) и взвешенного (*Pom*) органического вещества, измеряемого в единицах азота (табл. 3).

Максимальные удельные скорости всех физиологических процессов наблюдались для зеленых водорослей (ульва, энтероморфа), минимальные – для филофоры. Для осредненных значений скоростей найдено несколько зависимостей, имеющих значимые коэффициенты детерминации. Выявлены линейные зависимости скоростей ассимиляции азота и фосфора от чистой продукции, выраженной в единицах продуцированного кислорода (*NetP*), причем

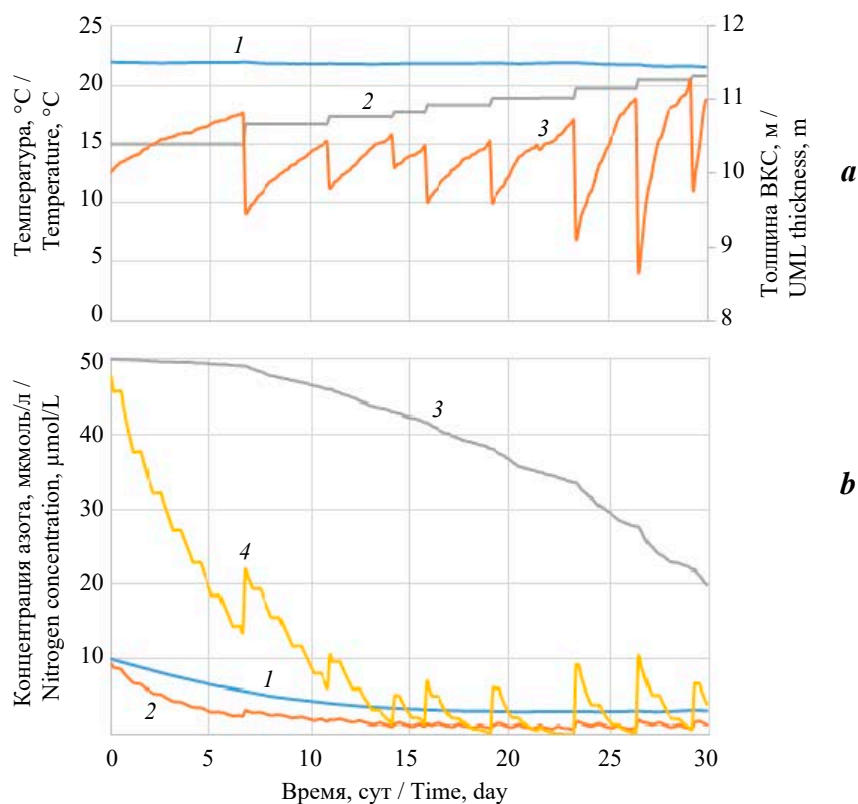


Рис. 3. Модельные условия функционирования фитоценоза: *a* – температура верхнего (1) и нижнего (2) слоев, толщина ВКС (3); *b* – концентрация аммония (1, 2) и нитратов (3, 4) в верхнем (1, 3) и нижнем (2, 4) слоях расчетной области

Fig. 3. Model conditions for the phytocenosis functioning: *a* – temperature of the upper (1) and lower (2) layers, upper mixed layer (UML) thickness (3); *b* – concentration of ammonium (1, 2) and nitrates (3, 4) in the upper (1, 3) and lower (2, 4) layers of the computational domain

для макроводорослей и трав соотношения значительно различались. На рис. 5 представлены найденные зависимости.

Потоки основных биогенных элементов на границе биологический объект – среда взаимосвязаны друг с другом. Растительная клетка потребляет неорганические и выделяет органические соединения, содержащие углерод, азот и фосфор. Между средними удельными скоростями изъятия и выделения наблюдаются довольно четкие связи (рис. 6), установленные в результате выполнения имитационных экспериментов с различными начальными условиями. Так, выявлена значимая зависимость скорости выделения *DOM* от дыхания макроводорослей и морских трав (рис. 6, *a*). Скорости выделения *DOM* и *ROM* связаны с интенсивностью процесса фотосинтеза, что подтверждается зависимостью этих величин от скорости ассимиляции азота (рис. 6, *b*).

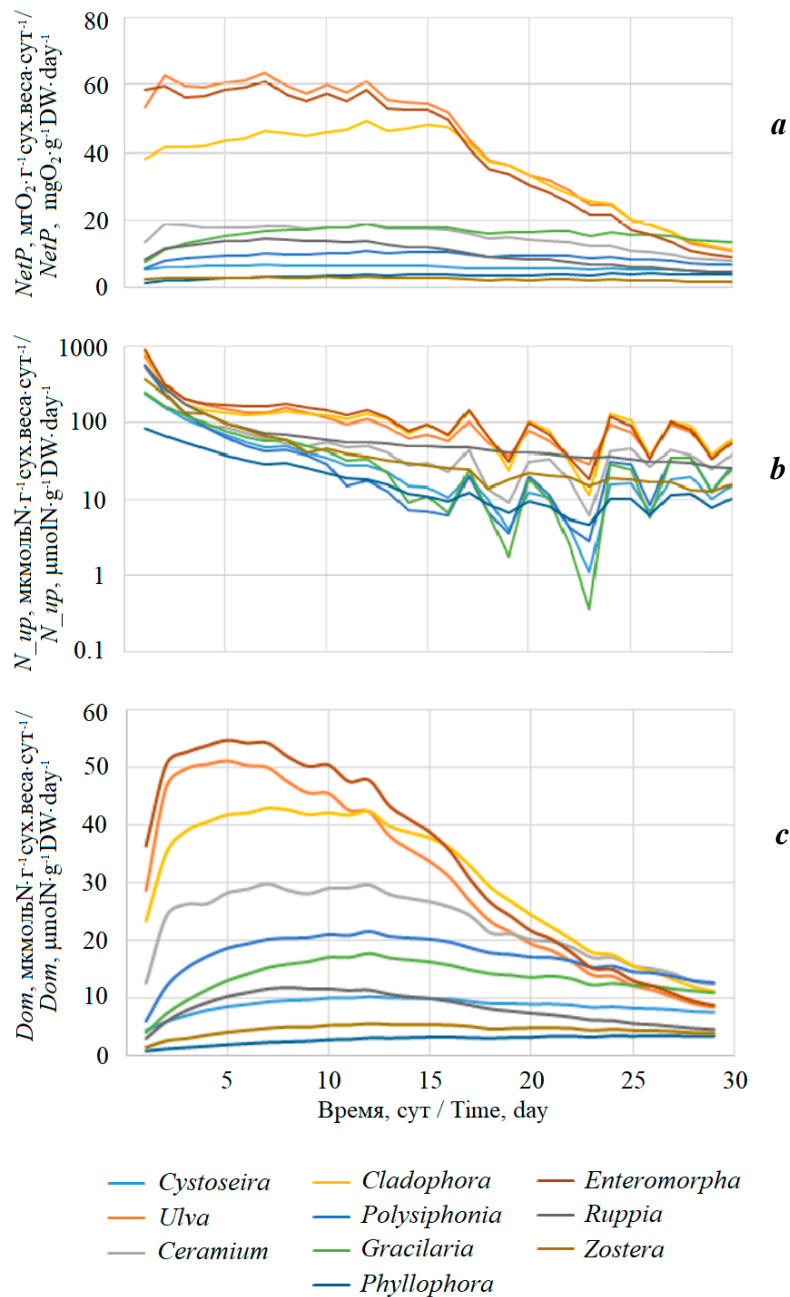


Рис. 4. Динамика удельных скоростей протекания физиологических процессов у макроводорослей и морских трав по данным модельного эксперимента: первичной продукции (a); ассимиляции азотных соединений (b); выделения растворенного органического вещества (c)

Fig. 4. Specific rates of the macroalgae and seagrasses physiological processes according to the model experiment data: primary production (a); nitrogen compound assimilation (b); dissolved organic matter release (c)

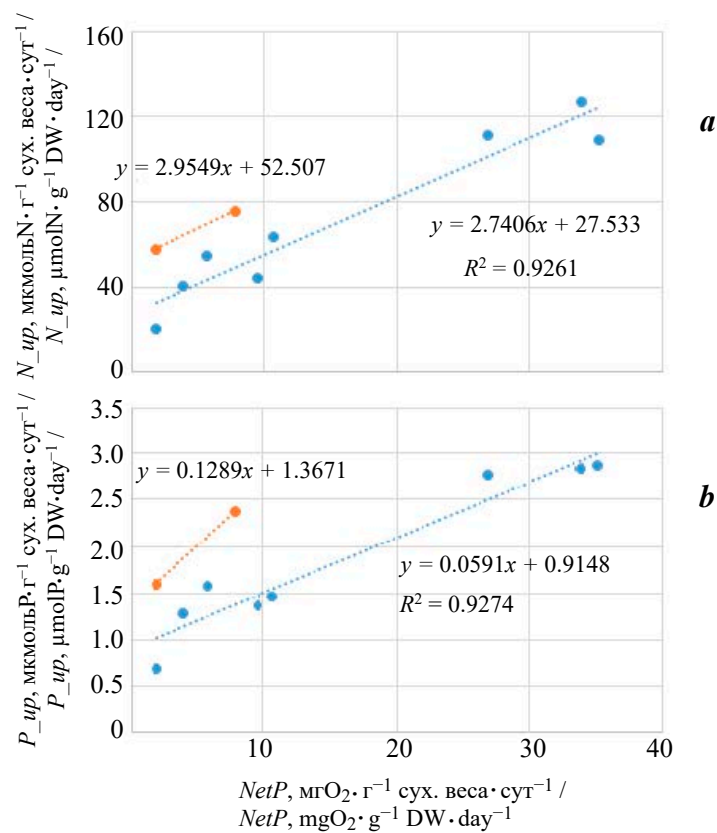
Таблица 3. Осредненные чистая продукция в единицах кислорода  $NetP$  ( $mg\ O_2 \cdot g^{-1}$  сух. веса  $\cdot$  сут $^{-1}$ ), удельные скорости дыхания в темноте  $R$  ( $mg\ O_2 \cdot g^{-1}$  сух. веса  $\cdot$  сут $^{-1}$ ), ассимиляции азота  $N_{up}$ , выделения растворенного ( $Dom$ ) и взвешенного ( $Pom$ ) органического вещества ( $\mu mol\ N \cdot g^{-1}$  сух. веса  $\cdot$  сут $^{-1}$ ), ассимиляции фосфора ( $\mu mol\ P \cdot g^{-1}$  сух. веса  $\cdot$  сут $^{-1}$ ), относительные характеристики эффективности удаления биогенных элементов из среды

Table 3. Averaged net production in the units of oxygen  $NetP$  ( $mg\ O_2 \cdot g^{-1} DW \cdot day^{-1}$ ), specific dark respiration rates  $R$  ( $mg\ O_2 \cdot g^{-1} DW \cdot day^{-1}$ ), nitrogen assimilation  $N_{up}$ , dissolved ( $Dom$ ) and particulate ( $Pom$ ) organic matter release ( $\mu mol\ N \cdot g^{-1} DW \cdot day^{-1}$ ), phosphorus assimilation ( $\mu mol\ P \cdot g^{-1} DW \cdot day^{-1}$ ), relative characteristics of the efficiency of nutrient removal from the environment

Вид / Species	$NetP$	$R$	$N_{up}$	$P_{up}$	$Dom$	$Pom$	$\frac{N_{up}}{Dom + Pom}$	$\frac{P_{up}}{Dom + Pom}$
<i>Cystoseira</i>	3.89	0.86	40.24	1.29	5.28	1.44	6.00	0.19
<i>Ulva</i>	35.23	3.33	109.05	2.88	26.37	7.15	3.25	0.09
<i>Ceramium</i>	10.69	1.88	63.52	1.46	16.14	1.43	3.61	0.08
<i>Cladophora</i>	26.82	2.29	111.19	2.77	23.72	11.44	3.16	0.08
<i>Polysiphonia</i>	5.74	1.33	54.72	1.59	11.00	4.30	3.58	0.10
<i>Gracilaria</i>	9.53	0.62	44.16	1.36	8.37	1.43	4.50	0.14
<i>Phyllophora</i>	1.85	0.22	20.16	0.68	1.39	1.44	7.14	0.24
<i>Enteromorpha</i>	34.00	2.82	127.35	2.83	29.14	11.43	3.14	0.07
<i>Ruppia</i>	7.82	0.94	75.60	2.37	5.91	2.86	8.62	0.27
<i>Zostera</i>	1.78	0.83	57.76	1.60	2.66	2.87	10.46	0.29

Макроводоросли и морские травы очищают среду от избытков биогенных элементов, накапливая их в своих тканях. В то же время в процессе фотосинтеза и продуцирования органического вещества часть ассимилированных соединений выделяется в среду посредством различных механизмов (диффузия, экссудация). Отношения скоростей ассимиляции и выделения азота и фосфора в составе органического вещества (последние две колонки табл. 3) могут рассматриваться как оценка эффективности удаления избытка биогенных веществ в ходе самоочищения водоема (биоремедиации). Установлено, что эти показатели зависят от морфометрических характеристик макроводорослей.

Наиболее быстро растущие зеленые водоросли с тонкой структурой характеризуются существенно более низкой способностью к изъятию биогенных элементов из морской воды, чем красные и бурые водоросли, имеющие более грубое строение. Введя показатель удельной поверхности, часто применяемый в биологии и определяемый как отношение площади поверхности водоросли к ее объему  $SA/V$  ( $cm^{-1}$ ), можно получить количественную оценку данной зависимости. На рис. 7, а показаны графики, иллюстрирующие выявленную зависимость показателя эффективности использования макроводоросли в целях биоремедиации от ее морфометрической характеристики  $SA/V$ . Данная зависимость является устойчивой, получена во множестве численных экспериментов с различными начальными условиями и массовыми отношениями между биологическими компонентами морской экосистемы. Максимальные



Р и с . 5 . Линейные зависимости между скоростью ассимиляции азота (а) и фосфора (b) и чистой продукцией растений, выраженной в единицах кислорода, для макроводорослей (синий цвет); морских трав (оранжевый цвет)

Fig . 5 . Linear relationships between nitrogen (a) and phosphorus (b) assimilation rates and net plant production expressed in the units of oxygen for macroalgae (blue); seagrasses (orange)

показатели эффективности получены для бурой водоросли цистозирры и красной филофоры. И тот, и другой вид являются доминирующими в структуре донных фитоценозов, произрастающих на каменистых грунтах в прибрежной зоне Крыма.

К сожалению, мы не смогли найти в литературе достоверных оценок SA/V для морских трав, поэтому функция на рис. 7, a построена только для макроводорослей. Нормированные значения показателя эффективности представлены на рис. 7, b уже для всех модельных видов морских растений. Наибольшим потенциалом биоремедиации среди рассмотренных макроводорослей обладают филофора и цистозира. Морские травы обладают сравнительно лучшими свойствами, чем фитоценоз макроводорослей в целом. Лидирует zostера (*Zostera marina*), также являющаяся доминирующим видом



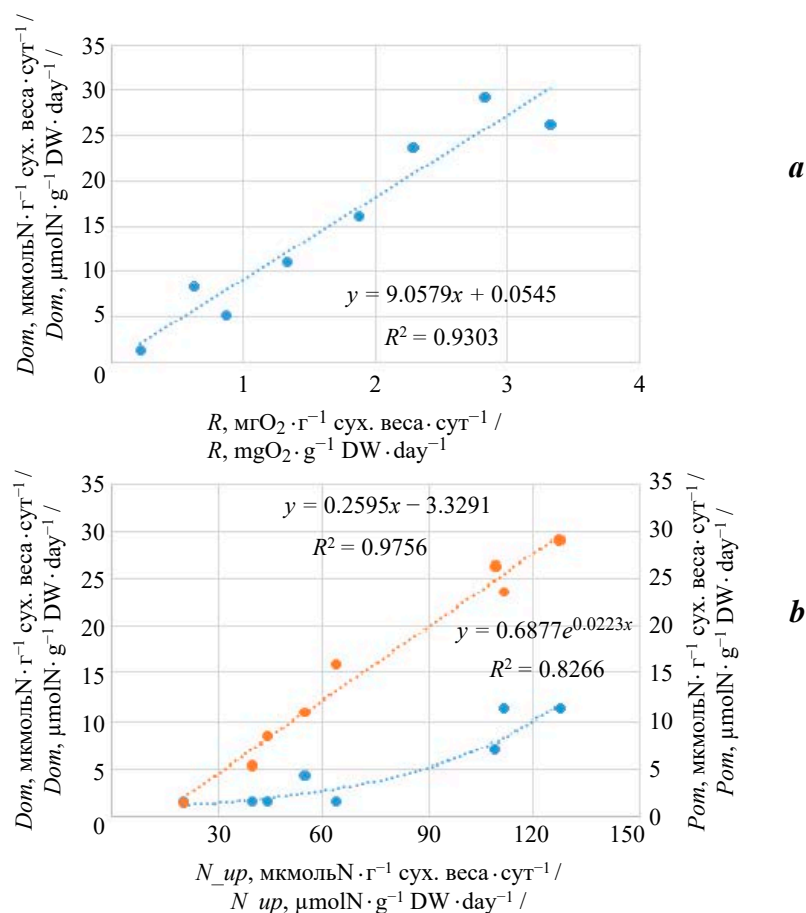
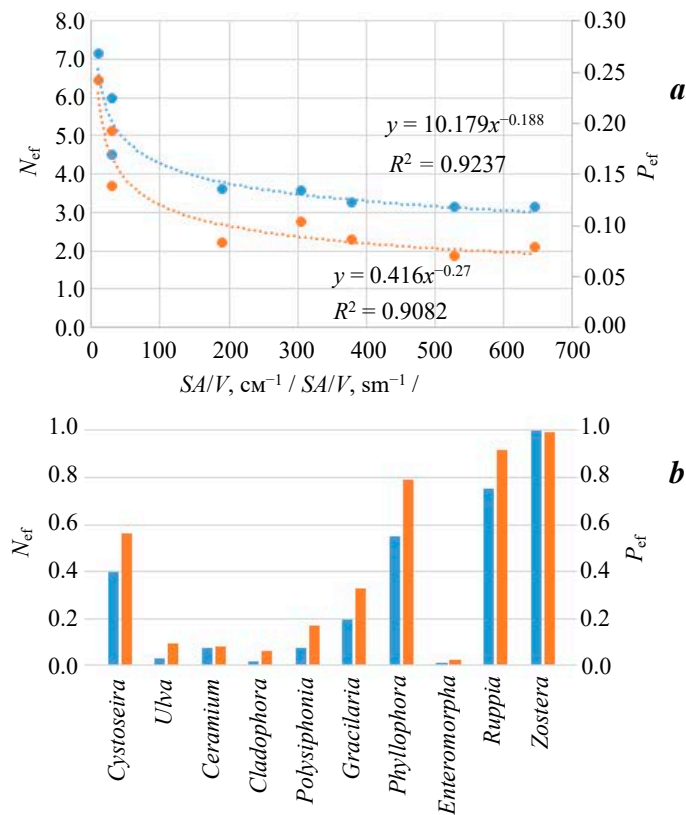


Рис. 6. Выявленные зависимости между скоростями ассимиляции и выделения веществ в процессе функционирования макроводорослей: выделения растворенной органики как функции дыхания (a); выделения взвешенного (синий цвет) и растворенного (оранжевый цвет) органического вещества как функции скорости ассимиляции азота (b)

Fig. 6. Identified relationships between matter assimilation and release rates during macroalgae functioning: release of dissolved organic matter as a respiratory function (a); release of particulate (blue) and dissolved (orange) organic matter as a nitrogen assimilation rate function (b)

донных фитоценозов на песчаных грунтах в прибрежной зоне Крыма. Обращает на себя внимание тот факт, что эффективность ассимиляции растениями азота и фосфора различается.

Показатель эффективности изъятия биогенных веществ из среды характеризует отклик системы на резкое воздействие в виде сброса загрязненного стока с высокой концентрацией азота и фосфора. В первые сутки происходит



Р и с . 7. Показатели эффективности ассимиляции азота  $N_{ef} = N_{up}/(Dom + Pom)$  (синий цвет) и фосфора  $P_{ef} = P_{up}/(Dom + Pom)$  (оранжевый цвет) тканями макроводорослей как функция морфометрической характеристики  $SA/V$  (a); нормированные показатели эффективности для макроводорослей и морских трав (b)

F i g . 7. Nitrogen  $N_{ef} = N_{up}/(Dom + Pom)$  (blue) and phosphorus  $P_{ef} = P_{up}/(Dom + Pom)$  (orange) macroalgae assimilation efficiency indicators as a function of morphometric characteristic  $SA/V$  (a); normalized efficiency indicators for macroalgae and seagrasses (b)

активное потребление и накопление биогенных элементов в тканях водорослей, после чего их концентрация в воде снижается и система стабилизируется. В стабильном состоянии показатели эффективности для различных водорослей сближаются, хотя и не выравниваются. Четкие зависимости от морфометрической характеристики  $SA/V$  проявляются именно в процессе быстрого роста водоросли в условиях повышенной концентрации биогенных веществ, сопровождающегося интенсивным их изъятием и синтезом первичной продукции.

### Заключение

В последние десятилетия в прибрежной зоне Черного моря (а также и во множестве других районов Мирового океана) происходит перестройка донных фитоценозов с существенными изменениями их структуры. При уменьшении плотности доминирующих видов и увеличении доли тонкоструктурных видов зеленых водорослей (которые обладают способностью быстро расти при повышенных концентрациях азота в воде), потенциал биоремедиации донных фитоценозов резко снижается, соответственно снижаются возможности самоочищения водоема. Рост антропогенной нагрузки на прибрежную область в виде растущих объемов сбросов биогенных веществ приводит к постепенному замещению морских трав как доминирующего продуцента органического углерода макроводорослями, а именно быстро растущими зелеными водорослями, имеющими конкурентные преимущества по сравнению с бурыми и красными видами с более грубым строением талломов. Возможна и дальнейшая деградация фитоценозов при развитии застойных явлений в водоеме с переходом к массовому развитию фитопланктона и вытеснению макроводорослей.

Выполненные имитационные эксперименты в условиях конкурентных взаимоотношений фитопланктона, макроводорослей и морских трав дали возможность получить наглядное подтверждение известных положений о важности сохранения структуры донных фитоценозов, типичной для эпохи низких антропогенных нагрузок, и восстановления этой структуры для поддержания здорового состояния экосистем прибрежной зоны. Сравнительный анализ эффективности накопления биогенных элементов в тканях морских растений ясно показал преимущества морских трав, бурых и красных макроводорослей с относительно грубой структурой талломов в процессе самоочищения водоема при стрессовых нагрузках.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Smith S. V.* Marine macrophytes as a global carbon sink // *Science*. 1981. Vol. 211, iss. 4484. P. 838–840. <https://doi.org/10.1126/science.211.4484.838>
2. *Charpy-Roubaud C., Sournia A.* The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans // *Marine Microbial Food Webs*. 1990. Vol. 4, iss. 1. P. 31–57. URL: [https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins\\_textes/pleins\\_textes\\_5/b\\_fdi\\_31-32/34226.pdf](https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_5/b_fdi_31-32/34226.pdf) (дата обращения: 04.09.2022).
3. Investigating hypoxia in aquatic environments: diverse approaches to addressing a complex phenomenon / Friedrich J. [et al.] // *Biogeosciences*. 2014. Vol. 11, № 4. P. 1215–1259. <https://doi.org/10.5194/bg-11-1215-2014>
4. *Orekhova N. A., Konovalov S. K.* Biogeochemistry of oxygen deficiency in nearshore Black Sea regions of Crimea // *MEDCOAST 19: Proceedings of the 14th International MEDCOAST Congress on Coastal and Marine Sciences, Engineering, Management & Conservation, 22–26 Oct. 2019, Marmaris, Turkey. Mugla, Turkey : Mediterranean Coastal Foundation, 2019. Vol. 1. P. 297–306.*
5. The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation / C. M. Duarte [et al.] // *Nature Climate Change*. 2013. Vol. 3, iss. 11. P. 961–968. <https://doi.org/10.1038/nclimate1970>

6. Environmental factors influencing primary productivity of the forest-forming kelp *Laminaria hyperborea* in the northeast Atlantic / D. A. Smale [et al.] // Scientific Reports. 2020. Vol. 10, iss. 1. 12161. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69238-x>
7. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей / К. М. Хайлов [и др.]. Киев : Наукова думка, 1992. 280 с. URL: [https://repository.marine-research.org/bitstream/299011/1464/1/Khajlov\\_Funktsionalnaya\\_Morfologiya\\_1992.pdf](https://repository.marine-research.org/bitstream/299011/1464/1/Khajlov_Funktsionalnaya_Morfologiya_1992.pdf) (дата обращения: 14.02.2022).
8. Блинова Е. И., Сабурин М. Ю. Штормовые выбросы макрофитов. Условия формирования и влияние на экологическое состояние моря (на примере Анапской бухты, Черное море) // Труды ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 286–293. URL: [http://vniro.ru/files/trydi\\_vniro/Trudy\\_t\\_144.pdf](http://vniro.ru/files/trydi_vniro/Trudy_t_144.pdf) (дата обращения: 14.02.2022).
9. Степаньян О. В. Макрофитобентос Черного и Азовского морей: флористические и экологические аспекты (обзор) // Наука Юга России. 2020. Т. 16, № 4. С. 26–38. <https://doi.org/10.7868/S25000640200404>
10. Kim J. K., Kraemer G. P., Yarish C. Field scale evaluation of seaweed aquaculture as a nutrient bioextraction strategy in Long Island Sound and the Bronx River Estuary // Aquaculture. 2014. Vol. 433. P. 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.05.034>
11. Seaweed aquaculture: cultivation technologies, challenges and its ecosystem services / J. K. Kim [et al.] // Algae. 2017. Vol. 32, № 1. P. 1–13. <https://doi.org/10.4490/algae.2017.32.3.3>
12. Antsulevich A. E. Artificial reefs project for improvement of water quality and environmental enhancement of Neva Bay (St.-Petersburg County region) // Bulletin of Marine Science. 1994. Vol. 55, № 2–3. P. 1189–1192. URL: <https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/1994/00000055/f0020002/art00074> (дата обращения: 14.02.2022).
13. Восстановление фитоценозов *Cystoseira crinita* (Phaeophyta) и динамика роста макрофитов на искусственных рифах / В. И. Капков [и др.] // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2005. № 2. С. 30–34. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/vosstanovlenie-fitotsenozov-cystoseira-crinita-phaeophyta-i-dinamika-rosta-makrofitov-na-iskusstvennyh-rifah> (дата обращения: 14.02.2022).
14. Marine artificial reefs, a meta-analysis of their design, objectives and effectiveness / V. Vivier [et al.] // Global Ecology and Conservation. 2021. Vol. 27. e01538. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01538>
15. Vasechkina E. Object-based modeling of marine phytoplankton and seaweeds // Journal of Marine Science and Engineering. 2020. Vol. 8, iss. 9. 685. <https://doi.org/10.3390/jmse8090685>
16. Васечкина Е. Ф., Филиппова Т. А. Моделирование биохимических процессов в бентосных фитоценозах прибрежной зоны // Морской гидрофизический журнал. 2019. Т. 35, № 1. P. 52–69. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-1-52-69>
17. Панкеева Т. В., Миронова Н. В., Новиков Б. А. Картографирование донной растительности бухты Круглая (г. Севастополь, Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2019. Вып. 3. С. 61–71. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-3-61-71>
18. Zimmerman R. C., Smith R. D., Alberte R. S. Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation of the effects of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina* // Marine Ecology Progress Series. 1987. Vol. 41, iss. 2. P. 167–176. <https://doi.org/10.3354/meps041167>

19. Modelling *Zostera marina* and *Ulva* spp. in a coastal lagoon / L. Aveytua-Alcázar [et al.] // Ecological Modelling. 2008. Vol. 218, iss. 3–4. P. 354–366. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.07.019>
20. Nitrogen acquisition and resource allocation strategies in temperate seagrass *Zostera nigricaulis*: Uptake, assimilation and translocation processes / S. Nayar [et al.] // Scientific Reports. 2018. Vol. 8, iss. 1. 17151. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35549-3>
21. Brix H., Lyngby J. E. Uptake and translocation of phosphorus in eelgrass (*Zostera marina*) // Marine Biology. 1985. Vol. 90, iss. 1. P. 111–116. <https://doi.org/10.1007/BF00428221>
22. Афанасьев Д. Ф. Запасы некоторых видов макрофитов на российском шельфе Черного моря: современное состояние, многолетняя динамика и анализ причин изменения // Известия ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 161–168.
23. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences / I. Valiela [et al.] // Limnology and Oceanography. 1997. Vol. 42, iss. 5, part 2. P. 1105–1118. [https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5\\_part\\_2.1105](https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1105)
24. Khailov K. M., Burlakova Z. P. Release of dissolved organic matter by marine seaweeds and distribution of their total organic production to inshore communities // Limnology and Oceanography. 1969. Vol. 14, iss. 4. P. 521–527. <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.4.0521>
25. Barrón C., Apostolaki E. T., Duarte C. M. Dissolved organic carbon release by marine macrophytes // Biogeosciences Discussion. 2012. Vol. 9. P. 1529–1555. <https://doi.org/10.5194/bgd-9-1529-2012>
26. Release of dissolved and particulate organic matter by marine macroalgae and its biogeochemical implications / S. Chen [et al.] // Algal Research. 2020. Vol. 52. 102096. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.102096>
27. Rate and fate of dissolved organic carbon release by seaweeds: A missing link in the coastal ocean carbon cycle / E. R. Paine [et al.] // Journal of Phycology. 2021. Vol. 57, iss. 5. P. 1375–1391. <https://doi.org/10.1111/jpy.13198>
28. Wada S., Hama T. The contribution of macroalgae to the coastal dissolved organic matter pool // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2013. Vol. 129. P. 77–85. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.06.007>
29. Bulk Chemical Characteristics of Dissolved Organic Matter in the Ocean / R. Benner [et al.] // Science. 1992. Vol. 255, iss. 5051. P. 1561–1564. <https://doi.org/10.1126/science.255.5051.1561>
30. Rao C. K., Indusekhar V. K. Carbon, nitrogen and phosphorus ratios in seawater and seaweeds of Saurashtra, north west coast of India // Indian Journal of Marine Sciences. 1987. Vol. 16, iss. 2. P. 117–121.
31. Atkinson M. J., Smith S. V. C:N:P ratios of benthic marine plants // Limnology and Oceanography. 1983. Vol. 28, iss. 3. P. 568–574. <https://doi.org/10.4319/lo.1983.28.3.0568>

Поступила 20.03.2022 г.; одобрена после рецензирования 30.04.2022 г.; принята к публикации 6.07.2022 г.; опубликована 26.09.2022 г.

Об авторах:

**Васечкина Елена Федоровна**, заместитель директора по научно-методической и образовательной работе, заведующая лабораторией имитационного моделирования динамики морских экосистем прибрежной зоны отдела вычислительных технологий и математического моделирования, Морской гидрофизический институт РАН (299011, Россия, Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), доктор географических наук,

**ORCID ID: 0000-0001-7007-9496, Scopus Author ID: 6507481336, ResearcherID: P-2178-2017, vasechkina.elena@gmail.com**

**Науменко Инга Петровна**, научный сотрудник лаборатории имитационного моделирования динамики морских экосистем прибрежной зоны отдела вычислительных технологий и математического моделирования, Морской гидрофизический институт РАН (299011, Россия, Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), кандидат физико-математических наук, **ResearcherID: U-1807-2018, lazarchuk.syst.analysis@mhi-ras.ru**

**Филиппова Татьяна Александровна**, младший научный сотрудник лаборатории имитационного моделирования динамики морских экосистем прибрежной зоны отдела вычислительных технологий и математического моделирования, Морской гидрофизический институт РАН (299011, Россия, Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), **ORCID ID: 0000-0001-5762-5894, Scopus Author ID: 56190548500, ResearcherID: AAO-5512-2020, deryabina1993@yandex.ru**

*About the authors:*

**Elena F. Vasechkina**, Deputy Director for Research, Methodology and Education, Head of Laboratory of Simulation Modeling of Coastal Marine Ecosystem Dynamics of Department of Computational Technologies and Mathematical Modeling, Marine Hydrophysical Institute of RAS (2 Kapitanskaya St., Sevastopol, 299011, Russian Federation), Dr.Sci. (Geogr.), **ORCID ID: 0000-0001-7007-9496, Scopus Author ID: 6507481336, ResearcherID: P-2178-2017, vasechkina.elena@gmail.com**

**Inga P. Naumenko**, Research Associate, Marine Hydrophysical Institute of RAS(2 Kapitanskaya St., Sevastopol, 299011, Russian Federation), Ph.D. (Phys.-Math.), **ResearcherID: U-1807-2018, lazarchuk.syst.analysis@mhi-ras.ru**

**Tatiana A. Filippova**, Junior Research Associate, Marine Hydrophysical Institute of RAS (2 Kapitanskaya St., Sevastopol, 299011, Russian Federation), **ORCID ID: 0000-0001-5762-5894, Scopus Author ID: 56190548500, ResearcherID: AAO-5512-2020, deryabina1993@yandex.ru**

*Заявленный вклад авторов:*

**Васечкина Елена Федоровна** – постановка задачи исследования, разработка модели и подхода к моделированию, планирование численных экспериментов, анализ результатов, подготовка текста статьи

**Науменко Инга Петровна** – подготовка литературных данных, анализ результатов, подготовка текста статьи

**Филиппова Татьяна Александровна** – проведение численных экспериментов, анализ результатов, подготовка текста статьи

*Contribution of the authors:*

**Elena F. Vasechkina** – study task statement, development of the model and modeling approach, computational experiment planning, result analysis, article text preparation

**Inga P. Naumenko** – preparation of literature data, result analysis, article text preparation

**Tatiana A. Filippova** – computational experiment running, result analysis, article text preparation

*Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.*

*All the authors have read and approved the final manuscript.*