НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [551.464.621:581.13](265.54.04)

**ОСОБЕННОСТИ ВРЕМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОДЕРЖАНИЯ КИСЛОРОДА
В ЗАРОСЛЯХ *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753 В БУХТЕ ВОЕВОДА
(АМУРСКИЙ ЗАЛИВ, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**© 2021 г. Ю. А. Барабанщиков¹, П. Я. Тищенко¹, П. Ю. Семкин¹, В. И. Звалинский¹,
Т. А. Михайлик², П. П. Тищенко¹¹Тихоокеанский океанологический институт имени В. И. Ильичёва ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация²Санкт-Петербургский филиал ВНИРО (ГосНИОРХ имени Л. С. Берга),
Санкт-Петербург, Российская ФедерацияE-mail: biw90@mail.ruПоступила в редакцию 14.08.2020; после доработки 10.11.2020;
принята к публикации 11.03.2021; опубликована онлайн 23.03.2021.

В настоящее время мелководные бассейны с лугами *Zostera marina* L. рассматривают в качестве поглотителей атмосферного углекислого газа, способных сдерживать увеличение его концентрации. Благодаря своей высокой продуктивности взморник выделяет в среду большое количество кислорода. Для установления особенностей проявления продукционной активности мелководных бассейнов, покрытых лугами *Z. marina*, на примере бухты Воевода (Амурский залив, Японское море) проведён мониторинг гидрологических и продукционных параметров с различными интервалами измерений. Наблюдения продолжались 8,5 мес. (22.09.2012–07.06.2013). В зарослях *Z. marina* на глубине 4 м измеряли температуру, солёность, флуоресценцию хлорофилла и мутность с помощью гидрологической станции Water Quality Monitor с интервалом 3 часа. Малоинерционным оптическим кислородным датчиком ARO-USB определяли концентрацию растворённого кислорода с интервалом 1 час. Установлено два типа изменчивости содержания кислорода в среде: 1) долгопериодная изменчивость, обусловленная сезонными изменениями среды; 2) суточная в период ледостава, определяемая интенсивностью проникновения фотосинтетически активной радиации в подлёдную воду. В осенний сезон отмечены низкие концентрации кислорода, достигающие уровня гипоксии. Для зимнего и весеннего периодов содержание кислорода находилось, как правило, на уровне 100–130 % от насыщения. Высокую суточную изменчивость наблюдали в период ледостава, в отсутствие снега. В феврале амплитуда суточных колебаний концентрации кислорода достигала 730 мкмоль·кг⁻¹, с трёхкратным пересыщением по отношению к атмосферному O₂. Установлено, что максимальная скорость продукции кислорода, отнесённая к 1 г сырой массы *Z. marina*, составляет 6,5 мг O₂·час⁻¹·г⁻¹. Суточная динамика кислорода в морской воде проанализирована в связи с физиологическими особенностями *Z. marina* (воздухоносные полости в побегах играют важную роль в динамике кислорода в среде), а также в связи с короткопериодными приливами.

Ключевые слова: *Zostera marina* L., макрофиты, растворённый кислород, бухта Воевода, Амурский залив, Японское море

В настоящее время существует много доказательств, что в Мировом океане происходят такие глобальные изменения, как деоксигенация и ацидификация (Dore et al., 2009 ; Schmodtko et al., 2017). Эти изменения затрагивают как прибрежные воды, так и открытую часть Мирового океана, причём объяснения им даются с разных позиций. Большинство исследователей связывает глобальные изменения открытого океана с потеплением, которое уменьшает растворимость кислорода и приводит к стагнации вод, то есть к уменьшению скорости переноса кислорода с поверхностных горизонтов в глубинные слои океана. Изменения в прибрежных акваториях объясняют главным образом эвтрофикацией, то есть их обогащением биогенными веществами, а также увеличением интенсивности продукции и деструкции органического вещества (De Jonge et al., 2002). Ацидификацию Мирового океана связывают, как правило, с ростом концентрации углекислого газа в атмосфере (Dore et al., 2009).

Мелководные бассейны с лугами *Zostera marina* Linnaeus, 1753 рассматривают в качестве поглотителей атмосферного углекислого газа, способных, благодаря своей высокой продуктивности, сдерживать дальнейшее увеличение его содержания (Blue Carbon..., 2009). Очевидно, что в результате фотосинтетической активности *Z. marina* происходят не только поглощение углекислого газа и образование органического вещества (вегетативные и генеративные побеги и корневища), но и выделение в среду кислорода, что подтверждено прямыми измерениями его продукции, валовые значения которой могут достигать $2 \text{ мг O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$ на 1 г сырой массы (Бергер, 2011). Ранее было установлено, что направленность биогеохимических процессов в бухте Воевода (Амурский залив, Японское море), где произрастают луга *Z. marina*, определяется сезонной изменчивостью процессов продукции/деструкции органического вещества (Барабанщиков и др., 2015). Было предположено, что в зимний сезон интенсивность продукционных процессов у дна выше, чем на поверхности, благодаря участию *Z. marina*. Доминирование продукционной активности в придонных горизонтах в зимний сезон обуславливает увеличение концентрации кислорода и уменьшение парциального давления углекислого газа придонных вод в сравнении с таковым поверхностного слоя (Барабанщиков и др., 2015). Также было установлено, что продукционная активность *Z. marina* имеет не только сезонную, но и суточную изменчивость (Харламенко и др., 1994).

Цель данной работы — установить особенности проявления продукционной активности мелководных бассейнов, покрытых лугами *Z. marina*, на примере бухты Воевода (Амурский залив, Японское море) с помощью мониторинга гидрологических и продукционных параметров с различными интервалами измерений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Бухта Воевода располагается в восточной части мористого района Амурского залива (залив Петра Великого, Японское море), глубоко вдаваясь в западное побережье острова Русский (рис. 1).

Составными частями бухты Воевода в северном её секторе являются бухты Круглая и Мелководная. Акватория бухты Воевода имеет площадь около 4 км^2 , бухты Мелководная — около $2,4 \text{ км}^2$ (Люция северо-западного..., 1996). Берега, прилегающие к входным мысам бухт, — возвышенные и приглубые; во внутренней части — низкие. У низменных берегов побережье мелководное; обычно глубины 10 м удалены от берега на расстояние около 1 км. Дно каменистое; у низменных берегов — песчаное и песчано-илистое. С востока в бухту впадает река Русская, протяжённость которой составляет около 6 км, питание в основном дождевое, а расход в течение года изменяется от $0,2$ до $2,0 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$. В бухте Воевода обнаружено шесть участков, занятых зарослями *Z. marina*, которые располагаются в верхней сублиторали на глубинах не более 10 м и характеризуются наличием илистых и илисто-песчаных грунтов. Луга *Z. marina* расположены

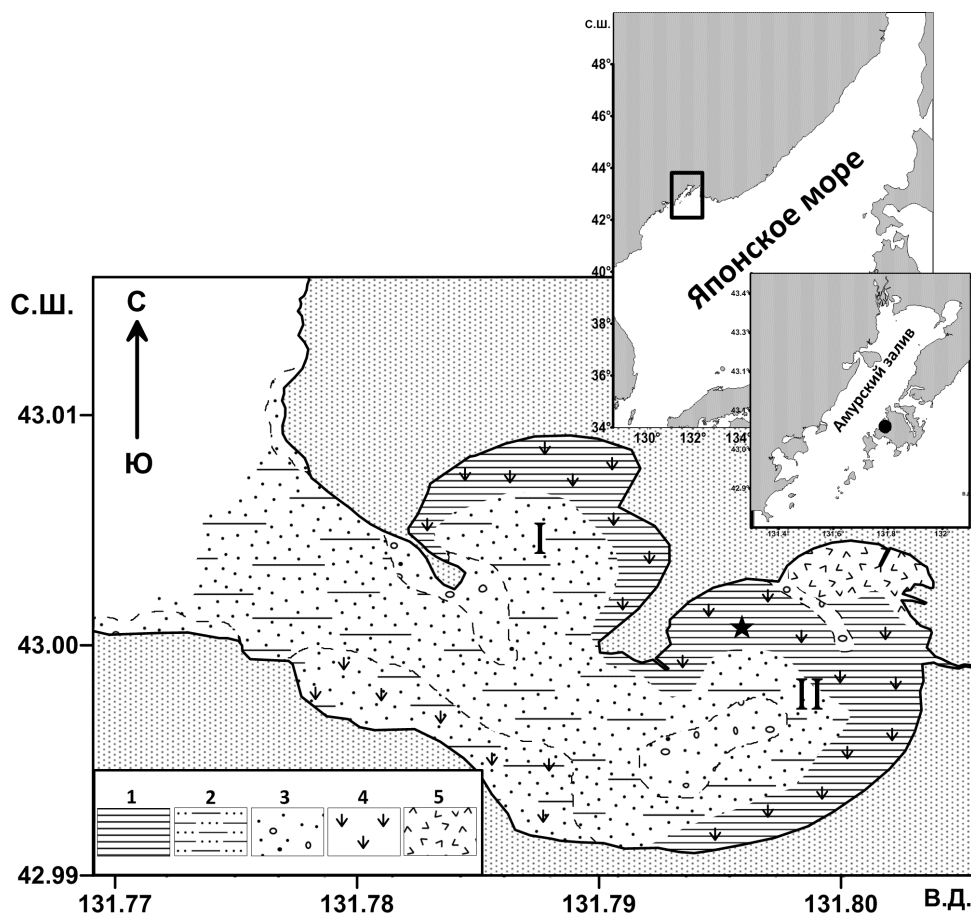


Рис. 1. Карта донных ландшафтов и донных биоценозов в бухте Воевода: I — бухта Круглая; II — бухта Мелководная; 1 — глинистый ил; 2 — глинистый ил, песчаник; 3 — песок, камень; 4 — луга *Zostera marina* L.; 5 — поселение устриц *Crassostrea gigas*; ★ — точка установки гидрологической станции Water Quality Monitor

Fig. 1. Map of bottom landscapes and bottom biocenoses in the Voevoda Bay: I – the Kruglaya Bay, II – the Melkovodnaya Bay; 1 – clayey silt; 2 – clayey silt, sandstone; 3 – sand, stone; 4 – *Zostera marina* L. meadows; 5 – oyster *Crassostrea gigas* colony; ★ – Water Quality Monitor hydrological station setting point

в спокойных, защищённых от волнового воздействия местах — на южном мелководье бухт Воевода, Круглая и Мелководная (рис. 1). Самые обширные участки зарослей *Z. marina* зарегистрированы в кутовых частях бухт Круглая и Мелководная, где взморник образует луга 900×400 м и 1000×500 м соответственно. В этой акватории плотность биомассы *Z. marina* достигает 3 кг сырой массы на 1 м² при проективном покрытии 100 %. В среднем для всей бухты Воевода биомасса взморника составляла 0,5–1,5 кг сырой массы на 1 м² (Барabanшиков и др., 2018).

На период с 22.09.2012 по 07.06.2013 в бухте Мелководная (см. рис. 1) на глубине 4 м была установлена мониторинговая гидрологическая станция Water Quality Monitor (WQM, WET Labs). Координаты станции — 42°59.978'N, 131°47.659'E. Она была оснащена датчиками давления, температуры, электропроводности, флуоресценции хлорофилла, мутности. Станция WQM оснащена автоматической системой промывки датчиков жидкостью, уничтожающей биообрастание, и чистки оптических окон. На станции был установлен малоинерционный оптический кислородный датчик ARO-USB (Япония). Его показания сравнивали с показаниями, полученными с применением автоматизированного варианта метода Винклера (Talley et al., 2004) в диапазоне температур +5...+29 °C. Вносимая поправка зависела от температуры; показания датчика кислорода корректировали в соответствии с эмпирическим соотношением:

$$[O_2]_{cor}(ml \cdot l^{-1}) = [O_2]_{meas} - 1,075 + 0,04 \cdot t, \quad (1)$$

где $[O_2]_{cor}$ и $[O_2]_{meas}$ — исправленные и измеренные концентрации кислорода, $ml \cdot l^{-1}$;
 t — температура, $^{\circ}C$.

При получении соотношения (1) использовали девять измерений; $R^2 = 0,97$.

В течение 8,5 мес. каждые 3 ч производили запись показаний датчиков температуры, солёности, флуоресценции хлорофилла a и мутности с интервалом в 1 с в течение 5 мин. Датчик ARO-USB регистрировал концентрацию кислорода с интервалом в 1 ч. Для каждых суток были получены средние значения показаний датчиков.

Для анализа результатов оценена интенсивность (I) падающей на поверхность льда фотосинтетически активной радиации для февраля 2013 г. Её величина, зависящая от времени года и астрономических характеристик, рассчитана для безоблачного неба по формуле:

$$[I] = [I_0] \cdot \sin(h), \quad (2)$$

где h — высота Солнца над горизонтом;

$[I_0]$ — солнечная постоянная, когда Солнце находится в зените, $[I_0] \approx 1670 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (Kirk, 1992).

Высоту Солнца h для Северного полушария определяли по основной астрономической формуле (Бартенева и др., 1971):

$$\sin(h) = \cos(\phi) \cdot \cos(\delta) \cdot \cos(\tau) + \sin(\phi) \cdot \sin(\delta), \quad (3)$$

где ϕ — географическая широта;

δ — склонение, $\delta = 23^{\circ} \times \cos(2\pi \times (N+9)/365)$ (N — порядковый номер дня года, начиная с 1 января);

τ — часовой угол, $\tau = 2\pi \times t/24$ (t — время суток, час).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонная изменчивость гидрологических параметров придонной воды бухты Воевода на мониторинговой станции WQM за период 22.09.2012–07.06.2013, основанная на среднесуточных результатах (рис. 2), является типичной для исследуемых широт.

В момент постановки станции температура придонной воды составляла около $+20^{\circ}C$, а солёность — около 31,5 ‰. Характерными чертами, присущими осеннему периоду, являются понижение температуры воды и значительные флуктуации солёности, обусловленные прибрежным стоком пресной воды и сильным ветровым перемешиванием вод. С 9 декабря по 2 апреля бухта покрыта льдом (этот интервал отмечен на рис. 2 красными вертикальными линиями). В период ледостава мелкомасштабные флуктуации температуры и солёности исчезают, поскольку отсутствует ветровое перемешивание. Температура придонных вод в это время близка к температуре замерзания. Солёность придонных вод с декабря по начало марта возрастает, достигая значения 34,20 ‰, что обусловлено льдообразованием. С начала марта до разрушения ледяного покрова солёность уменьшается, что связано с таянием льда [его солёность — около 6 ‰ (Звалинский и др., 2010)] в дневное время и поступлением талой воды через поры льда в подледную воду. После вскрытия льда происходит дальнейшее сезонное повышение температуры и понижение солёности, что сопровождается флуктуациями параметров, обусловленными ветровым перемешиванием.

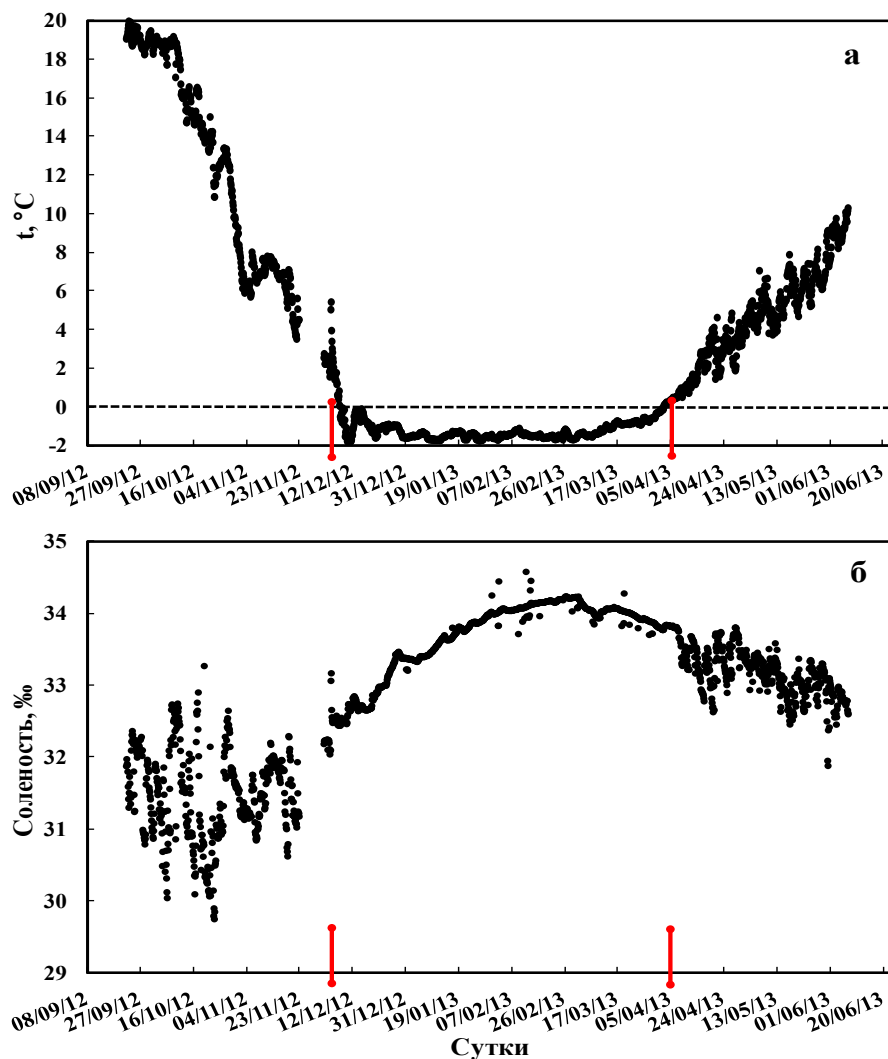


Рис. 2. Временная изменчивость параметров (а — температура, °С; б — солёность, ‰) в придонной воде бухты Воевода 22.09.2012–07.06.2013 на станции WQM (42°59.978'N, 131°47.659'E). Красными линиями отмечен период ледостава

Fig. 2. Temporal variability of indicators (a – temperature, °C; б – salinity, ‰) in the bottom water of the Voevoda Bay on 22.09.2012–07.06.2013 at WQM hydrological station (42°59.978'N, 131°47.659'E). Red lines mark the freeze-up period

Результаты измерений оптическим датчиком ARO-USB концентрации растворённого кислорода и степени насыщения в придонных водах представлены на рис. 3а и б соответственно. Степень насыщения рассчитывали по уравнению, предложенному в работе (Weiss, 1970). Полученные результаты демонстрируют два типа изменчивости концентрации кислорода и степени его насыщения: 1) долгопериодную изменчивость, обусловленную сезонными изменениями среды; 2) короткопериодную (суточную) изменчивость. Следует отметить, что долгопериодные изменения степени насыщения вод кислородом мало отклоняются от состояния 100 % от насыщения; исключениями являются осенний сезон и январь 2013 г. Короткопериодные изменения, как правило, представляют собой положительные отклонения относительно «базовой линии» долгопериодных изменений. В нашем случае «базовая линия» находится в диапазоне 100–130 % от степени насыщения кислородом (рис. 3б). Амплитуда этих изменений может быть очень широкой, достигая в некоторых случаях трёхкратного пересыщения воды по отношению к кислороду воздуха.

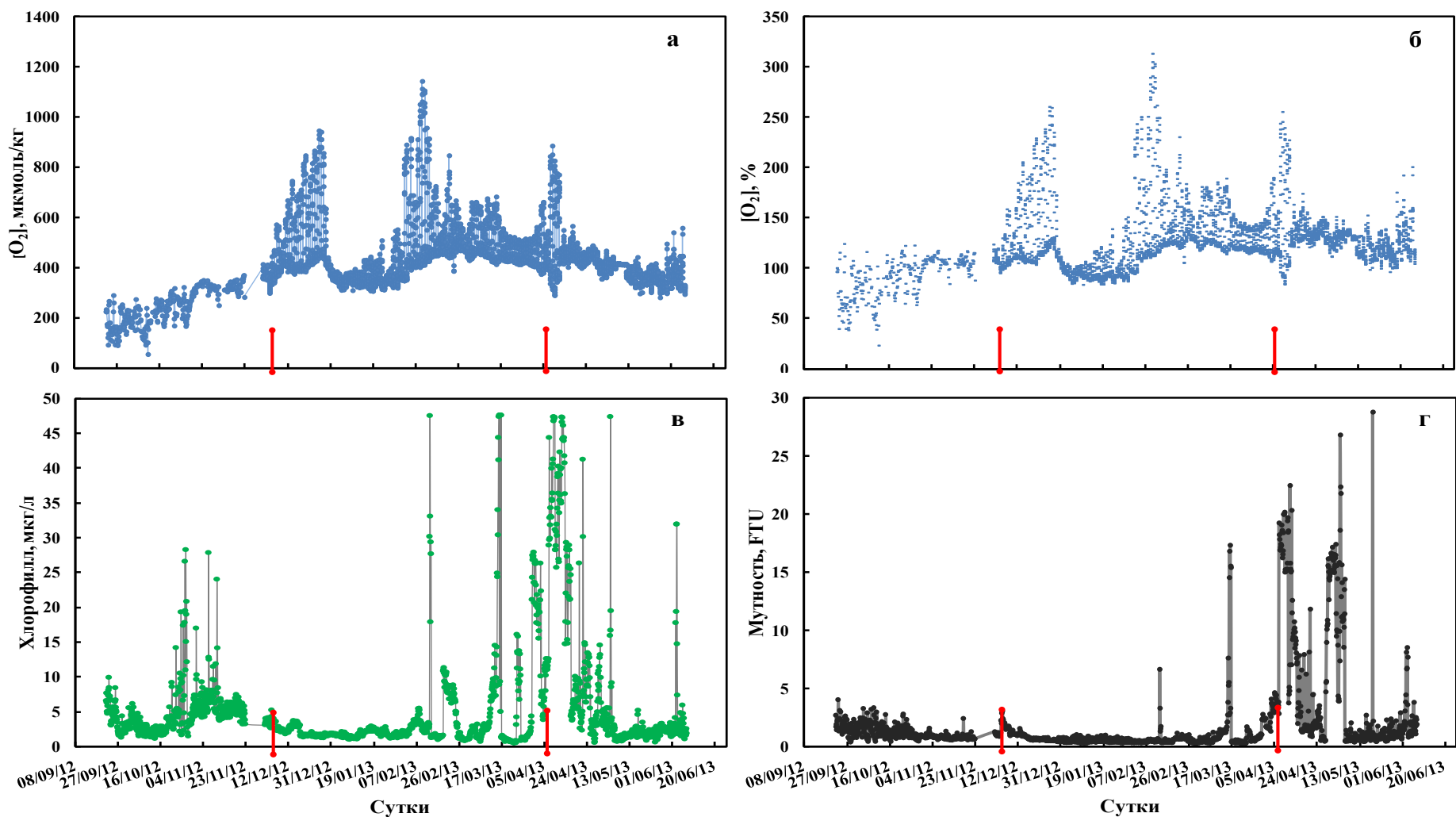


Рис. 3. Временная изменчивость параметров (а — концентрация растворённого кислорода, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$; б — степень насыщения кислородом, %; в — концентрация хлорофилла, $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$; г — мутность, Formazin Turbidity Unit, FTU) в придонной воде бухты Воевода 22.09.2012–07.06.2013 на станции WQM ($42^{\circ}59.978'N$, $131^{\circ}47.659'E$). Красными линиями отмечен период ледостава

Fig. 3. Temporal variability of indicators (а – dissolved oxygen content, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$; б – oxygen saturation degree, %; в – chlorophyll concentration, $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$; г – turbidity, Formazin Turbidity Unit, FTU) in the bottom water of the Voevoda Bay on 22.09.2012–07.06.2013 at WQM hydrological station ($42^{\circ}59.978'N$, $131^{\circ}47.659'E$). Red lines mark the freeze-up period

Временная изменчивость флуоресценции хлорофилла и мутности (рис. 3в, г) демонстрирует два сезонных пика — в ноябре и в начале апреля, в момент вскрытия льда в бухте. Полученные результаты подтверждают факт весеннего и осеннего цветения фитопланктона, характерного для открытой части Японского моря (Yamada & Ishizaka, 2005) и для его прибрежной части (Tishchenko et al., 2020c). Следует отметить, что осеннее цветение фитопланктона никак не отразилось на содержании кислорода (см. рис. 3). Напротив, весеннее цветение фитопланктона вызвало положительные флуктуации в концентрации O_2 . Данное явление сопровождалось высокой мутностью воды (см. рис. 3г), что обусловлено, очевидно, поступлением накопившегося в зимний сезон на поверхности льда аэрозоля в период вскрытия льда и интенсивного его таяния.

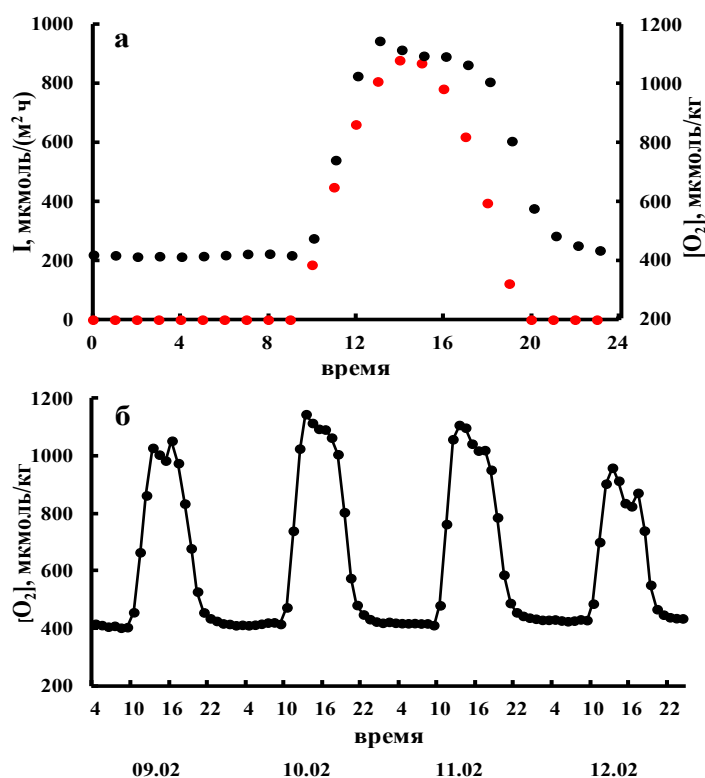


Рис. 4. Суточная изменчивость в бухте Воевода: а — интенсивность света, I , μmol квантов· м^{-2} · ч^{-1} (красные точки) и концентрация кислорода, $\mu\text{mol}\cdot\text{кг}^{-1}$ (чёрные точки) (10.02.2013); б — концентрация кислорода, $\mu\text{mol}\cdot\text{кг}^{-1}$ (09.02.2013–12.02.2013)

Fig. 4. Daily variability in the Voevoda Bay: а – light intensity, I , μmol quanta· m^{-2} · h^{-1} (red dots) and oxygen concentration, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$ (black dots) (10.02.2013); б – oxygen concentration, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$ (09.02.2013–12.02.2013)

Установлено, что суточные аномалии содержания кислорода связаны с изменениями дневного света (рис. 4а). На наш взгляд, суточные вариации концентрации растворённого кислорода (рис. 4б) обусловлены фотосинтетической активностью *Z. marina* и её физиологическими особенностями. Амплитуды суточных изменений степени насыщения морской воды кислородом примерно в 2–2,7 раза превышают значения «базовой линии» (см. рис. 3б). Подобные амплитуды суточных изменений степени насыщения воды кислородом в лугах *Z. marina* были зарегистрированы ранее (Long et al., 2019). Различие между нашими измерениями и результатами цитируемой выше работы заключается в значении содержания O_2 «базовых линий». По нашим данным, это значение находится в диапазоне 100–130 % от насыщения; в работе (Long et al., 2019) — в диапазоне 50–75 % от насыщения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Важной особенностью *Z. marina* является её высокая продукционная способность: средняя величина «чистой продукции» составляет $4,8 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (McRoy, 1974). Высокая продуктивность *Z. marina* создаёт условия для пересыщения воды по отношению к кислороду воздуха, вплоть до образования на поверхности листьев *Z. marina* пузырьков воздуха с повышенным содержанием в них кислорода (Long et al., 2019). Однако существует и обратная сторона высокой продуктивности *Z. marina* — формирование илистых донных отложений, содержащих значительные концентрации органического вещества (Van Katwijk et al., 2010). Диагенез органического вещества в донных отложениях в местах произрастания *Z. marina* приводит к сульфатредукции, что может служить причиной гибели лугов (Pedersen et al., 2004). Исследования донных отложений бухты Воевода подтвердили, что сульфатредукция является важным проявлением раннего диагенеза органического вещества в этом бассейне (Тищенко и др., 2020a, b). Иначе говоря, восстановленные осадки бухты изымают кислород из водной среды. Именно поэтому долгопериодная изменчивость содержания кислорода в воде определяется соотношениями потоков, которые обусловлены продукцией кислорода в среде (фотосинтез), инвазией/эвазией кислорода на границе раздела вода — атмосфера и поглощением кислорода донными осадками.

В начале наблюдений (сентябрь 2012 г.) концентрация O_2 была низкой, около $160 \text{ мкмоль} \cdot \text{кг}^{-1}$, или 60 % от насыщения. Высокая температура и интенсивное разложение генеративных листьев *Z. marina*, которые интенсивно опадают в конце июля — начале августа (Лысенко, 1985 ; Паймеева, 1984), являются главными причинами низкой концентрации кислорода и степени насыщения вод. Флуктуации солёности и содержания O_2 (см. рис. 2, 3) вызваны ветровым перемешиванием, которое в конце сентября — начале октября представляет собой обычное явление и приводит к усилению поглощения кислорода донными осадками. Минимальная концентрация O_2 ($56 \text{ мкмоль} \cdot \text{кг}^{-1}$, или 24 %), соответствующая гипоксии, была зарегистрирована 10 октября. Затем началось интенсивное увеличение его содержания, и к началу ноября концентрация возросла до $350 \text{ мкмоль} \cdot \text{кг}^{-1}$, или 110 % от насыщения. Резкое снижение температуры в этот период (с +18 до +6 °С) обуславливало увеличение растворимости кислорода и, соответственно, рост инвазии атмосферного кислорода в водную среду. После сброса генеративных листьев увеличивается продукция вегетативных листьев *Z. marina* (Лысенко, 1985), что также приводит к росту концентрации O_2 и даже пересыщению воды кислородом. Осенний пик содержания хлорофилла (см. рис. 3в) не отразился на изменении концентрации O_2 . Данный факт указывает на то, что потоки кислорода, вызванные продукцией/деструкцией *Z. marina* на границе раздела вода — атмосфера и вода — дно, выше продукции кислорода, обусловленной цветением фитопланктона. В декабре, сразу после ледостава, зарегистрированы положительные флуктуации кислорода высокой амплитуды. Концентрация кислорода («базовая линия») была чуть выше 100 % от насыщения и имела тенденцию к возрастанию до 132 %, или $478 \text{ мкмоль} \cdot \text{кг}^{-1}$. В период ледостава лёд устранил ветровое перемешивание и ограничил влияние атмосферы на содержание O_2 в воде, поэтому его продукция в результате подлёдного фотосинтеза и его изъятие восстановленными осадками главным образом поддерживали кислородный баланс в воде. Ранее нами было установлено, что для льда, не покрытого снегом (толщина — 60 см), поток фотосинтетически активной радиации является достаточным для обеспечения подлёдного фотосинтеза для всех глубин бухты Воевода (Барабанщиков и др., 2015). Очевидно, что фотосинтетическая продукция кислорода доминировала над респираторными процессами и изъятием кислорода восстановленными донными отложениями в декабре 2012 г. По данным сайта погоды (WindGURU, 2020), 30 декабря выпали атмосферные осадки в виде снега (до 3,3 мм за 3 ч), что привело к резкому уменьшению потока фотосинтетически активной радиации в водную толщу. Уровень концентрации кислорода стал падать и достиг значений $312\text{--}360 \text{ мкмоль} \cdot \text{кг}^{-1}$,

или около 90 % от насыщения (см. рис. 3а, б). В конце января снег на поверхности льда стал исчезать, «базовая линия» вновь достигла отметки 100 % и даже немного её превысила. Содержание кислорода в подлёдной воде в феврале — марте (до вскрытия льда) находилось на уровне 103–133 %; при этом наблюдались положительные аномалии концентраций O_2 в дневное время (рис. 4). По данным сайта погоды ([WindGURU, 2020](#)), 06 апреля выпал дождь (до 0,9 мм за 3 ч) и дул сильный северный ветер ($13 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$). За счёт ветра и положительных температур воздуха произошли разрушение ледяного покрова и взлом припайного льда. Разрушение и таяние льда привели к резкому изменению освещённости вод, вызвав пик цветения фитопланктона и аномалию концентраций O_2 . В этот период были также зарегистрированы отрицательные аномалии кислорода, которые мы связываем с началом ветрового движения вод в бухте Воевода и с возрастанием скорости изъятия O_2 восстановленными донными осадками. Последующее весеннее уменьшение концентрации кислорода обусловлено главным образом сезонным ростом температуры, однако вода оставалась в состоянии пересыщения (около 120 %) по отношению к атмосферному кислороду до конца наблюдений.

Для оценки максимальной скорости продукции O_2 была выбрана максимальная суточная аномалия кислорода 10.02.2013 (см. рис. 4б). Для интервала 9:00–13:00 получена эмпирическая зависимость четвёртого порядка концентрации кислорода от времени. Производная этой зависимости по времени даёт скорость роста содержания O_2 в водной среде $307 \text{ ммоль}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$. Расчётным методом для средней глубины бухты Мелководная (2 м) получено значение скорости продукции $614 \text{ ммоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$. Очевидно, что данное значение скорости зависит от плотности поселения зарослей *Z. marina* (в нашем случае — 3 кг сырой массы на 1 м^2) ([Барабанчиков и др., 2018](#)). В результате получена максимальная скорость продукции кислорода, отнесённая к 1 г сырой массы *Z. marina*, $6,5 \text{ мг } O_2\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{г}^{-1}$; это примерно в три раза больше, чем значение из работы ([Бергер, 2011](#)). Полученное значение скорости соответствовало 11:00 по местному времени.

Аналогичный расчёт для нисходящей ветви кислородной аномалии дал максимальную скорость «изъятия» кислорода из водной среды, отнесённую к 1 г сырой биомассы *Z. marina*, $-5,0 \text{ мг } O_2\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{г}^{-1}$; она соответствовала 19:00 по местному времени. Это высокое значение скорости «извлечения» O_2 из среды вызывает удивление, поскольку на дыхание *Z. marina* и другие травы используют кислород в диапазоне 10–30 % от максимальной величины продукции ([Borum et al., 2007](#)). В нашем случае «извлечение» составило 76 % от продукции. Мы используем кавычки для обозначения скорости уменьшения содержания кислорода, так как полагаем, что это величина кажущаяся и являющаяся результатом сложных процессов, которые обусловлены анатомическими и физиологическими особенностями *Z. marina*, а также короткопериодными изменениями внешней среды (приливы).

Zostera marina — высшее сосудистое многолетнее растение с ползучим корневищем, на котором развиваются вегетативные и генеративные побеги ([Паймеева, 1984](#)). Одной из анатомических особенностей взморника является существование в листьях, корневище и корнях воздухоносных полостей. Физиологические особенности *Z. marina* позволяют накапливать в результате фотосинтеза кислород в воздухоносных полостях листьев, осуществлять транспорт кислорода к корням и обеспечивать аэробную микросреду в непосредственной близости к корням в анаэробных донных отложениях ([Borum et al., 2007](#)). Выделение кислорода в водную среду сосудистыми растениями может осуществляться двумя механизмами — диффузией и образованием пузырьков ([Colmer, 2003](#)). Мы полагаем, что на начальном этапе, с наступлением дневного времени, фотосинтез в клетках листьев *Z. marina* увеличивает парциальное давление кислорода в воздухоносных полостях. Этот процесс вызывает диффузионное поступление кислорода в морскую воду. К 11:00 парциальное давление кислорода в морской воде достигает двукратного пересыщения по отношению к базовому кислородному пересыщению, причём в воздухоносных

полостях его значение очевидно выше. Прямые измерения парциального давления кислорода в воздухоносных полостях указывают на величину, превышающую 200 % (Sand-Jensen et al., 1985). Мы полагаем, что в этом состоянии листья *Z. marina* выделяют пузырьки воздуха, обогащённые кислородом, которые всплывают к внутренней поверхности льда и уходят в его поры и далее в атмосферу. Подобная возможность газового обмена между атмосферой и морским льдом была продемонстрирована для углекислого газа (Semiletov et al., 2004). К 13:00 процесс газового переноса становится доминирующим, поэтому в дальнейшем фотосинтез не приводит к росту концентрации кислорода в морской воде. Необходимо отметить, что для залива Петра Великого, включая бухту Воевода, характерны неправильные полусуточные колебания уровня воды с амплитудой 30–50 см (Супранович и Якунин, 1976). Результаты регистрации станцией WQM гидростатического давления 09–12 февраля 2013 г. свидетельствуют о том, что максимальная амплитуда аномалий для исследуемой бухты составляет 46 мбар (рис. 5), что согласуется с ранее представленными данными (Супранович и Якунин, 1976).

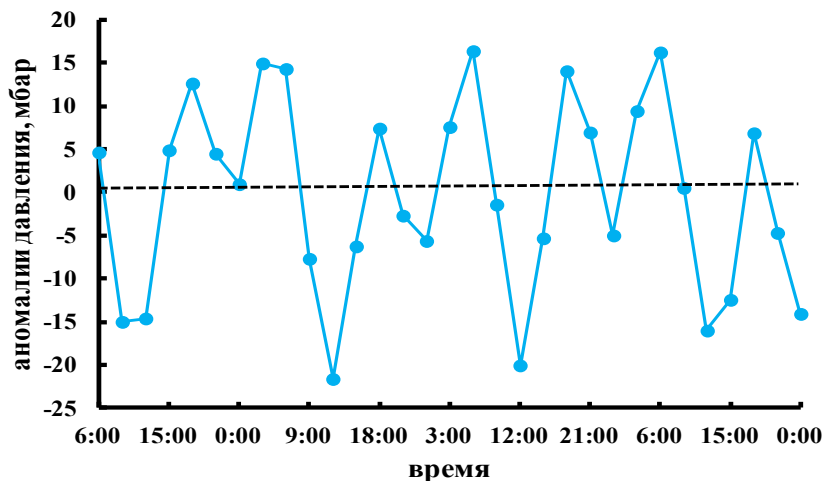


Рис. 5. Изменчивость аномалий гидростатического давления, мбар, в бухте Воевода для периода 09.02.2013–12.02.2013

Fig. 5. Variability of hydrostatic pressure anomalies, mbar, in the Voevoda Bay for 09.02.2013–12.02.2013

Приливы можно охарактеризовать как короткопериодную изменчивость среды, способную оказывать влияние на концентрацию O_2 в морской воде, поскольку аномалии гидростатического давления влияют на парциальное давление кислорода в воздухоносных полостях *Z. marina*. С 06:00 до 12:00 в бухте Воевода наблюдается отлив, во время которого возникают отрицательные аномалии гидростатического давления, инициирующие перенос кислорода из *Z. marina* в морскую воду по пузырьковому механизму (Long et al., 2019). С 06:00 до 09:00 10.02.2013 положительная аномалия (14,3 мбар) в результате отлива сменилась отрицательной (-7,7 мбар) (см. рис. 5). За этот временной интервал концентрация O_2 в водной среде практически не изменилась. С появлением дневного света (около 09:00) начинается резкое возрастание содержания кислорода. Максимальное пересыщение по кислороду (314 %) зарегистрировано 10.02.2013 в 13:00 (см. рис. 3б), а максимальная скорость роста концентрации O_2 при двукратном пересыщении воды по отношению к кислороду воздуха — в 11:00. Мы предполагаем, что после 11:00 в результате пересыщения воды кислородом и вследствие отрицательной аномалии гидростатического давления (-21,6 мбар в 12:00) кислород из *Z. marina* в морскую среду выделяется по пузырьковому механизму. С 12:00 до 18:00 происходит увеличение гидростатического давления, которое выталкивает пузырьки воздуха с повышенным содержанием кислорода из морской

воды в поры льда и далее в атмосферу. Во второй половине дня фотосинтез ослабляется, интенсивность фотосинтетически активной радиации падает (см. рис. 4а); в сочетании с увеличивающимся гидростатическим давлением эти факторы способствуют потоку кислорода из морской воды в аэренхиму *Z. marina* и далее по воздухоносным каналам к корням и в донные осадки (Borum et al., 2007). Отметим, что внутренний поток кислорода по воздухоносным каналам в *Z. marina* может быть как диффузионным, так и надмолекулярным. Внутренняя скорость потока воздуха для тростника, например, также являющегося сосудистым растением, достигает $50 \text{ мл} \cdot \text{мин}^{-1}$ (Colmer, 2003). Установлено, что кислород, поставляемый *Z. marina* в восстановленные осадки бухты, тратится на окисление сероводорода и сульфидов (Borum et al., 2007); соответственно, по наблюдаемой скорости изъятия кислорода нельзя судить о скорости его потребления на дыхание *Z. marina*. Отметим также, что в ночное время уровень концентрации кислорода остаётся практически неизменным (см. рис. 4б). Скорость потребления кислорода при дыхании взморника составляет 20 % от максимальной продукции (Borum et al., 2007). Для существующей плотности заселения лугами *Z. marina* в бухте Воевода скорость потребления кислорода составляет $-61 \text{ ммоль} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{час}^{-1}$. Такая скорость должна была бы регистрироваться датчиком кислорода, и тогда мы могли бы наблюдать уменьшение его содержания в воде в ночное время, однако этого не отмечено. В связи с этим сделано предположение, что количество кислорода в воздухоносных полостях является достаточно высоким и эти полости играют роль буферной системы в поддержании стабильной концентрации кислорода в ночное время.

Заключение. Установлено два типа изменчивости содержания кислорода в среде бухты Воевода: 1) долгопериодная, обусловленная сезонными изменениями среды; 2) суточная в период ледостава, определяемая интенсивностью проникновения фотосинтетически активной радиации в подлёдную воду. В осенний сезон отмечены низкие концентрации кислорода, достигающие уровня гипоксии; для зимнего и весеннего сезонов содержание кислорода зафиксировано на уровне 100–130 % от насыщения. Высокая суточная изменчивость зарегистрирована в период ледостава, в отсутствие снега. В феврале амплитуда суточных колебаний концентрации кислорода достигала $730 \text{ мкмоль} \cdot \text{кг}^{-1}$, с трёхкратным пересыщением по отношению к атмосферному кислороду воздуха. Установлено, что максимальная скорость продукции кислорода, отнесённая к 1 г сырой массы *Zostera marina*, составляет $6,5 \text{ мг } \text{O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$. На суточную динамику кислорода в морской воде оказывают влияние физиологические особенности взморника: воздухоносные полости в его побегах могут играть роль буферной системы в поддержании стабильной концентрации кислорода в тёмное время суток. Полусуточные приливы в акватории бухты, воздействуя на воздухоносные полости, увеличивают либо уменьшают поток кислорода от *Z. marina* в морскую воду в соответствующий период отлива или прилива.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 20-05-00381-а) и программ фундаментальных научных исследований (темы АААА-А17-117030110042-2 и АААА-А17-117030110038-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Барабанщиков Ю. А., Тищенко П. Я., Семкин П. Ю., Волкова Т. И., Звалинский В. И., Михайлик Т. А., Сагалаев С. Г., Сергеев А. Ф., Тищенко П. П., Швецова М. Г., Шкирникова Е. М. Сезонные гидролого-гидрохимические исследования бухты Воевода (Амурский залив, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2015. Т. 180. С. 161–178. [Barabanshchikov Yu. A., Tishchenko P. Ya., Semkin P. Yu., Volkova T. I., Zvalinsky V. I., Mikhailik T. A., Sagalaev S. G., Sergeev A. F., Tishchenko P. P., Shvetsova M. G., Shkirknikova E. M. Seasonal hydrological and hydrochemical surveys in the Voevoda Bay (Amur Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 180, pp. 161–178. (in Russ.)]
2. Барабанщиков Ю. А., Тищенко П. Я., Семкин П. Ю., Михайлик Т. А., Косьяненко А. А. Условия образования лечебных грязей в бухте

- Воевода (Амурский залив, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 192. С. 167–176. [Barabanshchikov Yu. A., Tishchenko P. Ya., Semkin P. Yu., Mikhailik T. A., Kosyanenko A. A. Conditions of forming for therapeutic mud in the Voevoda Bay (Amur Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 192, pp. 167–176. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-167-176>
3. Бартенева О. Д., Полякова Е. А., Русин Н. П. *Режим естественной освещённости на территории СССР*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1971. 239 с. [Barteneva O. D., Polyakova E. A., Rusin N. P. *Rezhim estestvennoi osveshchennosti na territorii SSSR*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1971, 239 p. (in Russ.)]
 4. Бергер В. Я. О продукции зостеры *Zostera marina* Linnaeus, 1753 в Белом море // *Биология моря*. 2011. Т. 37, № 5. С. 362–366. [Berger V. Ya. Production of eel grass *Zostera marina* Linnaeus, 1753 in the White Sea. *Biologiya morya*, 2011, vol. 37, no. 5, pp. 362–366. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074011050038>
 5. Звалинский В. И., Марьяш А. А., Стоник И. В., Швецова М. Г., Сагалаев С. Г., Бегун А. А., Тищенко П. Я. Продукционные и гидрохимические характеристики льда, подлёдной воды и донных осадков эстуария реки Раздольной (Амурский залив, Японское море) в период ледостава // *Биология моря*. 2010. Т. 36, № 3. С. 186–195. [Zvalinsky V. I., Mar'yash A. A., Stonik I. V., Shvetsova M. G., Sagalayev S. G., Begun A. A., Tishchenko P. Ya. Production and hydrochemical characteristics of ice, under-ice water and sediments in the Razdolnaya River estuary (Amursky Bay, Sea of Japan) during the ice cover period. *Biologiya morya*, 2010, vol. 36, no. 3, pp. 186–195. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S106307401004005X>
 6. *Лоция северо-западного берега Японского моря*. Санкт-Петербург : ГУНИО МО ; 1996. 360 с. [Lotsiya severo-zapadnogo berega Yaponskogo morya. Saint Petersburg : GUNIO MO, 1996, 360 p. (in Russ.)]
 7. Лысенко В. Н. *Продукция макробентоса сообщества Zostera marina в северо-западной части Японского моря* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Владивосток, 1985. 187 с. [Lysenko V. N. *Produktsiya makrobentosa soobshchestva Zostera marina v severo-zapadnoy chasti Yaponskogo morya* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Владивосток, 1985. 187 с. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-167-176>
 8. Паймеева Л. Г. *Биология Zostera marina L. и Zostera asiatica Miki Приморья* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 – Ботаника. Владивосток, 1984. 183 с. [Paimeeva L. G. *Biologiya Zostera marina L. i Zostera asiatica Miki Primor'ya*. [dissertation]. Vladivostok, 1984, 183 p. (in Russ.)]
 9. Супранович Т. И., Якунин Л. П. *Гидрология залива Петра Великого*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1976. 198 с. [Supranovich T. I., Yakunin L. P. *Gidrologiya zaliva Petra Velikogo*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1976, 198 p. (in Russ.)]
 10. Тищенко П. Я., Медведев Е. В., Барабанщиков Ю. А., Павлова Г. Ю., Сагалаев С. Г., Тищенко П. П., Швецова М. Г., Шкирникова Е. М., Уланова О. А., Тибенко Е. Ю., Орехова Н. А. Органический углерод и карбонатная система в донных отложениях мелководных бухт залива Петра Великого (Японское море) // *Геохимия*. 2020а. Т. 65, № 6. С. 583–598. [Tishchenko P. Ya., Medvedev Ye. V., Barabanshchikov Yu. A., Pavlova G. Yu., Sagalayev S. G., Tishchenko P. P., Shvetsova M. G., Shkirnikova Ye. M., Ulanova O. A., Tibenko Ye. Yu., Orekhova N. A. Organic carbon and carbonate system in the bottom sediments of shallow bights of the Peter the Great Bay (Sea of Japan). *Geokhimiya*, 2020a, vol. 65, no. 6, pp. 583–598. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S001675252005012X>
 11. Тищенко П. Я., Ходоренко Н. Д., Барабанщиков Ю. А., Волкова Т. И., Марьяш А. А., Михайлик Т. А., Павлова Г. Ю., Сагалаев С. Г., Семкин П. Ю., Тищенко П. П., Швецова М. Г., Шкирникова Е. М. Диагенез органического вещества в осадках, покрытых зарослями зостеры морской (*Zostera marina* L.) // *Океанология*. 2020b. Т. 60, № 3. С. 393–406. [Tishchenko P. Ya., Khodorenko N. D., Barabanshchikov Yu. A., Volkova T. I., Mar'yash A. A., Mikhailik T. A., Pavlova G. Yu., Sagalayev S. G., Semkin P. Yu., Tishchenko P. P., Shvetsova M. G., Shkirnikova Ye. M. Diagenesis of organic matter in eelgrass (*Zostera marina* L.) vegetated sediments. *Okeanologiya*, 2020b, vol. 60, no. 3, pp. 393–406. (in Russ.)]

- vol. 60, no. 3, pp. 393–406. (in Russ.]. <https://doi.org/10.31857/S0030157420020112>
12. Харламенко В. И., Лысенко В. Н. Продукционные процессы и роль микрогетеротрофов в сообществе zostеры // *Экосистемы исследований прибрежного сообщества залива Петра Великого*. Владивосток : ДВО АН СССР, 1994. С. 6–16. [Kharlamenko V. I., Lysenko V. N. Produktsionnyye protsessy i rol' mikrogeterotrofov v soobshchestve zostery. In: *Ekosistemy issledovaniy pribrezhnogo soobshchestva zaliva Petra Velikogo*. Vladivostok : DVO AN SSSR, 1994, pp. 6–16. (in Russ.)]
 13. *Blue Carbon. The Role of Healthy Oceans in Binding Carbon : A Rapid Response Assessment* / C. Nellemann, E. Corcoran, C. M. Duarte, L. Valdés, C. De Young, L. Fonseca, G. Grimsditch (Eds). Birkeland : Trykkeri AS, 2009, 80 p. (GRID-Arendal, United Nations Environment Programme).
 14. Borum J., Sand-Jensen K., Binzer T., Pedersen O., Greve T. M. Oxygen movement in seagrasses. In: *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* / A. W. D. Larkum, R. J. Orth, C. M. Duarte (Eds). Dordrecht : Springer, 2007, chap. 10, pp. 255–270. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_10
 15. Colmer T. D. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell & Environment*, 2003, vol. 26, iss. 1, pp. 17–36. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00846.x>
 16. De Jonge V. N., Elliot M., Orive E. Causes, historical development, effects and future challenges of a common environmental problem: Eutrophication. *Hydrobiologia*, 2002, vol. 475/476, pp. 1–19. <https://doi.org/10.1023/A:1020366418295>
 17. Dore J. E., Lukas R., Sadler D. W., Church M. J., Karl D. M. Physical and biochemical modulation of ocean acidification in the central North Pacific. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, vol. 106, no. 30, pp. 12235–12240. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906044106>
 18. Kirk J. T. The nature and measurement of the light environment in the ocean. In: *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea* / P. G. Falkowski, A. D. Woodhead, K. Vivirito (Eds). New York : Plenum Press, 1992, pp. 9–29. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_2
 19. Long M. H., Sutherland K., Wankel S. D., Burdige D. J., Zimmerman R. C. Ebullition of oxygen from seagrasses under supersaturated conditions. *Limnology and Oceanography*, 2019, vol. 65, iss. 2, pp. 314–324. <https://doi.org/10.1002/lno.11299>
 20. McRoy C. P. Seagrass productivity: Carbon uptake experiments in eelgrass, *Zostera marina*. *Aquaculture*, 1974, vol. 4, pp. 131–137. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(74\)90028-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(74)90028-3)
 21. Pedersen O., Binzer T., Borum J. Sulphide intrusion in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant, Cell & Environment*, 2004, vol. 27, iss. 5, pp. 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01173.x>
 22. Sand-Jensen K., Revsbech N. P., Jørgensen B. B. Microprofiles of oxygen in epiphyte communities on submerged macrophytes. *Marine Biology*, 1985, vol. 89, iss. 1, pp. 55–62. <https://doi.org/10.1007/BF00392877>
 23. Schmodtko S., Stramma L., Visbeck M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature*, 2017, vol. 542, pp. 335–339. <https://doi.org/10.1038/nature21399>
 24. Semiletov I., Makshtas A., Akasofu S.-I., Andreas E. L. Atmospheric CO₂ balance: The role of Arctic sea ice. *Geophysical Research Letters*, 2004, vol. 31, iss. 5, art. L05121 (4 p.). <https://doi.org/10.1029/2003GL017996>
 25. Talley L. D., Tishchenko P., Luchin V., Nedashkovskiy A., Sagalaev S., Kang D.-J., Warner W., Min D.-H. Atlas of Japan (East) Sea hydrographic properties in summer, 1999. *Progress in Oceanography*, 2004, vol. 61, iss. 2–4, pp. 277–348. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.06.011>
 26. Tishchenko P. Ya., Tishchenko P. P., Lobanov V. B., Mikhaylik T. A., Sergeev A. F., Semkin P. Yu., Shvetsova M. G. Impact of the transboundary Razdolnaya and Tumannaya rivers on deoxygenation of the Peter the Great Bay (Sea of Japan). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020c, vol. 239, art. no. 106731 (12 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106731>
 27. Van Katwijk M. M., Bos A. R., Hermus D. C. R., Suykerbuyk W. Sediment modification by seagrass beds: Muddification and sandification induced by plant cover and environmental conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2010, vol. 89, iss. 2, pp. 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.06.008>

28. Weiss R. F. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 1970, vol. 17, iss. 4, pp. 721–735. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(70\)90037-9](https://doi.org/10.1016/0011-7471(70)90037-9)
29. Yamada K., Ishizaka J., Nagata H. Spatial and temporal variability of satellite estimated primary production in the Japan Sea from 1998 to 2002. *Journal of Oceanography*, 2005, vol. 61, pp. 857–869. <https://doi.org/10.1007/s10872-006-0005-2>
30. *WindGURU* [weather archive] : site. United States, 2020. URL: <http://old.windguru.cz> [accessed: 20.07.2020].

**PECULIARITIES OF TEMPORAL VARIABILITY
OF DISSOLVED OXYGEN CONTENT
IN EELGRASS *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753 MEADOWS
IN THE VOEVODA BAY (THE AMUR BAY, THE SEA OF JAPAN)**

**Yu. A. Barabanshchikov¹, P. Ya. Tishchenko¹, P. Yu. Semkin¹, V. I. Zvalinsky¹,
T. A. Mikhailik², and P. P. Tishchenko¹**

¹V. I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

²Saint Petersburg branch of VNIRO (GosNIORKh named after L. S. Berg),

Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: biw90@mail.ru

Currently, the shallow basins with *Zostera marina* L. meadows are considered as absorbers of atmospheric carbon dioxide, capable of restraining an increase in its concentration. Due to its high primary productivity, eelgrass releases a large amount of oxygen into the environment. To establish the peculiarities of production activity in shallow-water basins, covered with *Z. marina* meadows, we conducted monitoring of hydrological and production indicators with different measurement intervals on the example of the Voevoda Bay (the Amur Bay, the Sea of Japan). Observations were carried out for eight and a half months (22.09.2012–07.06.2013). Measurements of temperature, salinity, chlorophyll fluorescence, and turbidity were carried out in *Z. marina* meadows at a depth of 4 m every three hours by a Water Quality Monitor hydrological station. Dissolved oxygen content was determined every hour by an optical oxygen sensor ARO-USB. Two types of oxygen concentration variability were established: 1) seasonal variability, mostly resulting from seasonal variations in the environment; 2) daily variability during the freeze-up period, mostly determined by the intensity of photosynthetically active radiation penetration into sub-ice water. In the autumn season, low oxygen concentrations, up to hypoxic level, were recorded. In the winter and spring seasons, the oxygen content was, as a rule, at 100–130 % of saturation. High daily variability was observed during the freeze-up period, with no snow coverage. In February, the range of daily fluctuations of oxygen concentration reached 730 $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}$, with 3-fold supersaturation regarding atmospheric O_2 . As established, the maximum rate of oxygen production, relative to 1 g of *Z. marina* wet weight, is 6.5 $\text{mg O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$. High daily dynamics of oxygen in seawater is analyzed in relation to eelgrass physiological peculiarities (air lacunae play an important role in oxygen dynamics in the environment), as well as to short-period tides.

Keywords: *Zostera marina* L., macrophytes, dissolved oxygen, Voevoda Bay, Amur Bay, Sea of Japan