Научная статья
УДК 574.58
EDN EZUNRP

Определение параметров фотосинтетической активности массовых видов макроводорослей в лабораторных условиях

Е. Ф. Васечкина [1] *, И. П. Науменко [1], Т. А. Филиппова [1], В. Г. Шайда [2]

[1] *Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия*
[2] *Общество с ограниченной ответственностью «ЭкоСервис-А», Москва, Россия*
* *e-mail: vasechkina.elena@gmail.com*

Аннотация
Скорость фотосинтеза макроводорослей хорошо описывается логистической *PE*-кривой, которая характеризуется видоспецифичными параметрами (максимальная скорость фотосинтеза, затраты кислорода на дыхание в темноте, начальный наклон кривой), зависящими главным образом от температуры воды. Целью работы является оценка этих параметров у массовых видов макроводорослей в экспериментальных условиях и анализ их сезонной динамики. В марте и сентябре 2024 г. в акватории г. Севастополя были собраны образцы нескольких массовых видов бурых, красных и зеленых макроводорослей. Скорость фотосинтеза отобранных макрофитов определяли по количеству выделяемого кислорода. Сравнение наших результатов с опубликованными ранее данными показало, что полученные значения фотосинтетических параметров для зеленых видов *Ulva* лежат в пределах интервалов внутриродовой изменчивости. Влияние температуры воды на скорость фотосинтеза существенно, у этих видов выявлена значимая сезонная изменчивость. Установлено, что суточная продукция кислорода в результате фотосинтеза у видов *G. barbata* и *E. crinita* выше, чем у видов из более соленых вод Средиземного моря и Северной Атлантики. Полученные данные дают дополнительную информацию для количественных оценок потоков углерода, кислорода, биогенных элементов в прибрежных экосистемах, где функционирование донных фитоценозов играет большую роль в биогеохимических процессах в системе. Результаты данного исследования могут быть применены в имитационных моделях динамики биомассы донных фитоценозов в прибрежной зоне Крымского полуострова.

Ключевые слова: фотосинтез, фотосинтетические параметры, темновое дыхание, морские макрофиты, донный фитоценоз, Черное море, Крымское побережье

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ФИЦ МГИ по теме FNNN-2024-0016 «Исследование пространственно-временной изменчивости океанологических процессов в береговой, прибрежной и шельфовой зонах Черного моря под воздействием природных и антропогенных факторов на основе контактных измерений и математического моделирования».

Для цитирования: Определение параметров фотосинтетической активности массовых видов макроводорослей в лабораторных условиях / Е. Ф. Васечкина [и др.] // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2025. № 4. С. 133–146. EDN EZUNRP.

Laboratory-Based Estimation of Photosynthetic Performance in Dominant Macroalgal Species

E. F. Vasechkina [1]*, I. P. Naumenko [1], T. A. Filippova [1], V. G. Shaida [2]

[1] *Marine Hydrophysical Institute of RAS, Sevastopol, Russia*
[2] *Company "EcoService-A", Moscow, Russia*
* *e-mail: vasechkina.elena@gmail.com*

Abstract
The photosynthetic rate of macroalgae is well described by a logistic PE-curve, characterized by species-specific parameters (maximum photosynthetic rate, dark respiration rate, initial slope of the curve), which are primarily dependent on water temperature. The study is aimed to estimate these parameters for dominant macroalgal species under experimental conditions and to analyse their seasonal dynamics. In March and September 2024, several dominant species of brown, red and green macroalgae were sampled in the coastal waters of Sevastopol. The photosynthetic rates of the selected species were determined by the amount of released oxygen. A comparison of our results with previously published data showed that the obtained photosynthetic parameters for green algae of the genus *Ulva* fall within the ranges of intrageneric variability. The influence of water temperature on the photosynthetic rate was significant, with these species exhibiting considerable seasonal variation. The daily oxygen production resulting from photosynthesis in the species *G. barbata* and *E. crinita* was found to be higher than that in species from the more saline waters of the Mediterranean Sea and the North Atlantic. The obtained data provide additional information for quantitative assessments of carbon, oxygen, and nutrient fluxes in coastal ecosystems, where benthic phytocenoses play a significant role in biogeochemical processes. The results of this study can be applied in simulation models for biomass dynamics of benthic phytocenoses in the coastal zone of the Crimean Peninsula.

Keywords: photosynthesis, photosynthetic parameters, dark respiration rate, marine macrophytes, bottom phytocenosis, Black Sea, Crimean coast

Acknowledgements: the work was performed under state assignment of MHI RAS on topic no. FNNN-2024-0016 "Studies of spatial and temporal variability of oceanological processes in the coastal, near-shore and shelf zones of the Black Sea influenced by natural and anthropogenic factors on the basis of in situ measurements and numerical modelling".

For citation: Vasechkina, E.F., Naumenko, I.P., Filippova, T.A. and Shaida, V.G., 2025. Laboratory-Based Estimation of Photosynthetic Performance in Dominant Macroalgal Species. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (4), pp. 133–146.

Введение

Одним из ключевых компонентов морских прибрежных экосистем являются макроводоросли, которые играют важную роль в синтезе и трансформации органического вещества и образовании растворенного кислорода, поглощая солнечную энергию и углекислый газ в процессе фотосинтеза.

Скорость фотосинтеза у водорослей зависит от интенсивности света и хорошо описывается логистической *PE*-кривой. Форму кривой определяют фотосинтетические параметры, к которым относятся максимальная скорость фотосинтеза, затраты кислорода на дыхание в темноте, начальный наклон кривой. Существенная особенность этих параметров состоит в том, что они видоспецифичны и зависят от внешних факторов, прежде всего от температуры воды. Известно несколько параметризаций *PE*-кривой [1–5]. Аппроксимация *PE*-кривых массовых видов макроводорослей Черного моря показала, что для исследуемых макрофитов лучше всего подходит параметризация, предложенная А. Джассби и Т. Платтом в 1976 г.[4].

Работы по исследованию продукции и потребления кислорода макроводорослями были начаты еще в 1950-х гг. и продолжаются до сих пор. Замечено, что фотосинтетическая активность водных растений тесно связана с их морфологическими особенностями, температурой морской среды. Отмечена высокая внутривидовая и межвидовая изменчивость фотосинтетических параметров [6]. Мы собрали архив литературных данных о фотосинтетических параметрах массовых видов макроводорослей и морских трав, полученных в экспериментальных условиях при различных температурах и интенсивности света для разных географических регионов [6]. При этом информация для макроводорослей и морских трав Черноморского региона в литературе отсутствует.

В данном исследовании в условиях лабораторного эксперимента изучали скорость фотосинтеза как ответной реакции на свет у массовых видов морских водорослей, собранных в акватории г. Севастополя. Региональные оценки фотосинтетических параметров макроводорослей и морских трав необходимы для адекватного математического моделирования динамики биомассы водорослей в течение года в зависимости от условий внешней среды.

Одним из ключевых компонентов черноморских прибрежных экосистем являются фитоценозы многолетней бурой водоросли цистозиры, представленные видами *Gongolaria barbata* и *Ericaria crinita*. Это виды с крупным кустистым талломом произрастают на твердом субстрате (скалах, камнях) на глубинах от 0.5 до 20 м, пик их вегетационного периода приходится на май – июнь. *Scytosiphon lomentaria* – вид бурых водорослей с трубчатым слоевищем толщиной 1–2 мм. Обитает на камнях, скалах, валунах. Сезонный вид, пик вегетации которого наступает в феврале – марте.

Виды зеленых водорослей *Ulva intestinalis, Ulva linza, Ulva rigida* широко распространены в Черном море. Вид *U. intestinalis* имеет трубчатый или сжатый до пластинчатого неширокий таллом длиной до 20 см, прикрепляется к камням, скалам, ракушкам, гидротехническим сооружениям. Вид *U. linza* имеет плоское пластинчатое или лентовидное слоевище с ровными или завитыми краями. Слоевище *U. rigida*, в отличие от предыдущих двух видов, имеет вид широкой пластины с рифлеными краями. Все виды толерантны к загрязненной сточными водами среде с высоким содержанием биогенных элементов, пик вегетации приходится на весну и лето [7].

Красная ветвистая тонкоструктурная водоросль *Vertebrata subulifera* произрастает на камнях, скалах и ракушках как в чистых, так и в загрязненных местах. Она может распространяться от уреза воды до глубины 20 м и часто поселяется на других водорослях, используя их как субстрат. Красная водоросль *Laurencia obtusa* имеет толстый кустистый таллом янтарно-желтого цвета, обитает на камнях в чистых местах на глубине 0.5–15 м. Широко распространенная в Черном море сезонная бурая водоросль с веерообразным белесым кальцинированным талломом *Padina pavonica* растет на каменистом грунте на глубине 0.5–5 м, предпочитая незагрязненные места с интенсивным водообменом. Многолетняя морская трава с плоскими листьями *Nanozostera noltei* образует обширные заросли на мелководьях бухт, заливов, устьях рек [7].

Материалы и методы

Образцы макроводорослей были собраны в прибрежной зоне Севастополя (рис. 1) в районе пляжей Парк Победы и Омега на глубине 0.5–1 м, комплекса «Аквамарин» – на глубине до 3 м.

Температура морской воды во время сбора образцов была 12–13 °С в марте и 25–26 °С в сентябре. Образцы водорослей были доставлены в пластиковых емкостях с морской водой в лабораторию, где были промыты в свежей морской воде и очищены от эпифитов.

Скорость фотосинтеза определяли по изменению количества растворенного кислорода в герметично закрытом стеклянном сосуде, наполненном морской водой, с помещенным в него образцом водоросли. Одним из факторов, способных ингибировать фотосинтез растений, является избыток кислорода [8–10]. Кислородное ингибирование происходит быстро и является обратимым [8]. Помимо этого, избыточный кислород образует мелкие пузырьки на талломах и стенках сосуда, в результате чего занижаются измеренные значения растворенного в воде кислорода. Поскольку вода, взятая на поверхности моря для проведения экспериментов, была пересыщена кислородом, ее предварительно деаэрировали сульфитом натрия:

$$2Na_2SO_3+O_2 \rightarrow 2Na_2SO_4. \quad (1)$$

Рис. 1. Места отбора проб

Fig. 1. Sampling area

В морскую воду добавляли 80 и 53 мг/л сульфита натрия в марте и сентябре соответственно, хорошо перемешивали и оставляли на сутки. В результате стартовые концентрации кислорода в экспериментах составляли 2–3 мг/л. Сульфит натрия относится к поглотителям кислорода, которые при превышении определенных норм могут подавлять рост живых организмов, в том числе фотосинтезирующих, и применяется в экспериментах по производству биоводорода из водорослей [11]. В водных растворах сульфит натрия полностью диссоциирует на катионы натрия и сульфит-анионы. Сульфит быстро окисляется до сульфата, реакция сопровождается потреблением растворенного кислорода (формула (1)). В результате реакции образуется сульфат натрия, который хорошо растворим в воде и полностью диссоциирует.

Средние концентрации сульфатов в поверхностном слое Черного моря составляют 1445–1451 мг/л (15 мМ) [12, 13]. Добавление сульфита натрия увеличивает концентрацию сульфатов на 4 %. Учитывая краткосрочный характер экспериментов, мы считаем, что внесение дополнительного источника сульфатов не оказало существенного влияния на объекты исследования.

В герметичные стеклянные колбы емкостью 1 л с деаэрированной морской водой помещали образцы водорослей (верхушки растений длиной 5 см и 2–4 г сырого веса). Перемешивание в колбе производили с помощью магнитных мешалок *TAGLER*. Температуру воды в колбах поддерживали близкой к температуре *in situ*: 15 °С в марте и 23 °С в сентябре. Для этого колбы помещали в 22-литровый прозрачный стеклянный аквариум с постоянно охлаждаемой водой. Воду в аквариуме перемешивали с помощью аквариумных аэраторов, температуру контролировали цифровым датчиком температуры *HANNA* для жидких сред.

Эксперимент проводили при освещенности 0, 44, 248, 285 мкмоль·м$^{-2}$·с$^{-1}$. На каждом уровне освещенности эксперимент длился 20–25 минут, показания приборов снимали каждые пять минут. Сосуды с образцами водорослей освещали пятью *LED*-панелями мощностью 40 Вт с цветовой температурой 4000 К (белый свет). Во время измерения темнового дыхания аквариум накрывали черным непрозрачным пластиком. Контроль освещенности проводили люксметром «ТКА-ЛЮКС». Концентрации растворенного кислорода определяли с помощью анализаторов жидкости «Эксперт-001», укомплектованных датчиками растворенного кислорода с термоэлектрическим преобразователем ДКТП-02, а скорость фотосинтеза P (мгO_2/(г сух. в.·ч)) оценивали по формуле

$$P = \frac{([O_2]_2 - [O_2]_1)\cdot V\cdot 60}{(t_2 - t_1)\cdot W_d}, \qquad (2)$$

где $[O_2]_1$ и $[O_2]_2$ – начальная и конечная концентрации O_2 соответственно, мг/л; V – объем воды в колбе, л; W_d – сухой вес образца водорослей, г; t_1 и t_2 – время начала и конца экспозиции при заданной освещенности, мин. Контрольные эксперименты по измерению концентрации кислорода в морской воде в отсутствие водорослей не показали значимых изменений.

После завершения экспериментов с образцов удаляли излишки жидкости и определяли сырой вес W_w на электронных лабораторных весах ВЛТЭ-150С, а также объем в 100-миллилитровом мерном цилиндре. Далее образцы сушили при комнатной температуре, а затем в сушильном шкафу до постоянной

массы при 60 °С. Для каждого образца водорослей определяли сухой вес W_d и отношение сухого веса к сырому. Полученные отношения для каждого вида водорослей усредняли.

Измеренные значения скоростей $P_i(E_i)$ (формула (2)) при указанных выше уровнях освещенности использовали для построения *PE*-кривой зависимости скорости фотосинтеза от освещенности методом наименьших квадратов. При этом применяли параметризацию, предложенную в [4, с. 541]:

$$P(E) = (P_{\max} + R_d)\tanh\left(\frac{\alpha E}{P_{\max} + R_d}\right) - R_d, \qquad (3)$$

где $P_{\max}$ – максимальная скорость фотосинтеза, мгO_2/(г сух. в.·ч); R_d – темновое дыхание при отсутствии света, мгO_2/(г сух. в.·ч); E – освещенность (мкмоль м$^{-2}$·с$^{-1}$); α – начальный наклон *PE*-кривой, (мгO_2/(г сух. вес·ч)) / (мкмоль м$^{-2}$·с$^{-1}$).

По известной *PE*-кривой можно определить и другие фотосинтетические параметры: освещенность насыщения E_k, при которой скорость фотосинтеза достигает максимума, и компенсация E_c, при которой затраты на дыхание компенсируются продукцией фотосинтеза [14].

Результаты и обсуждение

Отношение сухого веса к сырому W_d / W_w у исследуемых образцов водорослей в марте были ниже 20 %. Максимальное зарегистрированное значение было у *G. barbata* (19 %), а минимальное – у *U. intestinalis* (12 %). Средние значения для исследуемых видов макрофитов приведены в таблице. Эти значения ниже полученных нами ранее [14]. Различия в значениях сухого веса могут носить сезонный характер [15, 16]. Отношения W_d / W_w, зарегистрированные разными авторами для водорослей, произрастающих в других географических районах, были близки к полученным нами: 17–18 % для *U. intestinalis* [17, 18] и 18.3 % – для *G. barbata* [19].

Фотосинтетическая активность морских растений видоспецифична и существенно зависит от температуры воды, освещенности и солености [6]. Скорости фотосинтеза существенно различаются у разных видов и групп макроводорослей. Кроме того, они имеют сезонную изменчивость (таблица). В марте у однолетней эпифитной зеленой водоросли *U. intestinalis* отмечены самые высокие скорости фотосинтеза $P_{\max}$, а у сезонного зимнего вида бурой водоросли *S. lomentaria* – самые низкие. Вид *U. intestinalis* имел самые низкие значения затрат на дыхание, показателей освещенности насыщения E_k и компенсации E_c. Таким образом, скорость роста этого эпифита в марте была максимальной в группе рассматриваемых видов. В сентябре скорости роста ульвовых заметно снизились. Виды *G. barbata* и *E. crinita* демонстрировали почти постоянную скорость роста как весной, так и осенью. Обращает на себя внимание то, что значения начального наклона *PE*-кривых α, который характеризует интенсивность фотосинтеза при низкой освещенности, в марте выше, чем в сентябре, а показатели насыщения, соответственно, ниже. В марте также отмечены высокие значения темнового дыхания R_d (рис. 2). В работе [6] мы выделили кластеры макроводорослей по их фотосинтетической активности. Примечательно, что у видов, относящихся к 3-му кластеру (*Ulva),* характеризующемуся наибольшей скоростью фотосинтеза, и 2-му кластеру

Фотосинтетические параметры *PE*-кривых исследуемых макрофитов (средние значения) и отношения сухого веса к сырому W_d / W_w

Photosynthetic parameters of *PE*-curves of the studied macrophytes (mean) and dry to wet weight ratios W_d / W_w

Вид / Species	Тип / Phylum	P_{max}	R_d	α	E_k	E_c	Количество повторностей / Number of experiments	W_d / W_w
Март 2024, $T_{воды}$ ≈ 15 °C / March 2024, T_{water}≈ 15 °C								
G. barbata	Бурые / Brown	9.94	4.57	0.230	63	20	5	0.180
S. lomentaria	Бурые / Brown	7.28	3.68	0.175	59	21	2	0.166
U. intestinalis	Зеленые / Green	17.94	3.29	0.54	39	6	6	0.148
V. subulifera	Красные / Red	18.63	3.94	0.420	53	9	3	0.157
Сентябрь 2024, $T_{воды}$ ≈ 23 °C / September 2024, T_{water} ≈ 23 °C								
E. crinita	Бурые / Brown	7.69	1.14	0.058	151	19	7	0.260
U. linza	Зеленые / Green	5.89	0.68	0.093	70	7	3	0.254
U. rigida	Зеленые / Green	7.91	0.82	0.107	82	8	3	0.259
L. obtusa	Красные / Red	9.52	1.42	0.070	156	20	2	0.134
P. pavonica	Бурые / Brown	11.24	1.33	0.102	124	13	3	0.242
N. noltei	Морские травы / Sea grasses	11.83	1.84	0.070	192	26	2	0.195

Примечание: P_{max} – максимальная скорость фотосинтеза, мгO_2/(г сух. в.·ч); R_d – темновое дыхание при отсутствии света, мгO_2/(г сух. в.·ч); E – освещенность (мкмоль $м^{-2}·с^{-1}$·); α – начальный наклон *PE*-кривой, (мгO_2/(г сух. вес·ч)) / (мкмоль $м^{-2}·с^{-1}$); E_c (мкмоль·$м^{-2}·с^{-1}$) – компенсационная точка – значение освещенности, при котором затраты на дыхание уравновешиваются фотосинтетической активностью, мкмоль·$м^{-2}·с^{-1}$; E_k – освещенность насыщения – точка, образованная пересечением прямой начального наклона *PE*-кривой с горизонтальной прямой максимума фотосинтеза, мкмоль·$м^{-2}·с^{-1}$.

Note: P_{max} – maximum photosynthesis rate, mgO_2/(g DW·h); R_d – dark respiration rate in the absence of light, mgO_2/(g DW·h); E – irradiance, μmol photons m^{-2} s^{-1}; α – initial slope of the P-E curve, (mgO_2 /(g DW·h)) / (μmol photons $m^{-2}·s^{-1}$); E_c – compensation point – value of irradiance, at which the costs of respiration are balanced by photosynthetic activity, μmol photons $m^{-2}·s^{-1}$; E_k – saturated irradiance – the point defined by the intersection of the initial slope of the P-E curve and the horizontal line representing the maximum photosynthetic rate, μmol photons $m^{-2}·s^{-1}$.

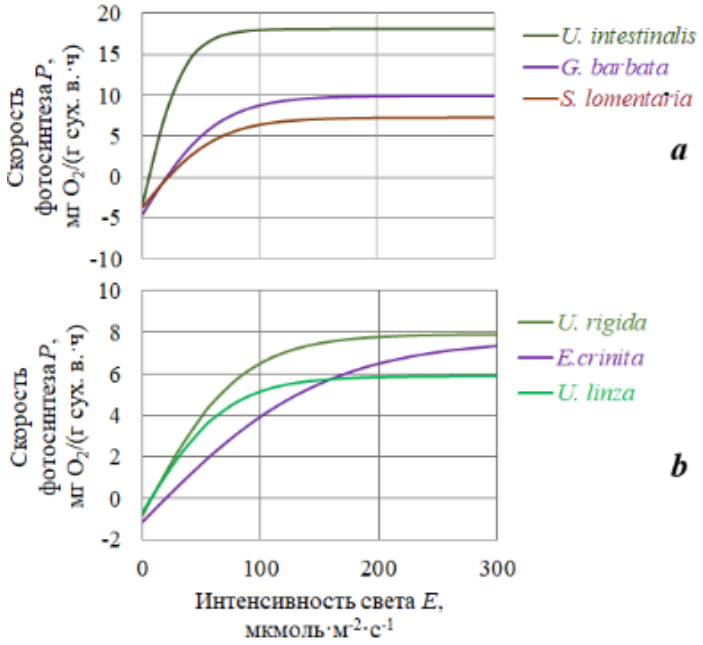


Рис. 2. *PE*-кривые исследуемых морских макрофитов при 15 °С в марте (*a*) и при 23 °С в сентябре (*b*)

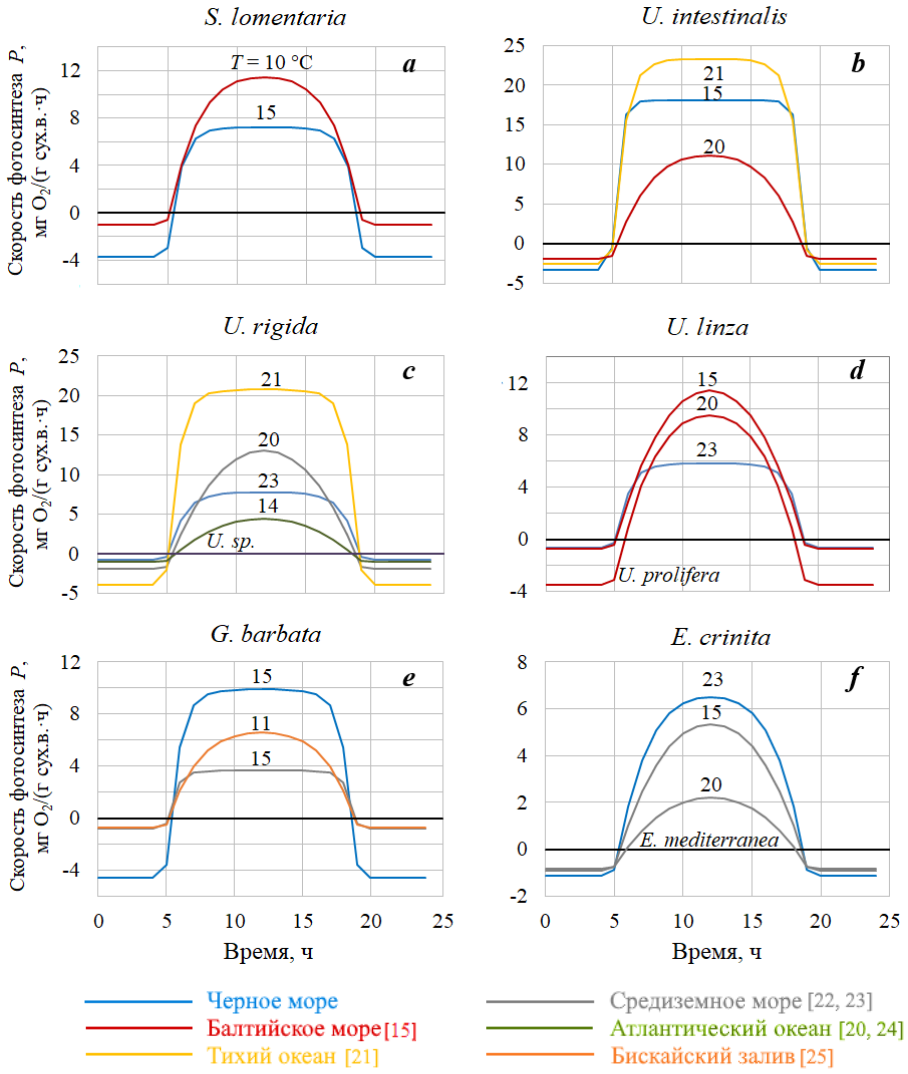
Fig. 2. *PE*-curves of the studied marine macrophytes at 15 °C in March (*a*) and 23 °C in September (*b*)

(*Scytosiphon*), в наших экспериментах зарегистрирована сезонная изменчивость. При этом водоросли 1-го кластера (виды цистозиры) демонстрировали примерно постоянную скорость фотосинтеза осенью и весной.

Далее мы будем анализировать сезонную и внутривидовую изменчивость двух групп макроводорослей: зеленых видов *Ulva* и бурых *G. barbata*, *E. crinita*, *S. lomentaria* (рис. 2), в отношении которых имеется достаточно литературных данных для сравнения.

Данные о фотосинтетических параметрах, проанализированные в литературных источниках, очень неоднородны (см. приложение А). Каждому географическому региону свойственны уникальные экологические условия окружающей среды, которые влияют на физиологические различия между экземплярами одного и того же вида или рода. На индивидуальную изменчивость накладываются различия, обусловленные температурными флуктуациями, поэтому сравнивать наши данные с литературными достаточно затруднительно. Например, полученные в нашей работе данные о поглощении кислорода в отсутствии света водорослями *U. intestinalis* при 15 °С выше, чем опубликованные другими авторами. Значения P_{max} и R_d в наших экспериментах при 15 °С у *G. barbata* выше, чем у формы *G. barbata* у берегов Франции, а показатели E_k и E_c сходны [20].

Учитывая высокую вариабельность опубликованных в литературе данных о фотосинтетических параметрах, для оценки межвидовой изменчивости скорости фотосинтеза удобно рассмотреть графики суточной продукции кислорода (рис. 3), построенные на основе трех фотосинтетических параметров: P_{max}, α и R_d. Была использована модель суточной изменчивости светового излучения (день/ночь – 14/10), доступного на глубине 3–5 м. Сравнивали графики продукции (в светлое время) и потребления кислорода (в темное время)



Р и с . 3 . Суточная продукция кислорода массовыми видами макроводорослей при различной температуре воды по литературным данным в сравнении с полученными экспериментально значениями

F i g . 3 . Daily oxygen production by dominant species of macroalgae at different water temperatures according to literature data in comparison with experimentally obtained values

в течение суток, построенные по нашим данным (синие кривые на диаграммах) и опубликованным другими авторами (рис. 3).

График суточной продукции кислорода для зимнего холодолюбивого вида бурых водорослей *S. lomentaria* (рис. 3, *a*) лежит ниже полученного для того же вида, произрастающего в Балтийском море. Однако, учитывая разность температуры в 5 °С, можно с уверенностью полагать, что наши данные не противоречат данным, приведенным в [15]. Кривые суточной продукции, построенные по нашим результатам для разных видов рода *Ulva* (рис. 3, *b, c, d*), лежат в пределах коридора изменчивости, определенного многочисленными данными о фотосинтетической активности *Ulva*, эти зеленые водоросли активно изучались начиная с 1980-х гг. Как и у всех однолетних макроводорослей, скорость фотосинтеза *Ulva* имеет четко выраженный сезонный ход. Следует отметить, что на межвидовую изменчивость, представленную на графиках рис. 3, влияют и сезонные флуктуации, зависящие от температуры воды. Необходимы дальнейшие эксперименты, чтобы уточнить, какой из видов *Ulva* в Черном море обладает наибольшей фотосинтетической активностью. Максимальная полученная скорость фотосинтеза у *U. intestinalis* при 15 °С согласуется с известными данными о том, что на позднюю весну и раннее лето приходится пик вегетации зеленых водорослей, в частности рода *Ulva* [26].

Суточная продукция кислорода ценозообразующими макроводорослями *G. barbata* и *E. crinita*, массово произрастающими в прибрежных водах Крыма, почти не изменилась при повышении температуры от 15 °С в марте до 23 °С в сентябре. Отметим, что по сравнению с показателями, полученными для водорослей Средиземного моря и Атлантики, данные виды демонстрируют бóльшую скорость фотосинтеза, по крайней мере в теплые сезоны года (рис. 3, *e, f*).

Заключение

Для нескольких массовых видов макрофитобентоса прибрежной зоны Севастополя экспериментально определены параметры фотосинтетической кривой (P_{max}, R_d, α, E_c, E_k) при температуре воды 15 и 23 °С. Кроме того, определено содержание сухого вещества в тканях. Сравнение наших результатов с опубликованными данными показало, что значения фотосинтетических параметров у зеленых видов *Ulva* лежат в пределах интервалов внутриродовой изменчивости. Влияние температуры воды на скорость фотосинтеза существенно, эти виды демонстрируют значимую сезонную изменчивость.

В противоположность видам ульвы, скорости весенней и осенней фотосинтетической активности у видов цистозиры *G. barbata* и *E. crinita* почти не различаются. Их суточная продукция кислорода в результате фотосинтеза превышает этот показатель у видов, населяющих более соленые воды Средиземного моря и Северной Атлантики.

Полученные данные дополняют имеющуюся информацию и позволяют выполнять более точные количественные оценки потоков углерода, кислорода и биогенных элементов в прибрежных экосистемах, где донные фитоценозы играют ключевую роль в биогеохимических процессах. Полученные региональные оценки фотосинтетических параметров используются в математических моделях динамики биомассы растительности донных фитоценозов.

Приложение А

Фотосинтетические параметры исследуемых макрофитов, опубликованные в литературе
Photosynthetic parameters of the studied macrophytes, published in the literature

Вид / Species	*T*, °C	P_{max}	R_d	α	E_k	E_c	Регион / Location	Источник / Source
E. crinita	15	9.6	0.9*	0.036**	290**	25*	Средиземное море, Алжир / Mediterranean Sea, Algeria	[23]
G. barbata	15	3.66	0.8	0.091	57	12	Средиземное море, Франция / Mediterranean Sea, France	[20]
G. nodicaulis	11	7.8	0.7**	0.054**	156	13	Бискайский залив, Испания / Bay of Biscay, Spain	[25]
G. nodicaulis	20	3.648	0.59**	0.018**	242	33.7		
E. mediterranea	20	4.15	0.83	0.018	288**	51	Средиземное море, Испания / Mediterranean Sea, Spain	[22]
S. lomentaria	10	12.96*	1*	0.1**	137**	9.8*	Балтика / the Baltic	[15]
Enteromorpha sp.	17.5	11.56	0.78	–	–	–	Северо-восточная часть побережья Новой Зеландии / North-eastern coast of New Zealand	[27]
Ulva sp.	17.5	15.78	1.25	–	–	–		
Ulva sp.	14	12.99	0.99	0.029	465	34.4	Атлантический океан, США / Atlantic Ocean, USA	[24]
U. linza	15	22.2*	0.72*	0.068**	338**	11*	Балтика / the Baltic	[15]
U. compressa	20	26.85	1.76	0.086	333**	21	Средиземное море, Испания / Mediterranean Sea, Spain	[22]
U. prolifera	20	14.04*	3.51*	0.084**	208**	41.7*	Балтика/ the Baltic	[15]
U. intestinalis	20	14.4*	1.9*	0.09**	183**	21*		
U. intestinalis	21	23.4**	2.6**	0.42	56	6	Тихий океан, США / Pacific Ocean, USA	[21]
U. rigida	21	20.8**	3.912**	0.416	50.3	9.4		
U. rigida	20	26.43	1.95	0.083	341**	24	Средиземное море, Испания / Mediterranean Sea, Spain	[22]

Примечание: P_{max} и R_d – максимальная скорость фотосинтеза и темнового дыхания мгO_2/(г сух. в.·ч); α – начальный наклон *PE*-кривой, (мгO_2/(г сух. вес·ч)) / (мкмоль·м$^{-2}$·с$^{-1}$); E_c – компенсационная точка – значение освещенности, при котором затраты на дыхание уравновешиваются фотосинтетической активностью, мкмоль·м$^{-2}$·с$^{-1}$; E_k – освещенность насыщения – точка, образованная пересечением прямой начального наклона *PE*-кривой с горизонтальной прямой максимума фотосинтеза, мкмоль·м$^{-2}$·с$^{-1}$.

* Значения, считанные с графиков зависимости скорости фотосинтеза от освещенности.
** Значения, рассчитанные по приведенным в работах данным.

Note: P_{max} and R_d (mg O_2 /(g DW·h)) are maximum photosynthesis and respiration rates; α – initial slope of the P-E curve, (mgO_2 (g DW·h)) / (μmol photons m^{-2}·s^{-1}); E_c – compensation point – value of irradiance, at which the costs of respiration are balanced by photosynthetic activity, μmol photons m^{-2}·s^{-1}; E_k – saturated irradiance – the point defined by the intersection of the initial slope of the P-E curve and the horizontal line representing the maximum photosynthetic rate, μmol photons m^{-2}·s^{-1}.

* Values read off the graphs of the dependence of photosynthetic rate on irradiance.
** Values calculated from the data given in the works.

Список литературы

1. *Baly E. C. C.* The kinetics of photosynthesis // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 1935. Vol 117, iss. 804. P. 218–239. https://doi.org/10.1098/rspb.1935.0026
2. *Steele J. H.* Environmental control of photosynthesis in the sea // Limnology and Oceanography. 1962. Vol 7, iss 2. P. 137–150. https://doi.org/10.4319/lo.1962.7.2.0137
3. *Web W. L., Newton M., Starr D.* Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model // Oecologia. 1974. Vol. 17. P. 281–291. https://doi.org/10.1007/BF00345747
4. *Jassby A. D., Platt T.* Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton // Limnology and Oceanography. 1976. Vol. 21, iss. 4. P. 540–547. https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.4.0540
5. *Aalderink R. H., Jovin R.* Estimation of the photosynthesis/irradiance (P/I) curve parameters from light and dark bottle experiments // Journal of Plankton Research. 1997. Vol. 19, iss. 11. P. 1713–1742. https://doi.org/10.1093/plankt/19.11.1713
6. *Vasechkina E. F., Naumenko I. P.* Variability of photosynthetic parameters of macroalgae and seagrasses based on laboratory experiments // Ecological Modelling. 2023. Vol. 486. 110512. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110512
7. *Milchakova N.* Marine Plants of the Black Sea. An Illustrated Field Guide. Sevastopol : DigitPrint, 2011. 144 p. https://doi.org/10.21072/978-966-02-5801-3
8. *Turner J. S., Todd M., Brittain E. G.* The inhibition of photosynthesis by oxygen. I. Comparative physiology of the effect // Australian Journal of Biological Sciences. 1956. Vol. 9, iss. 4. P. 494–510. https://doi.org/10.1071/BI9560494
9. Oxygen Inhibition of Photosynthetic Oxygen Evolution in Marine Plants / W. Downton [et al.] // Australian Journal of Plant Physiology. 1976. Vol. 3, iss. 1. P. 73–79. https://doi.org/10.1071/pp9760073
10. *Gordon D. M., Sand-Jensen K.* Effects of O_2, pH and DIC on photosynthetic net-O_2 evolution by marine macroalgae // Marine Biology. 1990. Vol. 106. P. 445–451. https://doi.org/10.1007/BF01344325
11. Effects of oxygen scavengers (Sodium sulfite, sodium bisulfite, sodium dithionite, and sodium metabisulfite) on growth and accumulation of biomass in the green alga *Asterarcys quadricellulare* / N. R. Sudha [et al.] // Journal of Applied Biology and Biotechnology. 2022. Vol. 10, iss. 4. P. 136–140. https://doi.org/10.7324/JABB.2022.100418`
12. *Дубинин А. В., Римская-Корсакова М. Н., Семилова Л. С.* Сульфат-хлорное отношение в воде Черного моря и его изменчивость за последние 70 лет // Морской гидрофизический журнал. 2022. Т. 38, № 5. С. 530–547. EDN SLHGJH. https://doi.org/10.22449/0233-7584-2022-5-530-547

13. *Еремеев В. Н., Безбородов А. А*. Сероводород в глубоководной части Черного моря: происхождение, распределение, источники и стоки // Гидрофизические и гидрохимические исследования Черного моря. Севастополь : МГИ, 1992. С. 31–57. URL: https://repository.marine-research.ru/handle/299011/13059 (дата обращения: 15.11.2025).
14. Photosynthetic parameters of the seaweeds widely spread near the Crimean coast / E. F. Vasechkina [et al.] // Regional Studies in Marine Science. 2023. Vol. 66. 103170. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.103170
15. *King R. J., Schramm W.* Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations // Marine Biology. 1976. Vol. 37, iss. 3. P. 215–222. https://doi.org/10.1007/BF00387606
16. *Harlin M. M., Craigie J. S*. Nitrate uptake by *Laminaria longicruris* (Phaeophyceae) // Journal of Phycology. 1978. Vol. 14, iss. 4. P. 464–467. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1978.tb02470.x
17. *Thomas T. E., Harrison P. J*. Rapid ammonium uptake and nitrogen interactions in five intertidal seaweeds grown under field conditions // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1987. Vol. 107, iss. 1. P. 1–8. https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90118-3
18. *Villares R., Carballeira A*. Nutrient Limitation in Macroalgae (*Ulva* and *Enteromorpha*) from the Rías Baixas (NW Spain) // Marine Ecology. 2004. Vol. 25, iss. 3. P. 225–243. https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2004.00027.x
19. *Cystoseira* scale-based biometric relationships / S. Orfanidis [et al.] // Botanica Marina. 2017. Vol. 60, iss. 3. P. 285–295. https://doi.org/10.1515/bot-2017-0024
20. Effects of environmental parameters on net photosynthesis of a free-living brown seaweed, *Cystoseira barbata forma repens:* determination of optimal photosynthetic culture conditions / D. Baghdadli [et al.] // Journal of Applied Phycology. 1990. Vol. 2, iss. 3. P. 281–287. https://doi.org/10.1007/BF02179786
21. *Arnold K. E., Murray S. N*. Relationships between irradiance and photosynthesis for marine benthic green algae (Chlorophyta) of differing morphologies // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1980. Vol. 43, iss. 2. P. 183–192. https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90025-8
22. *Enriquez S., Duarte C. M., Sand-Jensen K.* Patterns in the photosynthetic metabolism of Mediterranean macrophytes // Marine Ecology Progress Series. 1995. Vol. 119. P. 243–252. https://doi.org/10.3354/meps119243
23. *Tremblin G., Coudret A., Baghdadli D*. Photosynthèse apparente et installation chez deux cystoseires m6diterranntennes: *Cystoseira stricta* et *Cystoseira crinita* (Phèophycèes, Fucales). Effets de la lumière, de la temperature et de la salinitè, Cryptogamie // Algologie. 1986. Vol. 7. P. 291–300. URL: https://archive.org/details/biostor-261735/page/292/mode/2up (дата обращения: 15.11.2025).
24. *Rosenberg G., Ramus J*. Ecological Growth Strategies in the Seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva sp*. (Chlorophyceae): Photosynthesis and Antenna Composition // Marine Ecology Progress Series. 1982. Vol. 8. P. 233–241. https://doi.org/10.3354/meps008233
25. *Rico J. M., Fernández C*. Ecology of *Sargassum muticum* on the North Coast of Spain II. Physiological differences between *Sargassum muticum* and *Cystoseira nodicaulis //* Botanica Marina. 1997. Vol. 40, iss. 1–6. P. 405–410. https://doi.org/10.1515/botm.1997.40.1-6.405

26. *Гладышев М. И., Губелит Ю. И.* «Зеленые приливы»: новые последствия эвтрофирования природных вод (приглашенный обзор) // Сибирский экологический журнал. 2019. Т. 26, № 2. С. 135–156. EDN ZXURGI. http://dx.doi.org/10.15372/SEJ20190201

27. *Taylor M. W., Taylor R. B., Rees T. A. V.* Allometric evidence for the dominant role of surface cells in ammonium metabolism and photosynthesis in northeastern New Zealand seaweeds // Marine Ecology Progress Series. 1999. Vol. 184. P. 73–81. https://doi.org/10.3354/meps184073

Поступила 26.02.2025 г.; одобрена после рецензирования 05.06.2025 г.;
принята к публикации 17.09.2025 г.; опубликована 30.12.2025 г.

Об авторах:

Васечкина Елена Федоровна, заместитель директора по научно-методической и образовательной работе, главный научный сотрудник, заведующая лабораторией имитационного моделирования динамики морских экосистем прибрежной зоны, Морской гидрофизический институт РАН (299011, Россия, г. 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, Морской гидрофизический институт РАН (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), кандидат физико-математических наук, **ORCID ID: 0000-0002-0182-4074**, **Scopus Author ID: 57215354221**, **ResearcherID: U-1807-2018**, *ingaingatm@gmail.com*

Филиппова Татьяна Александровна, младший научный сотрудник, Морской гидрофизический институт РАН (299011, Россия, г. Севастополь, ул. Капитанская, д. 2), **ORCID ID: 0000-0001-5762-5894**, **Scopus Author ID: 56190548500**, **ResearcherID: AAO-5512-2020**, *deryabina1993@yandex.ru*

Шайда Валентин Григорьевич, инженер-исследователь, ООО «ЭкоСервис-А» (107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17А, стр. 1Б, оф. 8), **SPIN-код: 6572-8721,** *svg1841@mail.ru*

Заявленный вклад авторов:

Васечкина Елена Федоровна – постановка задачи исследования, сбор образцов и проведение лабораторных экспериментов, обработка и анализ результатов, подготовка текста статьи

Науменко Инга Петровна – сбор образцов и проведение лабораторных экспериментов, обработка и анализ результатов, подготовка литературных данных, подготовка текста и графических материалов статьи

Филиппова Татьяна Александровна – сбор образцов и проведение лабораторных экспериментов, подготовка текста статьи

Шайда Валентин Григорьевич – проведение лабораторных экспериментов, подготовка и поверка экспериментального оборудования, подготовка текста статьи

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.