

## Имитационное моделирование донного фитопланктона в прибрежной зоне Крыма

Е. Ф. Васечкина\*, Т. А. Филиппова

Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Россия  
\*E-mail: vasechkina.elena@gmail.com

Поступила в редакцию 19.11.2019 г., после доработки – 06.12.2019 г.

**Цель.** Имитационное моделирование продукционных процессов в донном фитопланктоне, характерном для каменистых грунтов Крымского побережья Черного моря, – цель данной работы. В результате определяются количественные характеристики поглощения макроводорослями основных биогенных элементов (фосфатов, аммония, нитратов) и выделения кислорода и растворенных органических соединений.

**Методы и результаты.** Исследование проводилось с помощью балансовой имитационной модели функционирования макроводорослей и их взаимодействия с окружающей средой. Эмпирические параметры модели определялись по опубликованным данным лабораторных экспериментов. Донный фитопланктон в модели представлен семью видами водорослей – цистоцира, церамииум, филлофора, ульва, полисифония, энтероморфа и кладофора. Основными результатами моделирования являются оценки годовых объемов выделенных и поглощенных веществ, сезонной динамики биомассы макроводорослей, реакции донного фитопланктона на изменяющиеся условия среды. На скорость протекания продукционных процессов в модели оказывают влияние как внешние (температура воды, инсоляция, концентрация биогенных элементов в воде), так и внутренние факторы (внутриклеточные резервы азота и фосфора, видоспецифичные параметры, определяющие эффективность усвоения питательных веществ тканями водорослей). Согласно результатам имитационных экспериментов, величина отношения азота к фосфору в тканях водорослей существенно больше, чем в морской воде, она изменяется в интервале 30–60 у разных видов и в зависимости от температуры воды, освещенности и концентрации биогенных элементов в воде.

**Выводы.** В период интенсивного роста макроводорослей (с апреля по сентябрь) скорость поглощения неорганических соединений азота и фосфора из среды может увеличиваться в полтора и более раз по сравнению с зимним периодом. Наибольший вклад в очищение воды от биогенных соединений вносят зеленые водоросли – ульва, кладофора и энтероморфа. При резком падении концентрации в воде питательных веществ наилучшие адаптационные возможности (быстрое восстановление внутренних резервов, минимальное снижение скорости роста) показала кладофора.

**Ключевые слова:** морская экосистема, макроводоросли, фитобентос, фотосинтез, метаболические процессы.

**Благодарности:** работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 0827-2018-0004 «Комплексные междисциплинарные исследования океанологических процессов, определяющих функционирование и эволюцию экосистем прибрежных зон Черного и Азовского морей» и частично при поддержке гранта РФФИ № 18-05-80028.

**Для цитирования:** Васечкина Е. Ф., Филиппова Т. А. Имитационное моделирование донного фитопланктона в прибрежной зоне Крыма // Морской гидрофизический журнал. 2020. Т. 36, № 3. С. 342–359. doi:10.22449/0233-7584-2020-3-342-359

# Simulation of Bottom Phytocenosis in the Crimea Coastal Zone

E. F. Vasechkina\*, T. A. Filippova

Marine Hydrophysical Institute, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

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

**Abstract.** The work is aimed at simulating production processes in the bottom phytocenosis typical of the rocky soils in the Crimea coastal zone. The macroalgae uptake of the main nutrients (phosphates, ammonium and nitrates) and release of oxygen and dissolved compounds are planned to be estimated. **Methods and Results.** The study was based on the balance model of the macroalgae growth and interaction with the environment. The model empirical parameters were determined from the published data of the laboratory experiments. The bottom phytocenosis in the model was represented by seven algae species: *Cystoseira barbata*, *Ulva lactuca*, *Ceramium tenuicorne*, *Cladophora glomerata*, *Poly-siphonia nigrescens*, *Phyllophora truncata*, *Enteromorpha prolifera*. The main simulation results were: annual estimates of the released and absorbed substances, seasonal dynamics of the macroalgae biomass and evaluation of the bottom phytocenosis response to the changing environmental conditions. The rate of the production processes in the model was influenced both by the external (water temperature, insolation and concentration of nutrients in water) and internal (intracellular quotas of nitrogen and phosphorus, and species-specific parameters determining efficiency of nutrient assimilation by the algae tissues) factors. According to the simulation results, the ratio of nitrogen to phosphorus in the algae tissues was significantly higher than that in the seawater and varied from 30 to 60 for different species depending on water temperature, light exposure and concentration of nutrients. **Conclusions.** During the periods of intensive macroalgae growth (from April to September), the rate of nitrogen and phosphorus uptake can increase by a factor of 1.5 in comparison with the winter period. Maximum contribution to water purification from the surplus nutrients was made by the green algae: *Ulva lactuca*, *Cladophora glomerata* and *Enteromorpha prolifera*. At that *Cladophora glomerata* has shown the best adaptive abilities (minimal decrease in the growth rate) under a sharp drop of nutrients concentration in water.

**Keywords:** marine ecosystem, macroalgae, phytobenthos, photosynthesis, metabolic processes.

**Acknowledgements:** the investigation was carried out within the framework of state task No. 0827-2018-0004 (“Complex interdisciplinary investigations of the oceanologic processes conditioning functioning and evolution of the Black and Azov seas’ coastal zones”) and at partial financial support of the RFBR grant No. 18-05-80028.

**For citation:** Vasechkina, E.F. and Filippova, T.A., 2020. Simulation of Bottom Phytocenosis in the Crimea Coastal Zone. *Physical Oceanography*, [e-journal] 27(3), pp. 317-334. doi:10.22449/1573-160X-2020-3-317-334

## Введение

Морские макроводоросли представляют большой интерес для исследования по нескольким причинам. В мелководной прибрежной зоне фитобентос – основной источник кислорода и потребитель биогенных элементов, главными из которых являются азот и фосфор. Заросли макроводорослей отчасти нивелируют избыточное поступление питательных веществ в прибрежные воды вследствие хозяйственной деятельности. В [1] исследуется роль донных фитоценозов в процессах самоочищения прибрежной зоны в районе Балаклавы, загрязненной бытовыми стоками и промышленными шлаковыми водами в результате работы песчаного карьера. Положительное влияние макроводорослей наблюдается в двух направлениях – обеспечение аэрации прибрежной зоны и снижение в ней фондов биогенных веществ. Безусловно, при культивировании водорослей на достаточно больших площадях можно добиться

глубокой очистки акватории, что позволит исключить эвтрофикацию прибрежной зоны, а сопутствующая этим процессам аэрация заметно улучшит качество воды.

В последние годы активно развивается направление марикультуры, связанное с выращиванием макроводорослей в целях биологической очистки воды, и как компонент интегрированной мультитрофической аквакультуры [2–4]. Актуальными становятся вопросы организации марихозяйств по выращиванию макроводорослей. Для правильного планирования фермы морских водорослей необходимо учитывать множество факторов: химические показатели среды, гидрологический режим, экономические характеристики будущего производства. Облегчить выбор оптимальных видов водорослей для интересующего района помогает имитационное моделирование функционирования фитоценоза водорослей, которые планируется выращивать.

К настоящему времени опубликовано множество работ, содержащих анализ данных лабораторных исследований по определению тех или иных характеристик обменных процессов в морских водорослях, необходимых для построения модели. В работе [5] исследовался фитоценоз мыса Шпицберген. Авторы моделировали процессы фотосинтеза и темнового дыхания. Для выбранных водорослей были получены кривые фотосинтеза и выявлены характеристики среды, главным образом определяющие процессы жизнедеятельности макроводорослей этого района, однако кинетика потребления биогенных элементов и выделения органических соединений не была описана. Исследование [6] посвящено моделированию фитоценоза, характерного для различных районов Мирового океана (например, у берегов Северной Америки, в Балтийском море, у берегов Новой Зеландии). Установлена связь между морфологией растения и процессами поглощения биогенных элементов. Результатами моделирования являются количественные характеристики кинетики поглощения соединений азота. В [7] приводятся результаты исследования кинетики потребления биогенных элементов некоторыми видами макроводорослей Балтийского моря и пролива Скагеррак. Рассмотрены процессы изъятия аммония, нитратов и фосфора, а также на качественном уровне описана кинетика водорослей в приливной зоне.

В [8] для 27 видов макроводорослей западной части Балтийского моря эмпирически получены кривые фотосинтеза, показано, что его интенсивность имеет сезонный характер, установлено, что наибольшей продуктивностью по биомассе обладают однолетние растения, имеющие большую площадь поверхности. В исследовании [9] выявляется функциональная зависимость между площадью удельной поверхности и скоростью роста микро- и макроводорослей. Работа интересна тем, что рассматриваются как натурные данные, так и результаты моделирования, однако не учитывается влияние температуры на скорость роста водорослей, все результаты получены для диапазона температур 15–20°C.

Работа [10] посвящена исследованию процессов роста водоросли и изъятия биогенных элементов из среды в условиях изменяющейся солености. Несмотря на то что были рассмотрены всего три вида бурых водорослей, авторы представили подробный анализ важнейших процессов, определяющих скорость роста растений. Исследования показали, что изменение скорости роста

наблюдается только при снижении солености в два раза по сравнению с оптимальной для данного вида. Было показано, что макроводоросли обладают большой пластичностью по отношению к изменяющейся внешней концентрации биогенных элементов, которая обеспечивается широким диапазоном их содержания в тканях. В [11] исследуется влияние солености на интенсивность метаболических процессов для двух видов макроводорослей – грацилярии и улывы. Эксперименты показали, что на рост растений соленость влияет незначительно.

Целью работы [12] также являлось изучение взаимосвязи кинетики поглощения соединений азота и удельной поверхности талломов. Авторы приводят сравнительную характеристику кинетики поглощения азота микро- и макроводорослями, демонстрируя корреляцию между удельной площадью поверхности и скоростью изъятия нитратов и аммония. В работе подчеркивается, что чем больше площадь поверхности растения, тем интенсивнее происходит изъятие биогенных соединений из среды. Предложено объединять сходные по морфологии водоросли в группы и определять среднюю площадь поверхности растений внутри группы, так как единичные определения площади являются недостаточно надежными. Этот подход развивается в [13], где предложено применить метод оценивания, основанный на степенных зависимостях характеристик физиологических процессов от удельной поверхности водоросли, к средним по группам водорослей. Рассмотрено 44 вида макроводорослей, которые поделены на 6 морфофункциональных групп в соответствии с особенностями строения талломов. Для средних по группе построены степенные зависимости от удельной поверхности для определения скорости фотосинтеза, затрат на дыхание, содержания азота в тканях.

В экологических моделях достаточно часто используется соотношение Редфилда, отражающее фиксированное отношение между азотом, фосфором и углеродом в тканях макроводорослей. Однако в [14] показано, что это соотношение для макрофитов нарушается существенным образом. Внутреннее содержание биогенных элементов в тканях определяется концентрацией элемента во внешней среде и потребностями растения в процессе роста его тканей и может значительно изменяться во времени.

Перечисленные работы содержат различные аспекты моделирования морских фитоценозов, однако более комплексный подход рассмотрен в [15]. Предложенная модель формализует процессы фотосинтеза, поглощения азота и фосфора из морской воды, а также выделения растворенных органических соединений в окружающую среду. Управляющими переменными модели являются концентрация азота и фосфора в морской воде, температура воды и инсоляция. Соленость в модели не рассматривается, так как для исследуемого района не наблюдалось ее значительных колебаний, которые могли бы повлиять на физиологию макроводорослей.

Цель настоящей работы – расширение результатов, полученных в [15] для одного вида макроводорослей, на донный фитоценоз, характерный для прибрежной зоны Крыма.

## Материалы и методы

В прибрежной области Крымского побережья Черного моря можно выделить три вида донных фитоценозов: зостеровый – характерный для песчаного дна, цистозировый – растущий на скалистом каменном грунте, и филлофоровый. С глубиной цистозировый комплекс переходит в цистозирово-филлофоровый. Ранее нижнюю границу зарослей цистозире указывали на глубине 15–20 м, в настоящее время ее определяют обычно на глубине 10 м, а уже на глубине 6–9 м в фитоценозе преобладают два вида цистозире и филлофора [16]. В фитоценоз цистозире входят сопутствующие водоросли и эпифиты, их процентное соотношение по биомассе может существенно меняться. Согласно многочисленным литературным данным, сопутствующие виды водорослей (как макро-, так и микроводоросли) – основные потребители биогенных элементов, они также выступают в роли основного источника кислорода в отличие от базифита, который, как правило, является наименее активным участником указанных процессов. Однако биомасса базифита превалирует над биомассой сопутствующих видов, что позволяет ему вносить значительный вклад в потоки кислорода и биогенных элементов, несмотря на более низкие скорости протекания метаболических процессов.

Для проведения оценки потоков потребленных и выделенных веществ был выбран фитоценоз цистозире, характерный для прибрежной зоны Крымского побережья. Для данного комплекса базифитом являются два вида растений: *Cystoseira crinita* и *Cystoseira barbata* – представители класса бурых водорослей. Оба растения многолетние, характеризуются высоким содержанием альгиновой кислоты. Взрослое растение представляет собой массивный разветвленный куст высотой 0,5–1 м, прикрепленный к скалистому дну. В Черном море встречается и неприкрепленная форма цистозире, однако ее доля по сравнению с прикрепленной формой значительно ниже и она не образует фитоценоза. Высокий куст с хорошо разветвленным слоевищем, крепко прикрепленный к грунту, выступает в роли удачного базифита: сопутствующим видам растений удобно селиться около слоевища цистозире, а также непосредственно на нем [17]. Макроводоросли могут расти вблизи базифита, а микроводоросли – разрастаться непосредственно на его слоевище.

Для моделирования динамики фитоценоза нами были выбраны 7 видов макроводорослей, характерных для Крымского побережья: *Cystoseira barbata*, *Ulva lactuca*, *Ceramium tenuicorne*, *Cladophora glomerata*, *Polysiphonia nigrescens*, *Phyllophora truncata*, *Enteromorpha prolifera* [16]. *Phyllophora* является представителем отдела красных водорослей, произрастает преимущественно на скалистом дне на глубинах 0–60 м; растение представляет собой куст высотой до 50 см, слоевище имеет вид разветвленных лент; в интервале глубин 10–25 м часто является базифитом, однако в нашем случае модельный фитоценоз располагался на глубине 5 м, а при таких условиях филлофора не превалирует над остальными растениями и выступает в роли сопутствующего вида [18]. *Ceramium* также является представителем красных водорослей, слоевище представляет собой хорошо разветвленный куст с тонкими веточками, высота растения – до 15 см; данный вид встречается практически во всех морях [19]. *Ulva* – представитель таксона зеленых водорослей, таллом представляет собой тонкий лист, высота растения находится в диапазоне от

нескольких сантиметров до 1 м; распространение довольно обширное, небольшие по размеру растения часто встречаются в прибрежных водах Черного моря [20]. *Cladophora* также принадлежит к группе зеленых водорослей, растение имеет вид хорошо разветвленного куста, талломы представляют собой длинные нити, состоящие из одного ряда последовательных клеток; широко распространена в прибрежных водах Крыма [19]. *Polysiphonia* является красной водорослью, растение имеет вид сильно разветвленного куста, достигающего в высоту 30 см, талломы представляют собой длинные тонкие филаменты; география распространения довольно обширна, встречается и в Черном море, где глубина произрастания достигает 20 м [19]. *Enteromorpha* – представитель зеленых водорослей, семейство ульвовых; куст растения имеет вид, сходный с *Ulva*, однако *Enteromorpha* имеет меньшие размеры (до 20 см в высоту) и таллом в виде тонких филаментов; широко распространена в Черном и Азовском морях [19].

### Математическая модель

Математическая модель функционирования фитоценоза основывалась на модели роста макроводоросли, детально описанной в работе [15]. Для каждой водоросли, входящей в фитоценоз, решалось уравнение

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

где  $B$  (г/м<sup>2</sup> или г/м<sup>3</sup>) – биомасса макроводоросли, здесь и далее имеется в виду единица сухого веса;  $P_r$  (1/ч) – удельная скорость роста;  $E$  (1/ч) – удельная скорость выделения растворенных органических веществ (РОВ) в процессе жизнедеятельности водоросли [17];  $m$  (1/ч) – коэффициент смертности, который учитывает процессы разрушения и отрывов частей растения, потери биомассы, связанные с выеданием водоросли морскими организмами.

Удельная скорость роста  $P_r$  определяется скоростью фотосинтеза, зависящей от внутривидовых особенностей водоросли и внешних условий (инсоляция, температура воды), а также наличием резервов необходимых биогенных элементов в тканях растения:

$$P_r = P_p \min(f(Q_N), f(Q_P)), \quad (2)$$

$$P_p = \left\{ P_{\max} \tanh\left(\alpha \frac{I}{P_{\max}}\right) + R_d \right\} f(T), \quad (3)$$

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

$$f(Q_P) = \frac{Q_P - Q_P^{\min}}{Q_P^{\max} - Q_P^{\min}}, \quad (5)$$

$$I = I_0 e^{-0,01h}, \quad (6)$$

$$f(T) = \sin\left(\frac{2\pi T}{100} + 0,2\right), \quad (7)$$

где  $I_0$  (µмоль фотон/м<sup>2</sup>/с) – фотосинтетически активная радиация (ФАР) на поверхности воды,  $I$  – на глубине  $h$  (м);  $P_p$  (мг О<sub>2</sub>/г/ч) – скорость фотосинтеза;  $P_{\max}$  (мг О<sub>2</sub>/г/ч) – максимальная скорость фотосинтеза;  $\alpha$  – наклон  $PI$ -кривой при малых значениях светового потока;  $R_d$  (мг О<sub>2</sub>/г/ч) – темновое дыхание (характеризует количество кислорода, затраченного на дыхание в отсутствие потока ФАР);  $Q_P$  и  $Q_N$  (µмоль/г) – концентрации фосфора и азота в тканях водоросли;  $Q_P^{\min}$ ,  $Q_P^{\max}$ ,  $Q_N^{\min}$ ,  $Q_N^{\max}$  (µмоль/г) – минимальные и максимальные концентрации фосфора и азота в тканях водоросли;  $T$  (°С) – температура воды.

Фотосинтетические параметры (максимальная скорость фотосинтеза, наклон  $PI$ -кривой, затраты на дыхание и  $E_c$  – значение ФАР, при котором затраты кислорода на дыхание уравниваются фотосинтезом) являются видоспецифичными, а также зависят от ряда условий, основное из которых – температура воды. Для всех 7 видов макроводорослей, входящих в модельный фитоценоз, был проведен поиск данных лабораторных экспериментов по определению параметров кривой фотосинтеза (табл. 1). Экстремальные значения содержания азота и фосфора в тканях были приняты одинаковыми для всех водорослей ввиду отсутствия более детальной информации. В соответствии с данными [21], где были проанализированы таксоны зеленых, красных и бурых водорослей, приняты диапазоны изменчивости содержания азота 850–2571 µмоль N/г и фосфора 27,64–80,06 µмоль P/г.

Т а б л и ц а 1  
T a b l e 1

**Фотосинтетические параметры макроводорослей модельного фитоценоза**  
**Photosynthetic parameters of macroalgae in the model phytocenosis**

Вид / Species	$P_{\max}$ (мг О <sub>2</sub> /г/ч) / $P_{\max}$ (mg O <sub>2</sub> /g/h)	$R_d$ (мг О <sub>2</sub> /г/ч) / $R_d$ (mg O <sub>2</sub> /g/h)	$\alpha$ ( $\Delta P/\Delta I$ )	$E_c$ (µмоль фотон/м <sup>2</sup> /с) / $E_c$ (µmol photon/ m <sup>2</sup> /s)	Источ- ник / Source
<i>Cystoseira barbata</i>	3,58	0,80	0,12	18	[22]
<i>Ulva lactuca</i>	28,00	2,97	0,45	7	[23]
<i>Ceramium tenuicorne</i>	12,31	2,88	0,13	22	[7]
<i>Cladophora glomerata</i>	27,50	2,00	0,13	10	[8]
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	11,12	2,59	0,11	23	[8]
<i>Phyllophora truncata</i>	2,45	0,74	0,04	21	[7]
<i>Enteromorpha prolifera</i>	41,00	1,80	0,15	17	[8]

Скорость изъятия растворенных минеральных форм азота и фосфора зависит от их концентрации в морской воде и запасенных резервов данного элемента в тканях водоросли. Содержание азота и фосфора в тканях регулируется балансом между потреблением этих элементов в процессе роста водоросли и поступлением в результате изъятия из морской воды:

$$\frac{dQ_N}{dt} = V_{NO_3} \frac{[NO_3]}{K_{NO_3} + [NO_3]} + V_{NH_4} \frac{[NH_4]}{K_{NH_4} + [NH_4]} - P_r Q_N, \quad (8)$$

$$\frac{dQ_P}{dt} = V_P \frac{[P]}{K_P + [P]} - P_r Q_P, \quad (9)$$

$$V_{NO_3} = V_{NO_3}^{\max} (1 - f(Q_N)), \quad (10)$$

$$V_{NH_4} = V_{NH_4}^{\max} (1 - f(Q_N)), \quad (11)$$

$$V_P = V_P^{\max} (1 - f(Q_P)), \quad (12)$$

где  $V_{NO_3}^{\max}, V_{NH_4}^{\max}, V_P^{\max}$  (μмоль/г/ч) – максимально возможные скорости поглощения при достаточно высокой концентрации биогенного элемента в воде;  $K_{NO_3}, K_{NH_4}, V_P$  (μМ) – концентрации неорганических соединений фосфора и азота, при которых скорости изъятия достигают половины своей максимальной величины.

Удельная скорость выделения РОВ в процессе жизнедеятельности водоросли (величина  $E$  в уравнении (1)), в свою очередь, зависит от температуры и интенсивности потока ФАР. В светлое время суток  $E$  прямо пропорциональна скорости роста  $P_r$ , в темное время суток – скорости темнового дыхания водоросли. В модели скорость выделения метаболитов задавалась формулами для светлого и темного времени суток соответственно:

$$E \sim k_1 P_r, \quad (13)$$

$$E \sim k_2 R_d, \quad (14)$$

где  $k_1$  и  $k_2$  – коэффициенты пропорциональности.

Коэффициент смертности  $m$  в (1) учитывает все процессы, связанные с потерей массы, которая может быть вызвана как внутренними процессами (естественное отмирание тканей водоросли в ходе жизненного цикла), так и внешними: выедание талломов морскими организмами, отрыв ветвей растения при механическом воздействии. В каждом конкретном случае коэффициент смертности для одного и того же вида будет различаться и, принимая во внимание большое разнообразие факторов, обуславливающих потерю массы растением, эту величину невозможно определить достаточно точно. Поэтому в нашей модели коэффициент смертности является единственным подгоночным параметром. Его значение подбиралось таким образом, чтобы при заданной сезонной динамике концентраций биогенных соединений в воде ограничить диапазон изменчивости биомассы в пределах наблюдаемого



в течение достаточно продолжительного времени. При практическом применении модели этот коэффициент должен подбираться таким образом, чтобы воспроизвести реальное распределение биомассы разных компонентов фитocenоза в расчетной области при заданном диапазоне изменчивости управляющих переменных. Далее в тексте анализ результатов выполненных численных экспериментов касается только удельных скоростей роста и обмена, которые не зависят от абсолютных значений биомассы.

Т а б л и ц а 2  
T a b l e 2

**Кинетические параметры макроводорослей модельного фитocenоза**  
**Kinetic parameters of macroalgae in the model phytocenosis**

Вид/ Species	$K_{NH_4}$	$V_{NH_4}^{max}$	$K_{NO_3}$	$V_{NO_3}^{max}$	$K_P$	$V_P^{max}$	Источник / Source
<i>Cystoseira barbata</i>	16,09	37,15	9,08	8,65	0,29	0,06	[15,26]
<i>Ulva lactuca</i>	20,00	211,00	34,00	116,00	4,41	9,31	[27]
<i>Ceramium tenuicorne</i>	16,93	143,43	3,91	18,67	1,00	0,78	[25]
<i>Cladophora glomerata</i>	32,68	327,83	5,27	115,72	0,33	3,06	[25]
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	23,90	138,18	14,01	49,89	4,47	7,39	[15]
<i>Phyllophora truncata</i>	7,93	9,71	9,21	1,69	0,37	0,12	[24]
<i>Enteromorpha prolifera</i>	13,40	188,00	13,30	169,00	1,51	4,59	[25]

Важным этапом моделирования фитocenоза является получение кинетических зависимостей, описывающих процессы поглощения биогенных элементов из морской воды. Эмпирические коэффициенты в этих зависимостях были получены нами из [24–27] (табл. 2). Для двух видов водорослей фитocenоза – цистозир (только для азотных соединений) и полисифонии – не удалось достоверно определить кинетические параметры по литературным данным. Для их задания использовался предложенный в [15] подход, позволяющий получить оценки необходимых кинетических параметров как функций средней удельной поверхности талломов в пределах морфофункциональной группы:

$$K_{NO_3} = \frac{V_{NO_3}^{max}}{0,1255 \cdot SV^{0,5848}},$$

$$K_{NH_4} = \frac{V_{NH_4}^{max}}{0,5635 \cdot SV^{0,407}},$$

$$K_P = \frac{V_P^{max}}{0,0093 \cdot SV^{0,9056}},$$

$$V_{NO_3}^{max} = 0,5857 \cdot SV^{0,777},$$

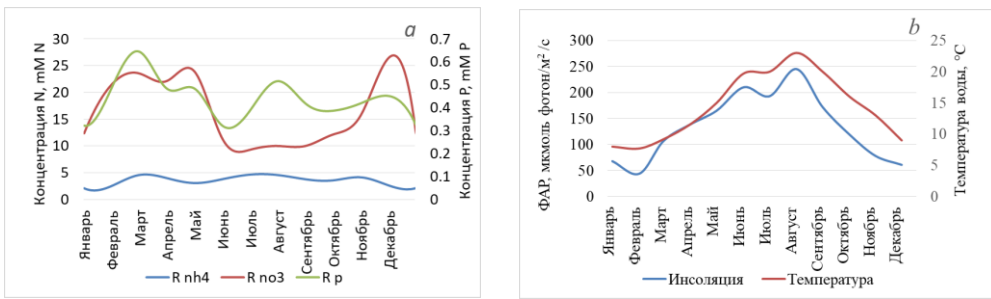
$$V_{NH_4}^{max} = 4,9328 \cdot SV^{0,5826},$$

$$V_p^{\max} = 0,0564 \cdot SV^{0,8523},$$

где  $SV$  (1/м) – удельная поверхность водоросли, т. е. отношение площади поверхности к объему таллома. Для цистозеры принято  $SV = 32$ , для полисифонии  $SV = 305$  [9].

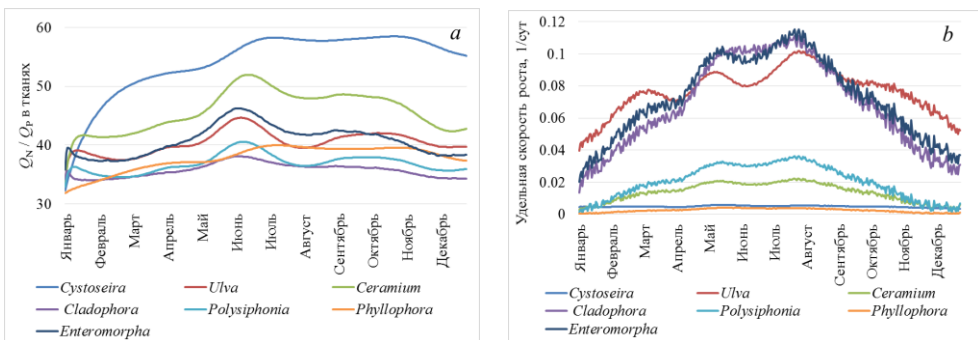
### Обсуждение результатов

Для верификации модели проводились численные эксперименты по имитации сезонной динамики процессов в донном фитоценозе. Управляющие переменные модели показаны на рис. 1. В данные по инсоляции был внесен суточный ход, отрицательные значения заменены нулевыми. Для имитации переменной облачности в полученный ряд был добавлен белый шум.



**Р и с. 1.** Управляющие переменные в имитационном эксперименте по моделированию сезонной динамики: средние концентрации нитратов, аммония и фосфатов в районе порта Ялты (2005–2010 гг.) [28] – *a*; сезонный ход температуры воды и интенсивности ФАР над Черным морем [29] – *b*

**F i g. 1.** Control variables in the experiment on simulating seasonal dynamics: average concentrations of nitrates, ammonium and phosphates in the Yalta port region (2005–2010) [28] – *a*; seasonal variation of water temperature and PAR over the Black Sea [29] – *b*



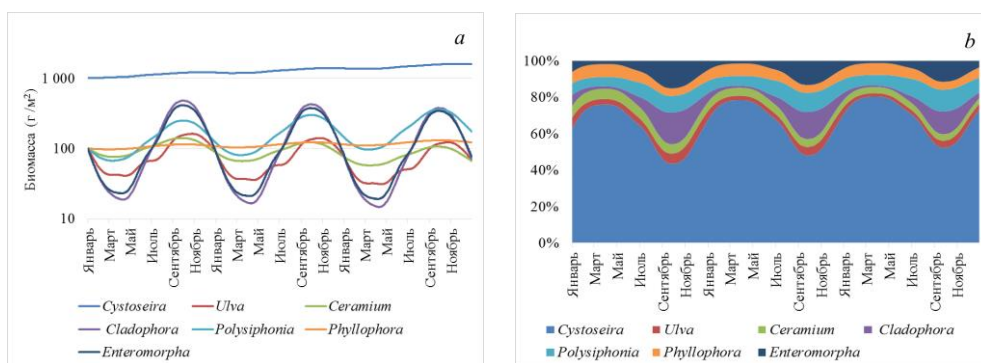
**Р и с. 2.** Соотношение N/P в тканях макроводорослей (*a*) и удельная скорость их роста (*b*)

**F i g. 2.** N/P ratio in the macroalgae tissues (*a*) and specific growth rate (*b*)

Из наблюдений известен довольно широкий диапазон соотношений биомасс различных видов макроводорослей, составляющих фитоценоз. В начальный момент в модели было задано следующее соотношение: 64% – цистозира, по 6% – каждый сопутствующий вид. Содержание азота и фосфора в тканях водорос-

лей задавалось равным половине уровня насыщения. Рис. 2, *a* иллюстрирует установление квазистационарного соотношения N/P в тканях, определяемого концентрацией азота и фосфора во внешней среде и скоростью роста водорослей (рис. 2, *b*).

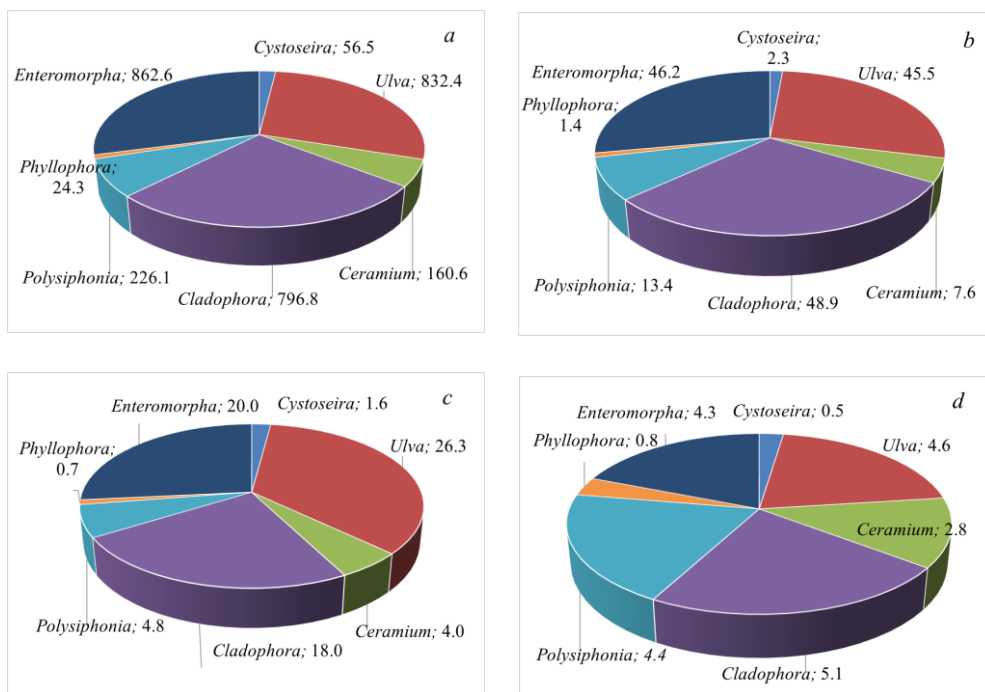
Полученные в модели квазистационарные соотношения N/P в тканях водорослей согласуются с экспериментальными данными, опубликованными в [14, 21, 30]. Отношение азота к фосфору в тканях водорослей изменяется в диапазоне 30–60 у разных видов и в зависимости от температуры воды и освещенности. Существенное увеличение потребности в биогенных элементах в связи с увеличением скорости роста в пик вегетационного периода не приводит к заметным изменениям соотношения азота и фосфора в тканях. По всей видимости, причиной этого является гибкий механизм адаптации водорослей к изменяющимся условиям, проявляющийся в увеличении скорости изъятия необходимых элементов из окружающей среды при их недостаточном содержании в тканях. Это увеличение может достигать 150% по сравнению с зимним уровнем поглощения. Полученные в модели удельные скорости роста водорослей не противоречат оценкам, известным по данным наблюдений [13]. На рис. 3 представлена сезонная динамика биомассы всех составляющих модельного фитоценоза и его структуры.



**Р и с. 3.** Моделирование сезонной динамики биомассы водорослей, составляющих донный фитоценоз, – *a* и структуры фитоценоза – *b*

**F i g. 3.** Modeling of seasonal biomass dynamics of the algae constituting bottom phytoplankton – *a* and the phytoplankton structure – *b*

В период с мая по ноябрь структура фитоценоза существенно меняется, биомасса однолетних видов увеличивается, в результате чего доля цистозеры снижается до 40%. Скорость протекания метаболических процессов у однолетних водорослей выше, чем у базифита (цистозеры), что связано с большей удельной поверхностью талломов [8, 12, 13, 31]. Соответственно, в расчете на килограмм сухого вещества количество поглощенных питательных веществ и выделенного кислорода этими видами выше. По результатам численного эксперимента были оценены объемы выделенных и поглощенных веществ тканями всех макроводорослей, составляющих фитоценоз.



**Р и с. 4.** Удельная масса поглощенных и выделенных веществ макроводорослями в течение года: изъятых нитратов и аммония (г N/кг/год) – *a*; изъятых фосфатов (г P/кг/год) – *b*; выделенного кислорода (кг O<sub>2</sub>/кг/год) – *c*; выделенного растворенного органического вещества (кг C/кг/год) – *d*

**Fig. 4.** Annual specific uptake and release of matter by macroalgae: uptake of nitrates and ammonium (g N/kg/year) – *a*; phosphate uptake (g P/kg/year) – *b*; released oxygen (kg O<sub>2</sub>/kg/year) – *c*; released dissolved organic matter (kg C/kg/year) – *d*

На рис. 4 представлена масса изъятых из морской воды азота и фосфора, рассчитанная по скорости роста водорослей и содержанию данных элементов в тканях. Величины изъятия можно также рассчитать по скоростям изъятия  $V_{NO_3}$ ,  $V_{NH_4}$ ,  $V_P$ , однако эти оценки будут завышены, поскольку водоросли в процессе своей жизнедеятельности выделяют растворенное органическое вещество, содержащее помимо углерода также органические соединения азота и фосфора.

На диаграммах рис. 4 массы поглощенных и выделенных веществ приведены в граммах соответствующего элемента на килограмм сухого веса тканей водорослей. Представляет также интерес рассмотреть то же распределение в долях, т. е. относительный вклад каждой составляющей фитоценоза в общий процесс поглощения неорганических соединений и выделения органики и кислорода (здесь предполагается, что биомассы всех составляющих фитоценоза в расчете на 1 м<sup>2</sup> площади равны между собой). Процентный вклад каждой составляющей донного фитоценоза в обменные процессы представлен в табл. 3.

Удельная масса поглощенных и выделенных макроводорослями веществ в течение года, % (при условии равенства биомасс всех составляющих)  
Annual specific uptake and release of matter (%) by macroalgae (provided the biomasses of all the components are equal)

Вид / Species	Изъятие / Uptake		Выделение / Release	
	азота / nitrogen	фосфора / phosphorus	кислорода / oxygen	органики / organic substance
<i>Cystoseira barbata</i>	1,9	1,4	2,1	2,4
<i>Ulva lactuca</i>	28,1	27,5	34,9	20,6
<i>Ceramium tenuicorne</i>	5,4	4,6	5,3	12,4
<i>Cladophora glomerata</i>	26,9	29,5	24,0	22,5
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	7,6	8,1	6,3	19,8
<i>Phyllophora truncata</i>	0,8	0,9	0,9	3,3
<i>Enteromorpha prolifera</i>	29,1	27,9	26,5	19,0

Как видим, влияние различных составляющих на процессы взаимодействия фитоценоза с окружающей средой весьма неодинаково. Наибольший вклад в очищение воды от биогенных соединений вносят зеленые водоросли – ульва, кладофора и энтероморфа. Эти же водоросли наиболее интенсивно выделяют кислород, способствуя аэрации придонного слоя воды. Вклад красных водорослей в процессы изъятия биогенных соединений не столь велик, при этом они более активно выделяют РОВ, чем зеленые водоросли (рис. 4, *d*). Что касается цистозир, то ее вклад (в удельном выражении) в процессы поглощения биогенных элементов и выделения кислорода невелик по сравнению с другими водорослями. Однако, учитывая тот факт, что в фитоценозе ее биомасса значительно превышает биомассу сопутствующих видов и эпифитов, вклад цистозир в процессы очищения вод и аэрацию достаточно большой. В табл. 4 приведены оценки массы поглощенных и выделенных веществ в расчете на 1 м<sup>2</sup> площади донного фитоценоза с учетом полученных в модели соотношений между его составляющими по биомассе в течение года.

К сожалению, информации для верификации модели по данным наблюдений в прибрежной зоне Крымского п-ова в настоящее время недостаточно. В литературных источниках опубликованы расчетные величины объемов выделения кислорода, поглощения нитратов и фосфатов, которые опираются на приблизительные оценки суммарной массы фитобентоса в полужамкнутых акваториях [2, 32]. Информация об интенсивности обменных процессов макрофитов в расчете на единицу массы отсутствует. Кроме того, в наших имитационных экспериментах использованы средние многолетние данные о температуре и освещенности поверхности моря, которые являются управляющими переменными для модельных расчетов. Таким образом, полученные модельные оценки можно сравнивать с натурными данными лишь по порядку величины. Такое сравнение дает удовлетворительный результат. Для выполнения более точных оценок нужны дополнительные исследования.

**Средняя биомасса и суммарные показатели интенсивности обменных процессов в фитоценозе в течение года по результатам имитационных экспериментов**  
**Annual average biomass and total indicators of intensity of the phytocenosis metabolic processes based on the results of the simulation experiments**

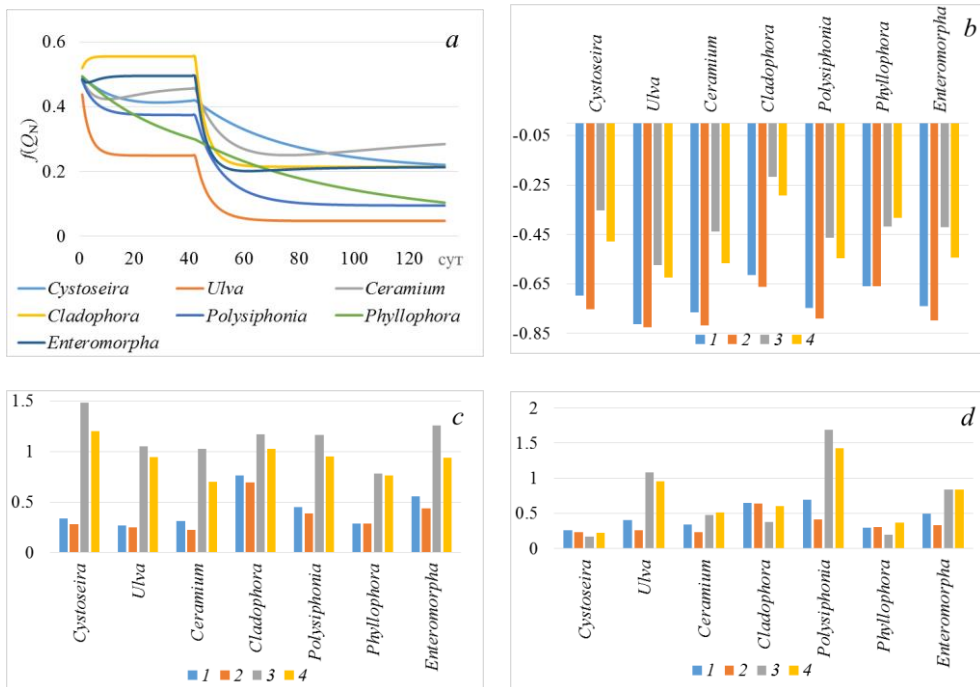
Виды макроводорослей / Macroalgae species	Средняя биомасса (г/м <sup>2</sup> ) / Average biomass (g/m <sup>2</sup> )	Изыято в течение года / Uptake during a year		Выделено в течение года / Release during a year	
		азота (г N/м <sup>2</sup> /год) / nitrogen (g N/m <sup>2</sup> /year)	фосфора (г P/м <sup>2</sup> /год) / phosphorus (g P/m <sup>2</sup> /year)	Кислорода (кг O <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> /год) / oxygen (kg O <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> /year)	POB (кг C/м <sup>2</sup> /год) / DOM (kg C/m <sup>2</sup> /year)
<i>Cystoseira barbata</i>	1119,65	63,22	2,59	1,76	0,60
<i>Ulya lactuca</i>	232,50	192,46	10,43	6,10	1,10
<i>Ceramium tenuicorne</i>	271,57	41,56	1,95	1,04	0,78
<i>Cladophora glomerata</i>	129,08	104,87	6,43	2,38	0,70
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	334,02	71,40	4,22	1,51	1,57
<i>Phyllophora truncata</i>	92,60	2,26	0,13	0,06	0,07
<i>Enteromorpha prolifera</i>	222,69	191,27	10,20	4,44	1,00

Имитационное моделирование позволяет изучать реакцию системы на различные изменения окружающей среды и получать количественные оценки возможных изменений. Было проведено несколько экспериментов по отслеживанию реакции модельного фитоценоза на изменение концентраций биогенных элементов в морской воде. Рассчитывалось установление квазистационарного состояния системы после скачкообразного изменения (в 10 раз) концентраций азота и фосфора в морской воде. Отслеживалось изменение скоростей изъятия, удельной скорости роста, содержания азота и фосфора в тканях. Установлено, что реакция системы на уменьшение концентраций зависит от молярного соотношения N/P в воде и их начальной концентрации. Так, при изначально высокой концентрации питательных веществ в воде ([NO<sub>3</sub>] = 23 μM, [NH<sub>4</sub>] = 5μM) относительное снижение удельной скорости роста существенно меньше, чем при низких концентрациях ([NO<sub>3</sub>] = 3 μM, [NH<sub>4</sub>] = 0,1 μM). Рис. 5, b – d иллюстрирует относительные изменения удельной скорости роста и скоростей изъятия биогенных элементов  $\left( \frac{\Delta V_{NO_3}}{V_{NO_3}}, \frac{\Delta V_P}{V_P} \right)$

для двух указанных выше концентраций соединений азота в воде и двух соотношений азота к фосфору: N/P = 10 и N/P = 20. На рис. 5, a показана динамика установления нового стационарного состояния системы, характеризуемого снижением относительного содержания азота (формула (4)) в тканях всех видов водорослей.

Видно, что 5 компонентов фитоценоза достаточно быстро адаптируются к изменившейся ситуации, при этом устанавливается новое квазистационар-

ное состояние с более низкими скоростями роста водорослей и увеличенными скоростями изъятия. Цистозира и филлофора вследствие низких скоростей протекания обменных процессов (табл. 1 и 2) не успевают за время проведения эксперимента прийти к стационарному состоянию, при этом азотлимитирующая функция (4) у них снижается, ограничивая скорость роста. При падении концентраций питательных веществ в 10 раз скорость роста водорослей уменьшается в диапазоне 20–60% при высокой начальной концентрации и 60–80% – при низкой. При соотношении N/P = 10 снижение удельных скоростей роста большей части макроводорослей меньше, а процентное увеличение скоростей изъятия – больше. Такое явление объясняется тем, что лимитирующим элементом для всех водорослей при увеличении отношения N/P выступает фосфор.



**Р и с. 5.** Относительные изменения характеристик системы при скачкообразном уменьшении в 10 раз концентраций азота и фосфора в морской воде: степени насыщения тканей азотом (при начальных концентрациях  $[\text{NO}_3] = 3 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 0,1 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 10$ ) – *a*; удельной скорости роста – *b*; скорости изъятия азота – *c*; скорости изъятия фосфора – *d*. 1 –  $[\text{NO}_3] = 3 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 0,1 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 10$ ; 2 –  $[\text{NO}_3] = 3 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 0,1 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 20$ ; 3 –  $[\text{NO}_3] = 23 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 5 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 10$ ; 4 –  $[\text{NO}_3] = 23 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 5 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 20$

**F i g. 5.** Relative changes in the system characteristics at the 10-fold drop of the nitrogen and phosphorus concentrations in seawater: tissue saturation with nitrogen (at initial concentrations  $[\text{NO}_3] = 3 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 0.1 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 10$ ) – *a*; specific growth rate – *b*; nitrogen uptake rate – *c*; phosphorus uptake rate – *d*. 1 –  $[\text{NO}_3] = 3 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 0,1 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 10$ ; 2 –  $[\text{NO}_3] = 3 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 0,1 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 20$ ; 3 –  $[\text{NO}_3] = 23 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 5 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 10$ ; 4 –  $[\text{NO}_3] = 23 \mu\text{M}$ ,  $[\text{NH}_4] = 5 \mu\text{M}$ ,  $\text{N/P} = 20$

Минимальное снижение скорости роста демонстрирует кладофора, максимальное – ульва, церамиум, полисифония и энтероморфа, особенно при

низких начальных концентрациях азота и фосфора в тканях. Растения увеличивают скорость поглощения питательных веществ, чтобы поддерживать внутренние резервы в условиях дефицита. Максимальный рост скорости изъятия может достигать 150% по сравнению с начальной скоростью. Разные виды реагируют на снижение резервов азота и фосфора по-разному, но все устанавливают новое квазистационарное отношение N/P в тканях, адаптируясь к изменившимся условиям существования. Такая гибкость позволяет макроводорослям увеличивать свою биомассу даже при низких концентрациях питательных веществ в воде.

### Заключение

Предлагаемая имитационная модель дает достаточно адекватные оценки объемов поглощенных и выделяемых донным фитоценозом веществ и может быть использована в качестве блока экологической модели прибрежной зоны. Помимо этого, модель можно применять для описания марикультуры макроводорослей в комплексной экологической модели, включающей в себя объекты марикультуры. Имитационные эксперименты с моделью дают материал для изучения реакции системы на изменения внешних воздействий, таких как температура, освещенность, концентрация биогенных элементов в морской воде. Это необходимо для лучшего понимания динамики обменных процессов, протекающих в прибрежной зоне моря. Но при проведении таких экспериментов обязательным условием является помещение водорослей в модельную «природную среду», т. е. создание в модели конкурентного взаимодействия между объектами макроводорослей. Это возможно только в рамках комплексной химико-биологической модели. Дополнительное влияние на функционирование фитоценоза оказывает динамика водных масс, поэтому включение гидродинамического блока в модель экосистемы также является обязательным условием получения адекватных оценок. В этом ключе данную работу можно рассматривать как необходимый первый шаг, позволяющий лучше понять внутреннюю динамику модели.

Ограничения полученных результатов и выводов связаны в первую очередь с оценками фотосинтетических и кинетических параметров системы. Для уточнения значений данных характеристик необходимы дальнейшие лабораторные эксперименты.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ковардаков С. А., Ковригина М. А., Измestьева Н. П.* Донный фитоценоз в акватории до мыса Айя и его вклад в процессы самоочищения // Системы контроля окружающей среды: средства и мониторинг. Севастополь : Морской гидрофизический институт НАН Украины, 2004. С. 250–257.
2. *Chopin T.* Aquaculture, Integrated Multi-trophic (IMTA) // Sustainable Food Production / Ed. P. Christou. New-York : Springer, 2013. P. 184–206. doi:10.1007/978-1-4614-5797-8\_173
3. *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. No. 433. P. 148–156. doi:10.1016/j.aquaculture.2014.05.034



4. *Chopin T.* The renewed interest in the cultivation of seaweeds, as the inorganic extractive component of Integrated Multi-Trophic Aquaculture (IMTA) systems, and for the ecosystem services they provide, and novel applications through biorefinery in a circular economy approach. *Bulletin of Aquaculture Association of Canada*. 2017. No 1. P. 13–18. URL: [https://www.researchgate.net/publication/323722247\\_Bulletin\\_of\\_the\\_Aquaculture\\_Association\\_of\\_Canada\\_2017-1\\_Aquaculture\\_Canada\\_and\\_Sea\\_Farmers\\_2017\\_-\\_Seaweed\\_Symposium](https://www.researchgate.net/publication/323722247_Bulletin_of_the_Aquaculture_Association_of_Canada_2017-1_Aquaculture_Canada_and_Sea_Farmers_2017_-_Seaweed_Symposium) (date of access 08.11.2019).
5. *Latala A.* Photosynthesis and respiration of some marine benthic algae from Spitsbergen // *Polar Research*. 1990. Vol. 8, iss. 2. P. 303–307. <https://doi.org/10.3402/polar.v8i2.6822>
6. *Taylor R. B., Peek J. T. A., Rees T. A. V.* Scaling of ammonium uptake by seaweeds to surface area:volume ratio:geographical variation and the role of uptake by passive diffusion // *Marine Ecology Progress Series*. 1998. Vol. 169. P. 143–148. doi:10.3354/meps169143
7. *Johansson G., Snoeijis P.* Macroalgal photosynthetic responses to light in relation to thallus morphology and depth zonation // *Marine Ecology Progress Series*. 2002. Vol. 244. P. 63–72. doi:10.3354/meps244063
8. *King R. J., Schramm W.* Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations // *Marine Biology*. 1976. Vol. 37. P. 215–222. <https://doi.org/10.1007/BF00387606>
9. *Nielsen S. L., Sand-Jensen K.* Allometric scaling of maximal photosynthetic growth rate to surface/volume ratio // *Limnology and Oceanography*. 1990. Vol. 35, iss. 1. P. 177–181. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.1.0177>
10. *Gordillo F. J. L., Dring M. J., Savidge G.* Nitrate and phosphate uptake characteristics of three species of brown algae cultured at low salinity // *Marine Ecology Progress Series*. 2002. Vol. 234. P. 111–118. doi:10.3354/meps234111
11. Growth and nutrient bioextraction of *Gracilaria chorda*, *G. vermiculophylla*, *Ulva prolifera*, and *U. compressa* under hypo- and hyper-osmotic conditions / H. Wu [et al.] // *Algae*. 2018. Vol. 33, iss. 4. P. 329–340. doi:10.4490/algae.2018.33.11.13
12. *Hein M., Pedersen M. F., Sand-Jensen K.* Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae // *Marine Ecology Progress Series*. 1995. Vol. 118. P. 247–253. doi:10.3354/meps118247
13. *De los Santos C. B., Pérez-Lloréns J. L., Vergara J. J.* Photosynthesis and growth in macroalgae: linking functional-form and power-scaling approaches // *Marine Ecology Progress Series*. 2009. Vol. 377. P. 113–122. doi:10.3354/meps07844
14. Seasonal variations in nitrate reductase activity and internal N pools in intertidal brown algae are correlated with ambient nitrate concentrations / E. B. Young [et al.] // *Plant Cell & Environment*. 2007. Vol. 30, iss. 6. P. 764–774. doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01666.x
15. *Васечкина Е. Ф., Филиппова Т. А.* Моделирование биохимических процессов в бентосных фитопленках прибрежной зоны // *Морской гидрофизический журнал*. 2019. Т. 35, № 1. С. 52–69. doi:10.22449/0233-7584-2019-1-52-69
16. *Мильчакова Н. А.* Состояние макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающих особо охраняемых природных территорий (Крым, Черное море) // *Гидробиологические исследования*. 2015. С. 506–523. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/547> (дата обращения: 09.11.2019).
17. *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. doi:10.4319/lo.1969.14.4.0521
18. *Миничева Г. Г., Косенко М. Н., Швец А. В.* Фитобентос Большого и Малого филофорных полей как отражение современного экологического состояния северо-западной части Черного моря // *Морський екологічний журнал*. 2009. Т. 8, № 4. С. 24–40. URL: <http://www.imb.odessa.ua/books/201610/563.pdf> (дата обращения: 07.11.2019).
19. *Milchakova N.* Marine Plants of the Black sea. An illustrated field guide. Sevastopol : Digit Print, 2011. 144 p. <https://doi.org/10.21072/978-966-02-5801-3>

20. Ecological physiology of aquatic phototrophic organisms. The field guide to *Ulva* species found in the Black, Azov, Caspian Seas and Eastern Baltic / D. F. Afanasyev [et al.]. Moscow : Publishing house "Pero", 2016. 51 p.
21. Kesava R. Ch., Indusekhar V. K. Carbon, Nitrogen & Phosphorus Ratios in Seawater & Seaweeds of Saurashtra, North West Coast of India // Indian Journal of Marine Sciences. 1987. Vol. 16. P. 117–121. URL: [http://nopr.niscair.res.in/bitstream/123456789/38489/1/IJMS%2016\(2\)%20117-121.pdf](http://nopr.niscair.res.in/bitstream/123456789/38489/1/IJMS%2016(2)%20117-121.pdf) (date of access 07.11.2019).
22. Effects of environmental parameters on net photosynthesis of a free-living brown seaweed, *Cystoseira barbata formarepens*: determination of optimal photosynthetic culture conditions / D. Baghdadli [et al.] // Journal of Applied Phycology. 1990. Vol. 2. P. 281–287. doi:10.1007/BF02179786
23. Dangan-Galon F. D., Dumilag R. V., Ganzon-Forbes E. Photosynthesis-irradiance curves of four marine macroalgae from Bolinao, Pangasinan and Calatagan, Batangas, Philippines // Scholarly Journal of Scientific Research and Essay (SJSRE). 2013. Vol. 2, iss. 8. P. 134–138. URL: <https://scholarly-journals.com/sjsre/publications/2013/December/Abstract/Floredel%20%20et%20al.htm> (date of access: 07.11.2019).
24. Wallentinus I. Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thal- lus morphologies // Marine Biology. 1984. Vol. 80. P. 215–225. doi:10.1007/BF02180189
25. Rees T. A. V. Safety factors and nutrient uptake by seaweeds // Marine Ecology Progress Series. 2003. Vol. 263. P. 29–42. doi:10.3354/meps263029
26. Поповичев В. Н., Егоров В. Н. Кинетические закономерности фосфорного обмена черноморской бурой водоросли *Cystoseira barbata* // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8, № 1. С. 55–66. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1000> (дата обращения: 10.11.2019).
27. Runcie J. W., Ritchie, R. J., Larkum, A. W. D. Uptake kinetics and assimilation of inorganic nitrogen by *Catenella nipae* and *Ulva lactuca* // Aquatic Botany. 2003. Vol. 76, iss. 2. P. 155–174. doi:10.1016/S0304-3770(03)00037-8
28. Оценка гидрохимического режима прибрежных вод Ялтинского залива / Е. Е. Совга [и др.] // Морской гидрофизический журнал. 2014. № 3. С. 48–59.
29. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Черного моря / З. З. Финенко [и др.] // Океанология. 2002. Т. 42, № 1. С. 60–75.
30. 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. doi:10.4319/lo.1983.28.3.0568
31. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей / К. М. Хайлов [и др.]. Киев : Наукова думка, 1992. 280 с. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1464> (дата обращения: 09.11.2019).
32. Ковардаков С. А., Празукин А. В. Структурно-функциональные характеристики донного фитопланктона бухты Круглой (Севастополь) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2012. Вып. 7. С. 138–148. URL: [http://irbis-nbuv.gov.ua/cgi-bin/опac/search.exe?I21DBN=LINK&P21DBN=UJRN&Z21ID=&S21REF=10&S21CNR=20&S21STN=1&S21FMT=ASP\\_meta&C21COM=S&2\\_S21P03=FILEA=&2\\_S21STR=ecooo\\_2012\\_7\\_18](http://irbis-nbuv.gov.ua/cgi-bin/опac/search.exe?I21DBN=LINK&P21DBN=UJRN&Z21ID=&S21REF=10&S21CNR=20&S21STN=1&S21FMT=ASP_meta&C21COM=S&2_S21P03=FILEA=&2_S21STR=ecooo_2012_7_18) (дата обращения: 10.11.2019).

Об авторах:

**Васечкина Елена Фёдоровна**, заместитель директора по научно-методической и образовательной работе, ФГБУН ФИЦ МГИ (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

**Филиппова Татьяна Александровна**, инженер отдела системного анализа, ФГБУН ФИЦ МГИ (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