

УДК [582.363-15:[551.351:547.1]](265.54.04)

**УГЛЕРОД В ЭКОСИСТЕМЕ *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753  
НА ПЕСЧАНЫХ ГРУНТАХ БУХТЫ СРЕДНЯЯ  
(ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)  
ПО ДАННЫМ ПОЛЕВЫХ НАБЛЮДЕНИЙ**

© 2024 г. **В. М. Шулькин, В. В. Жариков, А. М. Лебедев, К. Ю. Базаров**

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

E-mail: [shulkin@tigdvo.ru](mailto:shulkin@tigdvo.ru)

Поступила в редакцию 02.06.2023; после доработки 26.09.2023;  
принята к публикации 19.02.2024; опубликована онлайн 20.05.2024.

Прибрежные экосистемы морских трав, в частности *Zostera marina* Linnaeus, 1753, способны накапливать органический углерод, фиксируя углекислый газ при фотосинтезе. При этом надземная биомасса морских трав считается краткосрочным хранилищем углерода, а донные отложения рассматриваются как его долговременное депо. Большая часть исследований накопления органического вещества экосистемами морских трав проведена в районах с устойчивым осадконакоплением. Именно для таких акваторий показана важная роль этих экосистем в рамках концепции «голубого углерода». Однако в морях умеренных широт распространены прибрежные акватории с неустойчивым осадконакоплением и с преобладанием песчаных отложений, для которых масштаб накопления углерода в экосистемах морских трав не очевиден. В данной работе определены биомасса и запас углерода в травостое и корнях зостеры, а также концентрация  $C_{\text{орг}}$  и запас углерода в верхних слоях донных осадков (толщиной 0,25 и 1 м) для типичных местообитаний вида в полуоткрытой бухте Средняя (залив Петра Великого, Японское море), где доминируют песчаные отложения. На корни зостеры приходилось в 3–20 раз меньше биомассы, чем на травостой, причём разница возрастала от апреля к июлю в соответствии с сезонностью вегетации. Концентрация углерода в листьях и корнях *Z. marina* были близки (33,3 и 31,3 % сухого веса соответственно). В биотопах с проективным покрытием 50–80 % запас углерода в тканях зостеры составлял  $(96,8 \pm 37,4)$  г  $\text{C} \cdot \text{м}^{-2}$ , в биотопах со 100%-ным покрытием он повышался до  $253$  г  $\text{C} \cdot \text{м}^{-2}$ . Концентрация углерода в донных отложениях бухты Средняя колебалась от 0,04 до 0,46 % и была пропорциональна доле алевритовых фракций. Под плотными зарослями *Z. marina* концентрация  $C_{\text{орг}}$  и доля алевритовых частиц в осадках были выше, чем под разреженными. Анализ вертикального распределения концентрации  $C_{\text{орг}}$  в пределах верхнего 15–35-см слоя песчаных осадков не выявил тренда изменения вниз по колонкам. Основным фактором, контролирующим концентрацию  $C_{\text{орг}}$ , был гранулометрический состав осадков, что предполагает слабую выраженность восстановительного диагенеза и влияние волнового перемешивания верхнего слоя песчаных отложений. По данным измерений объёмной плотности и концентрации  $C_{\text{орг}}$  в отложениях был рассчитан запас углерода для слоёв 0,25 и 1 м. Доля органического углерода в тканях морской травы не превышала трети от его количества в верхнем слое (0,25 м) подстилающих песчаных отложений. При пересчёте на слой толщиной 1 м вклад донных отложений в пул  $C_{\text{орг}}$  превышает 90 %. Обогащение органическим углеродом песчаных отложений под зарослями зостеры, по сравнению с песками близкого гранулометрического состава за пределами зарослей, предполагает существенную роль морских трав в накоплении углерода в акваториях с отсутствием устойчивого и интенсивного осадконакопления. Наиболее важным фактором, контролирующим запас углерода в экосистемах с *Z. marina*, является концентрация  $C_{\text{орг}}$  в подстилающих донных отложениях, зависящая

прежде всего от их гранулометрического состава; при этом размах вариации запасов углерода в верхнем слое составляет порядок и более. Построены карты распределения зарослей зостеры в апреле и июле 2021 г. Рассчитаны абсолютные значения запаса углерода — как накопленного в биомассе *Z. marina*, так и депонированного в осадках, которые покрыты лугами. С использованием программы MaxEnt 3.4.4 выявлена потенциальная область распространения сообщества с доминированием зостеры. Результаты моделирования показали, что области с прогнозной вероятностью присутствия *Z. marina* более 0,5 занимают около трети общей площади бухты, из них на площади с вероятностью присутствия зостеры более 0,75 приходится 11,83 га. В период исследований поля *Z. marina* занимали > 70 % области с прогнозной вероятностью присутствия вида более 0,5. Показано, что при оценках вклада экосистем с морскими травами в баланс углерода, который аккумулируется в прибрежной зоне, необходимы дифференциация акваторий по режимам осадконакопления и типам донных отложений, создание баз данных, включающих сведения по концентрации и запасам углерода на единицу площади, а также информация о площадях распространения экосистем водной растительности.

**Ключевые слова:** «голубой углерод», *Zostera marina*, концентрация углерода в песчаных отложениях, дистанционное зондирование, Японское море, залив Петра Великого

Морские травы представляют собой группу видов, произрастающих на мелководьях и образующих подводные луга площадью от нескольких квадратных метров до сотен квадратных километров. Прибрежные экосистемы морских трав способны фиксировать углекислый газ при фотосинтезе и хранить органический углерод и в биомассе растений, и в донных отложениях [Fourqurean et al., 2012; Röhr et al., 2018]. Ряд оценок показывает, что местообитания морских трав, занимающие 0,1 % поверхности дна, обеспечивают около 10 % ежегодного депонирования углерода в океане [Duarte et al., 2005; Fourqurean et al., 2012]. Биомасса прибрежной растительности, составляющая лишь 0,05 % растительной биомассы на суше, в течение года накапливает сравнимое количество углерода [Duarte et al., 2005; McLeod et al., 2011]. В то же время есть данные, что эти глобальные оценки запасов углерода в экосистемах морских трав являются завышенными [Prentice et al., 2020; Röhr et al., 2018]. Тем не менее защита и восстановление экосистем морских трав рассматриваются в качестве одной из основ концепции «голубого углерода» для компенсации увеличения содержания углекислого газа в атмосфере [Duarte et al., 2005; McLeod et al., 2011].

Надземная биомасса морских трав считается краткосрочным хранилищем углерода из-за быстрого микробного окисления в аэробных условиях и выедания травоядными животными [Fourqurean et al., 2012]. Напротив, донные отложения лугов, образованные подземной биомассой, растительным детритом и аллохтонным органическим веществом, рассматриваются как долговременное депо углерода [Bouillon, Boschker, 2006]. Можно выделить два механизма повышения концентрации  $C_{\text{орг}}$  в донных отложениях биотопов с морскими травами:

- 1) синтез растениями и связанными с ними эпифитами органического вещества с последующим накоплением части этого автохтонного материала в осадках;
- 2) влияние зарослей на локальную гидродинамику, что приводит к ускорению седиментации материала, препятствует ресуспензии и сопровождается увеличением доли алевропелитов в отложениях с соответствующим повышением концентрации как автохтонного, так и аллохтонного  $C_{\text{орг}}$  [Lei et al., 2023].

Изотопные исследования генезиса органического вещества в осадках по характеристике  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  указывают на то, что доля аллохтонного органического вещества, как правило, значительно больше таковой органического вещества, синтезированного травами [Kennedy et al., 2010; Prentice et al., 2020; Röhr et al., 2018]. Но даже если по изотопному составу большая часть органического вещества в донных отложениях биотопов с морской травой связана с осадочным материалом, его накопление в этих биотопах обусловлено именно существованием зарослей травы. Тем не менее для корректных оценок роли морских лугов в накоплении  $C_{\text{орг}}$

в прибрежно-морских экосистемах необходима дифференциация влияния продукционных характеристик zostеры и условий осадконакопления на вариации концентрации  $C_{\text{орг}}$  в донных отложениях. Наиболее очевидно условия осадконакопления отражаются в гранулометрическом составе донных отложений, который, в свою очередь, влияет на содержание  $C_{\text{орг}}$  вследствие концентрирования органического вещества в илистых фракциях [Романкевич, 1977]. Именно поэтому, оценивая разницу между концентрацией  $C_{\text{орг}}$  в донных отложениях экосистем с морской травой и без неё, необходимо в максимально явном виде учитывать вариации гранулометрического состава, что удаётся не всегда [Miyajima et al., 2017; Prentice et al., 2020].

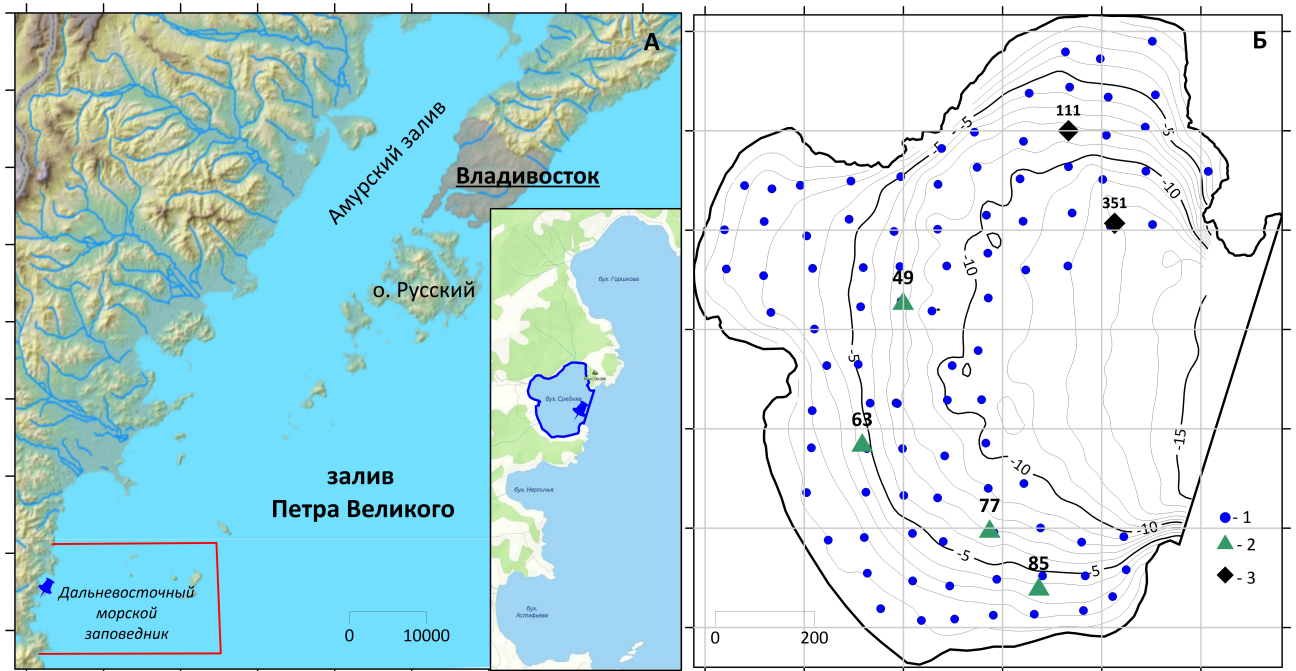
С точки зрения концепции «голубого углерода» главным фактором является не столько запас органического углерода в растениях и верхнем слое донных отложений, сколько темпы его аккумуляции и выведения из круговорота, которые контролируются прежде всего скоростью осадконакопления [Gullström et al., 2018; Mazarrasa et al., 2017; Samper-Villarreal et al., 2016]. Наиболее распространённый способ оценить динамику накопления отложений во временном интервале до 50–150 лет — анализ вертикального распределения радиоизотопов  $^{210}\text{Pb}$  и  $^{137}\text{Cs}$  в колонках донных осадков [Marbà et al., 2015]. Подобный подход успешно реализуется в акваториях с достаточно устойчивой аккумуляцией илистого осадочного материала [Тищенко и др., 2022; Lafratta et al., 2020]. Именно такой совокупности условий осадконакопления уделяют основное внимание в исследованиях экосистем морских трав вследствие очевидной существенной роли в секвестрации углерода процессов образования продукции и накопления органического углерода в донных отложениях прибрежных акваторий [Lafratta et al., 2020]. Отметим, что в акваториях умеренных широт, в частности в Японском море, достаточно распространены заросли высшей растительности на преимущественно песчаных грунтах [Паймеева, 1973, 1979], где верхний слой подвержен волновому перемешиванию, а скорость осадконакопления существенно меньше [Röhr et al., 2018]. Можно предполагать, что запас и динамика накопления углерода в подобных экосистемах будут отличаться от таковых в экосистемах с заиленными грунтами, но фактических данных по биотопам с песчаными грунтами и нестабильным режимом осадконакопления недостаточно.

Представляемая работа направлена на определение концентрации и запаса углерода в бентосной экосистеме морской травы *Zostera marina* Linnaeus, 1753, картографирование зарослей для учёта пространственной гетерогенности экосистемы при оценке запаса углерода в локальном масштабе района исследований и использование результатов моделирования потенциальной области распределения zostеры при интерпретации полученных данных.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований — расположенная в Дальневосточном морском заповеднике бухта Средняя (площадь 100,57 га), которая по совокупности морфолитогенных, гидроклиматических и биотических характеристик типична для юго-западного побережья залива Петра Великого (Японское море) (рис. 1А).

Бухта выработана в днищах трёх водосборных воронок. Входные мысы крутые, с характерными клифами и бенчами. В вершине бухты к морю выходят древние уступы с низкой морской террасой [Короткий, Худяков, 1990]. Подводные склоны абразионных зон у входных и внутри-бухтовых мысов образованы выходами коренных пород и грубообломочным материалом. Бенчи, сложенные скальным и грубообломочным материалом, часто покрыты мозаичными зарослями макрофитов. На пологих аккумулятивных поверхностях в северной и южной частях бухты на глубинах 0,5–8 м широко распространены морские травы (с доминированием *Z. marina*). Аккумулятивные равнины, занимающие большую часть акватории, покрыты песками с примесью ракуши, раковинного детрита и ила. На выходе из бухты на глубинах 9–15 м преобладает разноразмерный песок с различной степенью заиленности.



**Рис. 1.** А — расположение района исследований в заливе Петра Великого, Японское море (на врезке — материковое побережье Дальневосточного морского заповедника); Б — точки картирования (1) и отбора проб на участках с zostерой (2) и на песках без zostеры (3) (глубины показаны изобатами, построенными по цифровой модели рельефа)

**Fig. 1.** A, location of the study area within Peter the Great Bay, the Sea of Japan, with mainland coast of the Far East Marine Reserve on the inset; Б, mapping points (1), sampling points in the seagrass-covered areas (2), and sampling points on bare sands (3) (depth distribution is shown by isobaths based on a digital elevation model)

Прозрачность воды достаточно высока для прибрежных вод умеренных широт. В течение года она меняется в зависимости от динамики берегового стока и периодов цветения планктона. Наибольшую прозрачность воды (до 10–15 м) отмечают с января по март и с июля по октябрь.

Представление о ландшафтно-фациальной структуре бухты сформировано на основе экспертного дешифрирования RGB-синтезированного снимка IKONOS-2 [Жариков и др., 2017] и сведений о распределении зарослей морских трав, полученных с использованием методов радиометрической коррекции данных Landsat-8 [Жариков и др., 2018].

Полевые работы проведены в апреле (до начала интенсивного роста zostеры) и июле (во время максимума вегетации) 2021 г. Сбор материала осуществляли с использованием легководолазного снаряжения, при картографировании зарослей применяли кабельную видеокамеру BestWill CR110-7A (КНР). Присутствие и процент покрытия *Z. marina* устанавливали по изображению на мониторе, синхронизированному с записями GPS. Достоверность оценок по видео контролировали погружениями с аквалангом. Заросли морских трав с проективным покрытием дна менее 50 % считали разреженными, более 50 % — плотными. Для позиционирования точек и эхолотных промеров использовали навигатор Garmin echoMAP 50dv (США), установленный в надувной лодке. Расположение точек картографирования и станций отбора проб приведено на рис. 1Б.

Пробы донных отложений и zostеры отбирали в апреле 2021 г. на четырёх типичных участках с разным покрытием *Z. marina* (станции 63, 85, 77 и 49) и на двух песчаных местообитаниях без zostеры (ст. 111 и 351). Те же четыре станции были повторно отобраны в июле 2021 г., в период максимальной продукции *Z. marina* (рис. 1Б). Плотность зарослей определяли в рамке площадью

0,25 м<sup>2</sup>. Надземную (листовые пластинки) и подземную (побеги и корни) части зостеры отделяли, отмывали от осадочного материала и ополаскивали пресной водой; затем скальпелем очищали листья и корни от эпифитов, детрита и гидробионтов. Весь растительный материал высушивали в течение 48 ч при +60 °С до постоянной массы.

Колонки отложений для определения гранулометрического состава и содержания углерода отобраны аквалангистом вручную с использованием ПВХ-трубок длиной 50 см и диаметром 5 см. Плотность песчаных отложений позволяла отобрать колонки длиной 15–35 см. На берегу колонки отложений делили на интервалы по 3 см и герметично запаковывали для последующего отбора проб на гранулометрический анализ и определение  $C_{\text{орг}}$  и объёмной плотности.

В лаборатории из проб донных отложений естественной влажности при помощи 20-мл полиэтиленового шприца с отрезанной передней частью отбирали по 5 см<sup>3</sup> и взвешивали до и после сушки при +105 °С для определения объёмной плотности ( $d$ , г·см<sup>-3</sup>). Часть высушенной пробы донных отложений, а также образцы травостоя и корневой системы зостеры гомогенизировали истиранием в агатовой ступке. Навеску растёртых проб (0,3–0,6 г) анализировали на содержание углерода методом каталитического окисления с использованием прибора Shimadzu TOC-V CPN (Япония) с точностью 0,05 %. Предварительное определение неорганического углерода (карбонатов) показало, что более 99 % общего углерода (total organic carbon, TOC) представлено органическим углеродом ( $C_{\text{орг}}$ ).

Другую часть высушенной пробы просеивали через 1-мм сито для определения количества грубозернистой фракции, которое не превышало 2,5 % и составляло в среднем 0,5 % по массе. Затем фракцию менее 1 мм использовали для анализа гранулометрического состава с помощью лазерной дифракции на приборе Fritsch Analysette 22 Nano (Германия). Метод даёт распределение частиц размером 0,08–2000 мкм со стандартным отклонением  $\pm 2,3$  % по результатам пяти параллельных определений. Гранулометрический и химический анализ проб проводили в ЦКП ТИГ ДВО РАН.

Запас углерода в отдельных слоях колонок донных отложений ( $S_{C_{\text{орг}}}$ , г·С·м<sup>-2</sup>) рассчитывали, принимая его равномерное распределение по колонке в пределах слоя, по формуле:

$$S_{C_{\text{орг}}} = C_{\text{орг}} \times d \times L \times 10^4,$$

где  $C_{\text{орг}}$  — концентрация углерода, весовые %;

$d$  — объёмная плотность отложений, г·см<sup>-3</sup>;

$L$  — толщина слоя донных отложений, см;

$10^4$  — коэффициент пересчёта г·см<sup>-2</sup> в г·м<sup>-2</sup>.

Запас углерода во всей колонке определяли суммированием запаса в отдельных слоях. В большинстве публикаций по оценке роли экосистем морских трав в балансе углерода используют его запас в верхнем слое отложений толщиной 1 м, в том числе полученный в результате экстраполяции [Fourqurean et al., 2012]. Нами была проведена аналогичная экстраполяция на метровый слой отложений с применением данных по концентрации  $C_{\text{орг}}$  и объёмной плотности, которые были получены для нижних слоёв колонок.

Различие между концентрацией и запасом  $C_{\text{орг}}$  в пробах донных отложений оценивали с помощью непараметрического критерия Манна — Уитни и  $t$ -критерия в статистическом пакете программ PAST 3 [Hammer et al., 2001].

По данным полевого картографирования с помощью пакета программ Surfer 23.1.162 (Golden Software LLC) построены карты распределения зарослей зостеры и донных субстратов с разрешением 10 м, цифровая модель рельефа дна бухты. Регулярные сетки данных рассчитывали методом кригинга, применяя линейную модель вариограммы с параметрами масштаба

и анизотропности, равными единице. Сглаживание осуществляли с помощью стандартного гауссовского фильтра (размер —  $3 \times 3$ ; число проходов — 5). Для оценки ошибки картографирования полей морских трав использовали величину несоответствия между рассчитанной сеткой и исходными данными. Характеристикой несоответствия служило отношение корня из среднего квадрата остатка между этими значениями (показатель, рассчитанный при перекрёстной проверке, cross-validation) к среднему значению площади проективного покрытия в табличных данных [Суханов, 2005].

Для выявления потенциальной области распространения сообщества с доминированием *Z. marina* применяли метод максимальной энтропии, реализованный в MaxEnt 3.4.4 [Phillips et al., 2006]. Эта программа моделирует пригодность среды обитания на основе сведений о присутствии вида [Elith et al., 2011], результат представляет собой распределение вероятностей его нахождения в каждой ячейке раstra. С учётом ограничений наилучшее вероятностное представление распределения имеет наибольшую энтропию, то есть точнее всего воспроизводит данные. В настоящее время MaxEnt является одним из наиболее популярных средств изучения распределения морских макрофитов [Bertelli et al., 2022].

При моделировании использовали сведения о местонахождениях вида, полученные во время полевых работ в 2013–2016 и 2021 гг. (всего 102 точки). Выборку разбивали на тестовый (25 %) и обучающий наборы. Данные о параметрах среды включали континуальные слои (цифровая модель рельефа и распределение донных осадков) и категориальный растр (ландшафтно-фациальная структура бухты).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Концентрация и запас углерода в зостере и донных отложениях бухты Средняя.** Показатели биомассы *Z. marina* и запаса углерода, содержащегося в травостое и корнях морской травы в типичных местообитаниях бухты Средняя, приведены в табл. 1. Биомасса корней зостеры была в 3–20 раз меньше, чем биомасса травостоя, причём разница возрастала от апреля к июлю в соответствии с сезонностью вегетации вида и была наиболее выражена в биотопах с проективным покрытием 50 % и менее. Значения концентрации углерода в листьях и корнях *Z. marina* составляли 33,3 и 31,3 % от сухого веса соответственно, то есть были весьма близки. Очевидно, что вариация запаса углерода в растительных компонентах экосистем морских трав контролируется изменчивостью их биомассы. В биотопах с проективным покрытием 50–80 % запас углерода в тканях зостеры составляет  $(96,8 \pm 37,4)$  г  $\text{C} \cdot \text{м}^{-2}$ , однако в биотопах со 100%-ным покрытием *Z. marina* запас углерода повышается до 253 г  $\text{C} \cdot \text{м}^{-2}$ , а толщина корневой подушки, дёрна, достигает 10 см.

**Таблица 1.** Биомасса и запас углерода в листьях и корнях *Zostera marina* в типичных биотопах бухты Средняя с различным проективным покрытием травой

**Table 1.** Biomass and carbon stock in *Zostera marina* roots and leaves in typical biotopes of the Srednyaya Bight with different projective seagrass coverage

№ станции	Месяц	Проективное покрытие, %	Биомасса зостеры, г сух. в. · м <sup>-2</sup>			Запас углерода в зостере, г C · м <sup>-2</sup>		
			Листья	Корни	Общая	Листья	Корни	Общий
85	Июль	100	517,3	258,2	775,5	172,3	80,8	253,1
77	Июль	80	236,7	77,5	314,2	24,3	2,4	26,7
77	Апрель	80	159,1	96,6	255,7	53,0	30,2	83,2
63	Июль	50	356,6	41,0	397,6	118,8	12,8	131,6
63	Апрель	15	120,2	6,8	127,0	40,0	2,1	42,1
49	Июль	15	87,0	30,0	117,0	29,0	9,4	38,4
49	Апрель	50	108,3	10,7	119,0	36,1	3,4	39,5

Концентрация углерода в донных отложениях бухты Средняя изменялась от 0,04 до 0,46 % (табл. 2), при этом содержание в песчанистых осадках под плотными зарослями zostеры было значимо (по критерию Манна — Уитни) выше, чем под зарослями *Z. marina* с проективным покрытием < 50 %. Отложения в колонках с близкой плотностью zostеры значимо не отличались по концентрации  $C_{\text{орг}}$  (табл. 2).

**Таблица 2.** Концентрация  $C_{\text{орг}}$  (%) в колонках донных отложениях бухты Средняя под зарослями zostеры с различным проективным покрытием и без zostеры

**Table 2.**  $C_{\text{орг}}$  concentration (%) in the cores from the seagrass-covered areas and bare sands of the Srednyaya Bight

№	Зостера > 50 %		Зостера < 50 %		Пески без zostеры	
	85	77	63	49	111	351
<i>n</i>	9	10	10	5	5	5
<i>X</i>	0,29	0,24	0,07	0,10	0,17	0,32
<i>SE</i>	0,035	0,021	0,0068	0	0,0143	0,0136

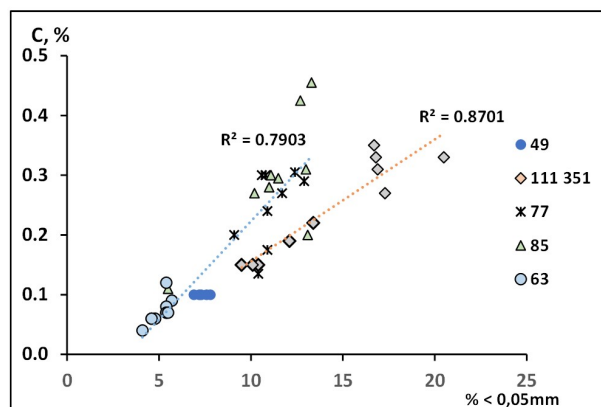
**Примечание:** № — номер станции; *n* — число проб; *X* — среднее; *SE* — стандартная ошибка.

**Note:** №, station number; *n*, number of samples; *X*, the mean value; *SE*, the standard error.

Концентрация  $C_{\text{орг}}$  в песчанистых осадках без zostеры варьировала от 0,15 до 0,35 % в зависимости от гранулометрического состава и была пропорциональна доле алевритовых фракций, однако угол линии зависимости  $C_{\text{орг}}$  от содержания частиц < 0,05 мм был заметно меньше, чем в песках под зарослями морской травы (рис. 2), что означает бóльшую скорость накопления органического вещества при заилении в присутствии zostеры.

**Рис. 2.** Зависимость концентрации  $C_{\text{орг}}$  от содержания илистых частиц (< 0,05 мм) в донных отложениях бухты Средняя из биотопов с zostерой (ст. 49, 63, 77 и 85) и без (ст. 111 и 351)

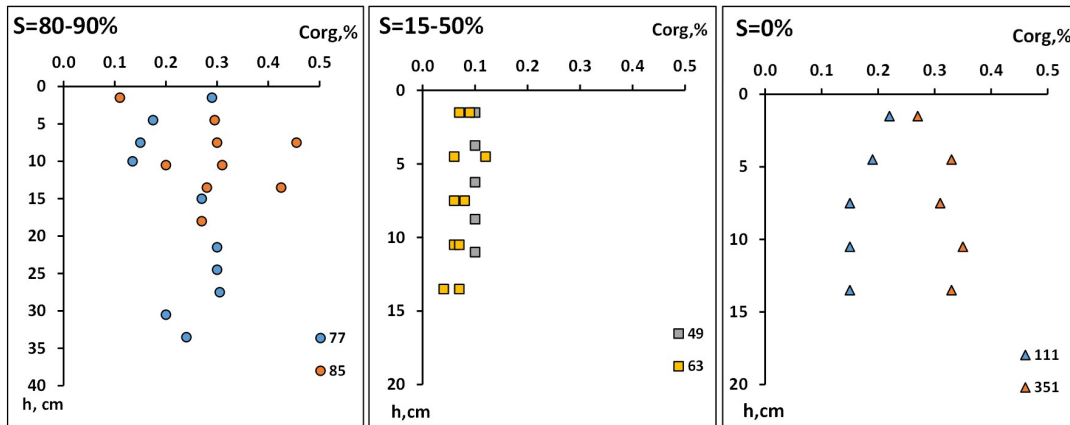
**Fig. 2.** Dependence of  $C_{\text{орг}}$  concentration on the fraction of silt particles (< 0.05 mm) in bottom sediments of the Srednyaya Bight from the seagrass habitats (sta. 49, 63, 77, and 85) and bare sands (sta. 111 and 351)



Анализ вертикального распределения содержания  $C_{\text{орг}}$  в пределах верхнего 15–35-см слоя песчаных осадков бухты Средняя не позволяет однозначно констатировать тренд изменения вниз по колонкам. Наиболее изменчива была концентрация  $C_{\text{орг}}$  в колонках, отобранных на станциях с высоким процентом покрытия морской травой (рис. 3).

На процесс депонирования  $C_{\text{орг}}$  в донных отложениях бухты Средняя оказывает существенное воздействие их гранулометрический состав, что отражается в значимой корреляции с содержанием алевропелитового материала по всей выборке (рис. 2). Фактор влияния zostеры выражается в том, что при близких показателях гранулометрического состава донные отложения под плотными зарослями морской травы содержат больше  $C_{\text{орг}}$  (см. ст. 77 и 85 на рис. 2). Данный факт свидетельствует о том, что *Z. marina* одновременно является источником углерода

в донных отложениях и способствует накоплению тонкозернистого материала. Отсутствие значимого тренда уменьшения вниз по колонкам (рис. 3) отличает песчаные осадки от заиленных отложений, где при повышенной концентрации  $C_{орг}$  в верхнем 5–10-см слое наблюдается значимое снижение в нижележащих слоях за счёт аэробного окисления в пределах верхнего слоя и восстановительного диагенеза в нижележащих отложениях [Тищенко и др., 2022].



**Рис. 3.** Изменение концентрации  $C_{орг}$  по колонкам донных отложений бухты Средняя с различным уровнем проективного покрытия zostерой (S)

**Fig. 3.** Changes in  $C_{орг}$  concentration in the bottom sediment cores of the Srednyaya Bight with different projective seagrass coverage (S)

В отличие от концентрации углерода, объёмная плотность песчаных отложений бухты Средняя колебалась в достаточно узких пределах,  $1,17–1,35 \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$ . Полученные данные по объёмной плотности и концентрации  $C_{орг}$  в отложениях позволяют рассчитать запас углерода в слое донных осадков определённой мощности. Результаты оценки запаса углерода будут пропорциональны толщине рассматриваемого слоя. Нами был проведён расчёт в двух вариантах: сначала — определение для слоя 0,25 м [Prentice et al., 2020], затем — экстраполяция для слоя 1 м, поскольку именно метровый слой отложений наиболее часто используется в оценках, связанных с концепцией «голубого углерода» [Fourqurean et al., 2012]. Однако в последней глобальной сводке для расчётов был использован 20-см слой [Kennedy et al., 2022], что позволило заметно расширить базу применяемых данных, так как во многих работах отобраны колонки длиной 15–35 см, как и в наших исследованиях.

**Таблица 3.** Запас  $C_{орг}$  ( $\text{г}\cdot\text{С}\cdot\text{м}^{-2}$ ) в верхнем 0,25-м слое и в 1-м слое донных отложений бухты Средняя под зарослями zostеры различной плотности и без zostеры

**Table 3.**  $C_{орг}$  stock ( $\text{g}\cdot\text{C}\cdot\text{m}^{-2}$ ) in the upper 0.25-m layer and 1-m sediment layer of the seagrass-covered areas and bare sands in the Srednyaya Bight

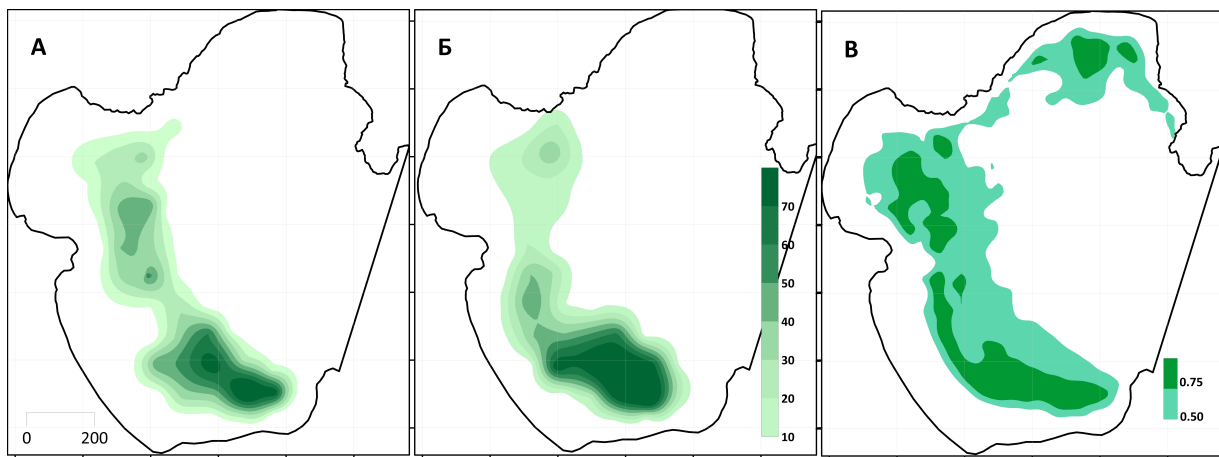
	Зостера > 50 %		Зостера < 50 %	Пески без zostеры	
№ станции	85	77	63 и 49	111	351
Число проб	9	10	15	5	5
Запас $C_{орг}$ в слое 0,25 м, X	817	708	231	506	986
Запас $C_{орг}$ в слое 0,25 м, SE	75	62	18	48	42
Запас $C_{орг}$ в слое 1 м, X	3644	2933	958	1901	4070
Запас $C_{орг}$ в слое 1 м, SE	431	260	71	177	168

**Примечание:** X — среднее; SE — стандартная ошибка.

**Note:** X, the mean value; SE, the standard error.



**Пространственное распределение zostеры в бухте Средняя по данным полевых наблюдений и моделирования MaxEnt 3.4.4.** Для учёта пространственной гетерогенности экосистемы морских трав при оценке запаса углерода в масштабе бухты по данным полевой съёмки построены карты распределения полей zostеры в апреле и июле 2021 г. (рис. 4А и Б). По результатам моделирования методом максимальной энтропии выявлен потенциальный ареал распространения *Z. marina* в районе исследований (рис. 4В).



**Рис. 4.** Распределение полей zostеры в бухте Средняя по данным полевого подводного картографирования в апреле (А) и в июле (Б) (цветовая шкала — площадь проективного покрытия) и по результатам моделирования потенциальной области присутствия *Zostera marina* (В) (цветовая шкала — расчётная вероятность присутствия вида)

**Fig. 4.** Distribution of the seagrass meadows in the Srednyaya Bight according to field underwater mapping data in April (A) and July (Б) (the color scale indicates projective coverage area) and according to the results of modeling the potential area of *Zostera marina* occurrence (B) (the color scale indicates calculated probability of the species occurrence)

Данные о площадях разреженных и густых зарослей, рассчитанные по построенным картам, включены в табл. 4.

**Таблица 4.** Площади полей zostеры в бухте Средняя, рассчитанные по данным подводного картографирования и по данным дистанционного зондирования с радиометрической коррекцией [Жариков и др., 2018]

**Table 4.** Areas of the seagrass meadows in the Srednyaya Bight evaluated by underwater mapping data and remote sensing data with radiometric correction [Zharikov et al., 2018]

Период	Площадь зарослей, га, с проективным покрытием		
	10–50 %	> 50 %	Всего
28.04.2021–29.04.2021	19,53 ± 4,88	3,54 ± 0,85	23,08 ± 5,95
27.07.2021–28.07.2021	17,91 ± 4,48	5,67 ± 1,41	23,58 ± 5,89
12.10.2001	9,54 ± 3,18	2,70 ± 0,22	12,24 ± 2,74
05.10.2013	15,57 ± 5,24	4,50 ± 0,29	20,07 ± 4,29
08.10.2014	18,40 ± 6,14	7,40 ± 2,47	25,80 ± 5,52

Разреженные поля с проективным покрытием от 10 до 50 %, граничащие с отмывтыми сортированными песками, локализованы в центральной и юго-западной частях бухты. Плотные заросли с проективным покрытием более 50 % тяготеют к заиленным песчаным грунтам и концентрируются на юге (см. рис. 4А и Б).

Относительный вклад переменных в модель был следующим: цифровая модель рельефа — 44,6 %; распределение донных осадков — 30,7 %; ландшафтно-фациальная структура бухты — 24,6 %. Потенциальные области с прогнозной вероятностью присутствия вида более 0,5 (рис. 4В) занимают 32,47 га, что составляет около трети общей площади бухты. Из них на площади с вероятностью присутствия более 0,75 приходится 11,83 га.

Результаты полевого картографирования в апреле и июле (рис. 4А и Б) показывают, что заросли зостеры занимают  $\frac{2}{3}$  области с прогнозной вероятностью присутствия вида более 0,5 и расположены преимущественно на защищённых от прямого штормового воздействия участках.

В период исследований на поля *Z. marina* приходилось около четверти площади бухты (23,2 %). С учётом того, что разреженные и плотные заросли занимали 80,2 и 19,8 % соответственно от общей площади, занятой высшей растительностью, были рассчитаны абсолютные значения запаса углерода и в биомассе зостеры, и депонированного в осадках толщиной 1 м, которые покрыты лугами (347,17 т). Около 95 % этого количества углерода локализовано в донных осадках под зарослями.

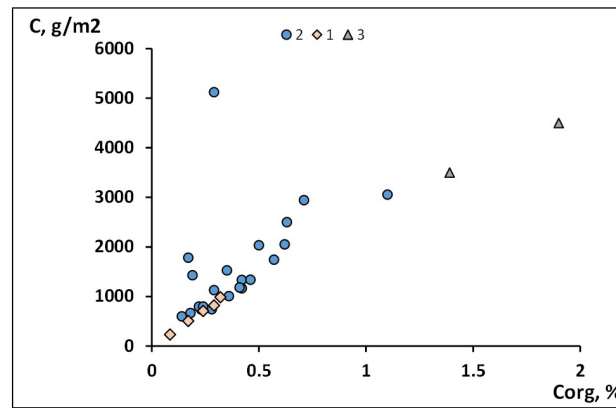
## ОБСУЖДЕНИЕ

Доля органического углерода, содержащегося в тканях морской травы, даже при 100%-ном проективном покрытии не превышает трети от количества углерода в 25-см слое подстилающих песчаных отложений. При рассмотрении слоя толщиной 1 м очевидно, что вклад донных отложений в общий пул органического углерода в экосистемах морских трав становится подавляющим (> 90 %) (см. табл. 1 и 3). Можно предположить, что в экосистемах с морскими травами на заиленных грунтах, содержащих 1–3 %  $C_{\text{орг}}$ , роль донных отложений в балансе органического углерода будет ещё больше. Таким образом, хотя функционирование экосистем с морскими травами обусловлено именно жизнедеятельностью последних, большая часть органического углерода накапливается и содержится в материале донных осадков. Соответственно, с точки зрения концепции «голубого углерода» роль экосистем с морскими травами в фиксации углерода определяется количеством  $C_{\text{орг}}$  в подстилающих донных отложениях.

Заметное обогащение органическим углеродом песчаных отложений бухты Средняя под зарослями *Z. marina*, по сравнению с песками близкого гранулометрического состава, не покрытыми травами (рис. 2), подтверждает значимую роль экосистем зостеры в накоплении углерода даже в достаточно открытых акваториях, подобных бухте Средняя, с отсутствием устойчивого и интенсивного осадконакопления, где концентрация  $C_{\text{орг}}$  в песчаных отложениях не превышает 0,5 %. В верхнем слое отложений полузакрытых акваторий залива Петра Великого (в бухтах Воевода и Новгородская), на участках, не покрытых *Z. marina*, концентрация  $C_{\text{орг}}$  составляла 2–3 % [Тищенко и др., 2022]. Отсутствие данных по гранулометрическому составу этих осадков не позволяет провести прямое сравнение с нашими результатами, однако зависимость концентрации  $C_{\text{орг}}$  от степени заиленности донных отложений зафиксирована неоднократно [Kennedy et al., 2022; Prentice et al., 2020]. В связи с вышеизложенным можно предположить достаточно высокую заиленность отложений полузакрытых и закрытых бухт залива Петра Великого. Однако отметим, что значительная часть прибрежных акваторий северо-западного сектора Японского моря имеет песчаные донные осадки, подобные таковым в бухте Средняя, и экосистемы с доминированием зостеры распространены здесь весьма широко [Арзамасцев, Преображенский, 1990; Колпаков, 2013; Мануйлов, 1987; Паймеева, 1973, 1979].

При сравнении данных по запасу углерода в верхнем 25-см слое донных отложений бухты Средняя с аналогичными данными, полученными для экосистем зостеры на северо-западном побережье США и Канады [Prentice et al., 2020], становится очевидным, что наши результаты по бухте Средняя очень хорошо укладываются в общий тренд (рис. 5), который характеризует

зависимость запаса  $C_{\text{орг}}$  от его концентрации в донных отложениях. Сведения [Тищенко и др., 2022] по более заиленным отложениям, пересчитанные на слой 25 см, также удовлетворительно совпадают с линией общего тренда, но в области достаточно высокой концентрации  $C_{\text{орг}}$  в донных осадках (рис. 5).



**Рис. 5.** Зависимость запаса  $C_{\text{орг}}$  в верхнем 25-см слое прибрежных донных отложений бухты Средняя (1), северо-западного побережья Северной Америки [Prentice et al., 2020] (2) и полузакрытых бухт залива Петра Великого [Тищенко и др., 2022] (3)

**Fig. 5.** Dependence of  $C_{\text{орг}}$  stock in the upper 25-cm layer of coastal sediments of the Srednyaya Bight (1), northwestern coast of North America [Prentice et al., 2020] (2), and semi-enclosed inlets of Peter the Great Bay [Tischenko et al., 2022] (3)

Таким образом, из полученных результатов следует, что наиболее важным фактором, контролирующим запас углерода в экосистемах с морской травой *Z. marina* в расчёте на единицу площади, является концентрация  $C_{\text{орг}}$  в подстилающих донных отложениях, которая, в свою очередь, определяется прежде всего показателями их гранулометрического состава. Вариации запасов углерода в верхнем слое в зависимости от характера донных отложений составляют порядок и более (рис. 5).

Факторы глубины, уклона дна, экспозиции склонов и характера гидродинамики прямо и опосредованно обуславливают режим осадконакопления и гранулометрический состав отложений [Dahl et al., 2016]. Распределение морских трав в значительной мере определяется геоморфологическим строением подводных склонов, конфигурацией береговой линии и типом субстрата [O'Brien et al., 2022]. Вклад различных переменных в модель распределения zostеры соответствует этим представлениям.

Сравнение площадей, занятых высшей водной растительностью в районе исследований, даёт представление об изменениях распределения морских трав (см. табл. 4). Различия между площадями, занимаемыми сообществом *Z. marina* в 2013, 2014 и 2021 гг., находятся в пределах ошибок, которые обусловлены точностью использованных методов картографирования. Тем не менее локализация зарослей в 2021 г. изменилась: полностью исчезло поле zostеры, оконтуренное на тематических картах в северной части бухты [Жариков и др., 2017, 2018]. Между тем побережье исследуемого района открыто ветрам восточных и юго-восточных румбов. Во время прохождения тропического циклона «Майсак» (3–4 сентября 2020 г.) ветер и волнение именно этих направлений имели наибольшую интенсивность [Лазарюк и др., 2021]. Под его воздействием в бухте Средняя в течение трёх суток наблюдали штормовой нагон и аномально высокие волны, которые полностью разрушили в северном районе бухты часть построек кордона охраны заповедника, простоявших на берегу более 10 лет.

Отметим, что значительные колебания проективного покрытия дна морскими травами были зафиксированы в акватории заповедника и ранее. Так, уменьшение площадей *Z. marina* в Морском заповеднике было отмечено в начале 1990-х гг. при проведении ихтиологических наблюдений на постоянных трансектах [Маркевич, 2002].

Высокая межгодовая пространственная изменчивость сообществ морских трав установлена и в других регионах. Например, многолетние мониторинговые исследования полей *Z. marina* в эстуарии Эмса (залив Ваддензе, Северное море) показали, что в среднем 12,9 % покрытых растительностью площадей ежегодно полностью теряют заросли, тогда как около 12,7 % площади районов обнажённого дна колонизируются зостерой [Valle et al., 2013]. Изменение площадей и местоположения полей *Z. marina*, локальное исчезновение зарослей и повторная колонизация участков рассматриваются как часть популяционной стратегии вида [van Katwijk et al., 2009], позволяющей восстанавливать заросли после периодического воздействия разрушающих факторов [Trémolières, 2004].

Исследования характеристик площади покрытия полей зостеры и показателей их сезонной и межгодовой изменчивости особенно важны при оценке запасов углерода в экосистемах отдельных акваторий. Поскольку долговременный мониторинг морских трав трудоёмок и дорог, необходимы альтернативные подходы. Требующиеся данные могут быть получены с применением методов дистанционного зондирования и с использованием моделей распределения видов.

Для долговременного мониторинга полей морских трав уже применяют методы дистанционного зондирования, обеспечивающие исследованиям оперативность и широкий охват районов распространения [Bramante et al., 2018; Pham et al., 2019; Poursanidis et al., 2021]. Синоптический мониторинг прибрежных экосистем на основе дистанционных данных даёт важную информацию о пространственных характеристиках и о различиях процессов осадконакопления экосистем морских трав [McKenzie et al., 2022; Randazzo et al., 2021]. Моделирование ареала потенциального местообитания позволяет охарактеризовать экологические особенности распределения морских трав и предоставляет пространственные данные, поддерживающие оценки связывания и хранения углерода в конкретных местообитаниях [Kuwaе et al., 2022; O'Brien et al., 2022].

На участках с повышенной ветро-волновой нагруженностью (открытые побережья и бухты) прохождение штормов способно значительно сократить площадь полей *Z. marina*. Кроме того, с интенсивностью гидродинамического воздействия коррелируют пространственные вариации темпов накопления и величина запаса углерода в осадках. Полученные нами результаты позволяют предполагать, что в открытых и полуоткрытых бухтах с зарослями зостеры они значительно ниже, чем в закрытых акваториях.

Субрегиональные и региональные оценки вклада экосистем с морскими травами в баланс углерода, хранимого в прибрежной зоне, основаны на определении площадей, которые заняты данными экосистемами. Пространственная неоднородность зарослей определяет необходимость дифференциации акваторий по режимам осадконакопления и типам донных отложений. В первом приближении такая дифференциация приводит к выделению двух категорий — районов с преобладанием аккумуляции осадков и с возможностью накопления углерода и акваторий с доминированием процессов эрозии, где углерод практически не накапливается. Как показывают полученные нами результаты, бухта Средняя относится ко второй категории.

Таким образом, накопление сведений о прямых измерениях и расчётных значениях концентрации и запаса углерода в прибрежной зоне должно сопровождаться оценками пространственного распределения биотопов методами полевого картографирования, дистанционного зондирования и моделирования, что обеспечивает учёт пространственной неоднородности экосистем морских трав в интегральных оценках «голубого углерода».

**Выводы:**

1. По результатам проведённых исследований определены биомасса и запас углерода в травостое и корнях *Zostera marina*, концентрация органического углерода в колонках осадков и запас углерода в слоях донных отложений (толщиной 0,25 и 1 м) для типичных местообитаний бухты Средняя. С использованием программы MaxEnt 3.4.4 выявлена потенциальная область распространения сообщества с доминированием zostеры. Построены карты распределения зарослей морской травы в апреле и июле 2021 г.
2. В сообществе *Z. marina* на корни приходилось в 3–20 раз меньше биомассы, чем на травостой. В соответствии с сезонностью вегетации эта разница возрастает от апреля к июлю. В биотопах с проективным покрытием 50–80 % запас углерода в тканях zostеры составляет  $(96,8 \pm 37,4)$  г С·м<sup>-2</sup>, в биотопах со 100%-ным покрытием он повышается до 253 г С·м<sup>-2</sup>.
3. Концентрация углерода в донных отложениях бухты Средняя колебалась в пределах от 0,04 до 0,46 % и была пропорциональна доле алевритовых фракций. Под плотными зарослями zostеры содержание С<sub>орг</sub> и доля алевритовых частиц в осадках были выше, чем под разреженными. Анализ вертикального распределения концентрации С<sub>орг</sub> в пределах верхнего 15–35-см слоя песчаных осадков не выявил тренда изменения вниз по колонкам; основным фактором, влияющим на процесс концентрации С<sub>орг</sub>, был гранулометрический состав осадков.
4. Доля органического углерода, содержащегося в тканях морской травы, не превышает трети от его количества, содержащегося в 25-см слое подстилающих песчаных отложений. В слое толщиной 1 м вклад донных отложений в пул органического углерода превышает 90 %. Соответственно, роль полей морских трав в фиксации углерода в бухте определяется его концентрацией и количеством в донных отложениях. Размах вариации запасов углерода в верхнем слое зависит от характера донных отложений и составляет порядок и более.
5. Для субрегиональных и региональных оценок вклада морских трав в баланс углерода, аккумулируемого в прибрежной зоне, необходима дифференциация прибрежных акваторий по режимам осадконакопления и типам донных отложений. Данный подход способствует повышению корректности оценки запасов углерода, депонированного в экосистемах морских трав.

Работа выполнена в рамках государственного задания Тихоокеанского института географии ДВО РАН № 122020900188-3.

**Благодарность.** Это исследование было проведено во многом благодаря деятельности NOWPAP CEARAC (UNEP), координатору которого Генки Тераучи (Genki Terauchi) мы выражаем свою признательность. Мы благодарны дирекции и сотрудникам отдела охраны ФГБУ «Земля леопарда» за помощь в организации полевых исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Арзамасцев И. С., Преображенский Б. В. *Атлас подводных ландшафтов Японского моря*. Москва : Наука, 1990. 222 с. [Arzamastsev I. S., Preobrazhensky B. V. *Atlas podvodnykh landscapev Yaponskogo morya*. Moscow : Nauka, 1990, 222 p. (in Russ.)]
2. Жариков В. В., Базаров К. Ю., Егидарев Е. Г. Использование данных дистанционного зондирования при картографировании подводных ландшафтов бухты Средней (залив Петра Великого, Японское море) // *География и природные ресурсы*. 2017. № 2. С. 190–198. [Zharikov V. V., Bazarov K. Y., Egidarev E. G. Use of remotely sensed data in mapping underwater landscapes of Srednyaya Bay (Peter the Great Gulf, Sea of Japan). *Geografiya i prirodnye resursy*, 2017, no. 2, pp. 190–198. (in Russ.)]
3. Жариков В. В., Базаров К. Ю., Егидарев Е. Г., Лебедев А. М. Использование данных LANDSAT для картографирования высшей водной растительности Дальневосточного морского заповедника // *Океанология*. 2018. Т. 58, № 3. С. 521–531. [Zharikov V. V., Bazarov K. Y., Egidarev E. G.,

- Lebedev A. M. Application of LANDSAT data for mapping higher aquatic vegetation of the Far East Marine Reserve. *Okeanologiya*, 2018, vol. 58, no. 3, pp. 521–531. (in Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0030157418030164>
4. Колпаков Н. В. Продукция макрофитов в эстуариях Приморья // *Известия ТИНРО*. 2013. Т. 174. С. 135–148. [Kolpakov N. V. Primary production of macrophytes in estuaries of Primorye. *Izvestiya TINRO*, 2013, vol. 174, pp. 135–148. (in Russ.)]
  5. Короткий А. М., Худяков Г. И. *Экзогенные геоморфологические системы морских побережий*. Москва : Наука, 1990, 216 с. [Korotky A. M., Khudyakov G. I. *Ekzogennyye geomorfologicheskie sistemy morskikh poberezhii*. Moscow : Nauka, 1990, 216 p. (in Russ.)]
  6. Лазарюк А. Ю., Радовец А. В., Христофорова Н. К. Влияние тайфуна Майсак на экологическую ситуацию в материковых прибрежьях Дальневосточного морского заповедника в сентябре 2020 г. (Приморский край, Россия). *Биота и среда природных территорий*. 2021. № 4. С. 85–101. [Lazaryuk A. Yu., Radovets A. V., Khristoforova N. K. Environmental impact of typhoon Maysak on the mainland coast of the Far Eastern Marine Biosphere Reserve in September 2020 (Primorsky Krai, Russia). *Biota i sreda prirodnikh territorii*, 2021, no. 4, pp. 85–101. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.37102/2782-1978\\_2021\\_4\\_4](https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_4_4)
  7. Маркевич А. И. Распределение рыб в прибрежных биотопах бухты Западной острова Фуругельма: изменения с 1991 по 1996 г. // *Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной*. Владивосток : Дальнаука, 2002. Т. 3. С. 137–148. [Markevich A. I. Raspredelenie ryb v pribrezhnykh biotopakh bukhty Zapadnoi ostrova Furugel'ma: izmeneniya s 1991 po 1996 g. In: *Ecological Condition and Biota of Southwest Part of the Peter the Great Bay and Mouth of the Tumanaya River*. Vladivostok : Dal'nauka, 2002, vol. 3, pp. 137–148. (in Russ.)]
  8. Мануйлов В. А. Структура донных ландшафтов береговой зоны залива Петра Великого // *Донные ландшафты Японского моря : сборник научных трудов*. Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. С. 22–43. [Manuilov V. A. Struktura donnykh landshaftov beregovoi zony zaliva Petra Velikogo. In: *Donnye landshafty Yaponskogo morya : sbornik nauchnykh trudov*. Vladivostok : DVO AN SSSR, 1987, pp. 22–43. (in Russ.)]
  9. Паймеева Л. Г. Распределение зарослей zostеры в заливе Петра Великого // *Известия ТИНРО*. 1973. Т. 87. С. 145–148. [Paimeyeva L. G. Distribution of *Zostera* stocks in the Bay of Peter the Great. *Izvestiya TINRO*, 1973, vol. 87, pp. 145–148. (in Russ.)]
  10. Паймеева Л. Г. Распространение и запасы zostеры в Приморье от мыса Поворотного до мыса Белкина // *Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии*. Владивосток : ТИНРО, 1979. Вып. 10. С. 149–154. [Paimeyeva L. G. Rasprostraneniye i zapasy zostery v Primor'e ot mysa Povorotnogo do mysa Belkina. In: *Issledovaniya po biologii ryb i promyslovoi okeanografii*. Vladivostok : TINRO, 1979, iss. 10, pp. 149–154. (in Russ.)]
  11. Романкевич Е. А. *Геохимия органического вещества в океане*. Москва : Наука, 1977, 256 с. [Romankevich E. A. *Geokhimiya organicheskogo veshchestva v okeane*. Moscow : Nauka, 1977, 256 p. (in Russ.)]
  12. Суханов В. В. *Научная графика на компьютере*. Владивосток : Дальнаука, 2005. 355 с. [Sukhanov V. V. *Nauchnaya grafika na komp'yutere*. Vladivostok : Dal'nauka, 2005, 355 p. (in Russ.)]
  13. Тищенко П. Я., Шкирникова Е. М., Горячев В. А., Рюмина А. А., Сагалаев С. Г., Тищенко П. П., Уланова О. А., Тибенко Е. Ю. Депонированный органический углерод мелководных бухт залива Петра Великого (Японское море) // *Геохимия*. 2022. Т. 67, № 10. С. 1004–1012. [Tishchenko P. Ya., Shkirknikova E. M., Goryachev V. A., Ryumina A. A., Sagalaev S. G., Tishchenko P. P., Ulanova O. A., Tibenko E. Yu. Accumulated organic carbon in the sediments of shallow bights of the Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Geokhimiya*, 2022, vol. 67, no. 10, pp. 1004–1012. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0016752522100119>
  14. Bertelli C. M., Stokes H. J., Bull J. C., Unsworth R. K. F. The use of habitat suitability modelling for seagrass: A review. *Frontiers in Marine Science*, 2022, vol. 9, art. no. 997831 (8 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.997831>
  15. Bouillon S., Boschker H. T. S. Bacterial carbon sources in coastal sediments: A cross-system

- analysis based on stable isotope data of biomarkers. *Biogeosciences*, 2006, vol. 3, iss. 2, pp. 175–185. <https://doi.org/10.5194/bg-3-175-2006>
16. Bramante J. F., Ali S. M., Ziegler A. D., Sin T. M. Decadal biomass and area changes in a multi-species meadow in Singapore: Application of multi-resolution satellite imagery. *Botanica Marina*, 2018, vol. 61, iss. 3, pp. 289–304. <https://doi.org/10.1515/bot-2017-0064>
  17. Dahl M., Deyanova D., Gütschow S., Asplund M. E., Lyimo L. D., Karamfilov V., Santos R., Björk M., Gullström M. Sediment properties as important predictors of carbon storage in *Zostera marina* meadows: A comparison of four European areas. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, iss. 12, art. no. e0167493 (21 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167493>
  18. Duarte C. M., Middelburg J. J., Caraco N. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2005, vol. 2, iss. 1, pp. 1–8. <https://doi.org/10.5194/bg-2-1-2005>
  19. Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudík M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 2011, vol. 17, iss. 1, pp. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
  20. Fourqurean J. W., Duarte C. M., Kennedy H., Marbà N., Holmer M., Mateo M. A., Apostolaki E. T., Kendrick G. A., Krause-Jensen D., McGlathery K. J., Serrano O. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*, 2012, vol. 5, pp. 505–509. <https://doi.org/10.1038/ngeo1477>
  21. Gullström M., Lyimo L. D., Dahl M., Samuelsson G. S., Eggertsen M., Anderberg E., Rasmussen L. M., Linderholm H. W., Knudby A., Bandeira S., Nordlund L. M., Björk M. Blue carbon storage in tropical seagrass meadows relates to carbonate stock dynamics, plant–sediment processes, and landscape context: Insights from the western Indian Ocean. *Ecosystems*, 2018, vol. 21, iss. 3, pp. 551–566. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0170-8>
  22. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, iss. 1, art. no. 4 (9 p.).
  23. Kennedy H., Beggins J., Duarte C. M., Fourqurean J. W., Holmer M., Marbà N., Middelburg J. J. Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles*, 2010, vol. 24, iss. 4, art. no. GB4026 (8 p.). <https://doi.org/10.1029/2010GB003848>
  24. Kennedy H., Pagès J. F., Lagomasino D., Arias-Ortiz A., Colarusso P., Fourqurean J. W., Githaiga M. N., Howard J. L., Krause-Jensen D., Kuwae T., Lavery P. S., Macreadie P. I., Marbà N., Masqué P., Mazarrasa I., Miyajima T., Serrano O., Duarte C. M. Species traits and geomorphic setting as drivers of global soil carbon stocks in seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 2022, vol. 36, iss. 10, art. no. e2022GB007481 (18 p.). <https://doi.org/10.1029/2022GB007481>
  25. Kuwae T., Watanabe A., Yoshihara S., Suehiro F., Sugimura Y. Implementation of blue carbon offset crediting for seagrass meadows, macroalgal beds, and macroalgae farming in Japan. *Marine Policy*, 2022, vol. 138, art. no. 104996 (11 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2022.104996>
  26. Lafratta A., Serrano O., Masqué P., Mateo M. A., Fernandes M., Gaylard S., Lavery P. S. Challenges to select suitable habitats and demonstrate ‘additionality’ in Blue Carbon projects: A seagrass case study. *Ocean & Coastal Management*, 2020, vol. 197, art. no. 105295 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105295>
  27. Lei T., Wang D., Yu X., Ma S., Zhao W., Cui C., Meng J., Tao S., Guan D. Global iron and steel plant CO<sub>2</sub> emissions and carbon-neutrality pathways. *Nature*, 2023, vol. 622, pp. 514–520. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06486-7>
  28. Marbà N., Arias-Ortiz A., Masqué P., Kendrick G. A., Mazarrasa I., Bastyan G. R., Garcia-Orellana J., Duarte C. M. Impact of seagrass loss and subsequent revegetation on carbon sequestration and stocks. *Journal of Ecology*, 2015, vol. 103, iss. 2, pp. 296–302. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12370>
  29. Mazarrasa I., Marbà N., Garcia-Orellana J., Masqué P., Arias-Ortiz A., Duarte C. M. Effect of environmental factors (wave exposure and depth) and anthropogenic pressure in the C sink capacity of *Posidonia oceanica* meadows. *Limnology and Oceanography*, 2017, vol. 62, iss. 4, pp. 1436–1450. <https://doi.org/10.1002/lno.10510>
  30. McKenzie L. J., Langlois L. A., Roelfsema C. M. Improving approaches to mapping seagrass within the Great Barrier Reef: From field

- to spaceborne Earth observation. *Remote Sensing*, 2022, vol. 14, iss. 11, art. no. 2604 (28 p.). <https://doi.org/10.3390/rs14112604>
31. McLeod E., Chmura G. L., Bouillon S., Salm R., Björk M., Duarte C. M., Lovelock C. E., Schlesinger W. H., Silliman B. R. A blueprint for blue carbon: Toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO<sub>2</sub>. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2011, vol. 9, iss. 10, pp. 552–560. <https://doi.org/10.1890/110004>
  32. Miyajima T., Hori M., Hamaguchi M., Shimabukuro H., Yoshida G. Geophysical constraints for organic carbon sequestration capacity of *Zostera marina* seagrass meadows and surrounding habitats. *Limnology and Oceanography*, 2017, vol. 62, iss. 3, pp. 954–972. <https://doi.org/10.1002/lno.10478>
  33. O'Brien J. M., Wong M. C., Stanley R. R. E. Fine-scale ensemble species distribution modeling of eelgrass (*Zostera marina*) to inform nearshore conservation planning and habitat management. *Frontiers in Marine Science*, 2022, vol. 9, art. no. 988858 (19 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.988858>
  34. Pham T. D., Xia J., Ha N. T., Bui D. T., Le N. N., Tekeuchi W. A review of remote sensing approaches for monitoring blue carbon ecosystems: Mangroves, seagrasses and salt marshes during 2010–2018. *Sensors*, 2019, vol. 19, iss. 8, art. no. 1933 (37 p.). <https://doi.org/10.3390/s19081933>
  35. Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, vol. 190, iss. 3–4, pp. 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
  36. Poursanidis D., Traganos D., Teixeira L., Shapiro A., Muaves L. Cloud-native seascape mapping of Mozambique's Quirimbas National Park with Sentinel-2. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2021, vol. 7, iss. 2, pp. 275–291. <https://doi.org/10.1002/rse2.187>
  37. Prentice C., Poppe K. L., Lutz M., Murray E., Stephens T. A., Spooner A., Helsing-Lewis M., Sanders-Smith R., Rybczyk J. M., Apple J., Short F. T., Gaeckle J., Helms A., Mattson C., Raymond W. W., Klinger T. A synthesis of blue carbon stocks, sources, and accumulation rates in eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the Northeast Pacific. *Global Biogeochemical Cycles*, 2020, vol. 34, iss. 2, art. no. e2019GB006345 (16 p.). <https://doi.org/10.1029/2019GB006345>
  38. Randazzo G., Italiano F., Micallef A., Tomasello A., Cassetti F. P., Zammit A., D'Amico S., Saliba O., Cascio M., Cavallaro F., Crupi A., Fontana M., Gregorio F., Lanza S., Colica E., Muzirafuti A. WebGIS implementation for dynamic mapping and visualization of coastal geospatial data: A case study of BESS project. *Applied Sciences*, 2021, vol. 11, iss. 17, art. no. 8233 (21 p.). <https://doi.org/10.3390/app11178233>
  39. Röhr M. E., Holmer M., Baum J. K., Björk M., Boyer K., Chin D., Chalifour L., Cimon S., Cusson M., Dahl M., Deyanova D., Duffy J. E., Ek-löf J. S., Geyer J. K., Griffin J. N., Gullström M., Hereu C. M., Hori M., Hovel K. A., Randall Hughes A., Jorgensen P., Kiriakopolos S., Moksnes P.-O., Nakaoka M., O'Connor M. I., Peterson B., Reiss K., Reynolds P. L., Rossi F., Ruesink J., Santos R., Stachowicz J. J., Tomas F., Lee K.-S., Unsworth R. K. F., Boström C. Blue carbon storage capacity of temperate eelgrass (*Zostera marina*) meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 2018, vol. 32, iss. 10, pp. 1457–1475. <https://doi.org/10.1029/2018GB005941>
  40. Samper-Villarreal J., Lovelock C. E., Saunders M. I., Roelfsema C., Mumby P. J. Organic carbon in seagrass sediments is influenced by seagrass canopy complexity, turbidity, wave height, and water depth. *Limnology and Oceanography*, 2016, vol. 61, iss. 3, pp. 938–952. <https://doi.org/10.1002/lno.10262>
  41. Trémolières M. Plant response strategies to stress and disturbance: The case of aquatic plants. *Journal of Biosciences*, 2004, vol. 29, pp. 461–470. <https://doi.org/10.1007/BF02712119>
  42. Valle M., van Katwijk M. M., de Jong D. J., Bouma T. J., Schipper A. M., Chust G., Benito B. M., Garmendia J. M., Borja Á. Comparing the performance of species distribution models of *Zostera marina*: Implications for conservation. *Journal of Sea Research*, 2013, vol. 83, pp. 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.03.002>
  43. van Katwijk M. M., Bos A. R., de Jonge V. N., Hanssen L. S. A. M., Hermus D. C. R., de Jong D. J. Guidelines for seagrass restoration: Importance of habitat selection and donor population, spreading of risks, and ecosystem engineering effects. *Marine Pollution Bulletin*, 2009, vol. 58, iss. 2, pp. 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.028>



**ASSESSMENT OF CARBON STOCK  
IN THE *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753 ECOSYSTEM  
ON SANDY SEDIMENTS OF THE SREDNYAYA BIGHT  
(PETER THE GREAT BAY, THE SEA OF JAPAN)  
BASED ON FIELD OBSERVATIONS**

**V. Shulkin, V. Zharikov, A. Lebedev, and K. Bazarov**

Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: [shulkin@igdvvo.ru](mailto:shulkin@igdvvo.ru)

Coastal seagrass ecosystems, particularly *Zostera marina* Linnaeus, 1753 ones, are capable of accumulating organic carbon by fixing carbon dioxide *via* photosynthesis. Seagrass biomass is considered as a short-term carbon storage, and underlying bottom sediments, as a long-term one. The research on organic matter accumulation by seagrass ecosystems is mostly carried out in areas with stable sedimentation. For such ecosystems, the importance of seagrass areas within the concept of blue carbon was shown. However, for the seas of temperate latitudes, coastal waters with unstable sedimentation and prevalence of sandy sediments are common, and the scale of carbon storage in seagrass ecosystems is not obvious. In this work, biomass and carbon stock in *Z. marina* leaves and roots, as well as  $C_{org}$  concentration and carbon stock in the upper layers of bottom sediments (0.25-m and 1-m thick), were determined for typical habitats in the semi-open Srednyaya Bight (Peter the Great Bay, the Sea of Japan), where sandy sediments prevail. *Z. marina* roots were characterized by 3–20 times lower biomass than its leaves. This difference increased from April to July in accordance with seasonality. Carbon concentrations in the seagrass leaves and roots were similar (33.3 and 31.3% dry weight, respectively). In the habitats with a projective coverage of 50–80%, carbon stock in *Z. marina* tissues was  $(96.8 \pm 37.4) \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$ ; with 100% coverage, the value increased to  $253 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$ .  $C_{org}$  concentration in bottom sediments of the Srednyaya Bight ranged within 0.04–0.46% and correlated with content of silt fractions. Under dense *Z. marina* coverage,  $C_{org}$  content and the fraction of silt particles in sediments were higher than under sparse ones. The vertical distribution of  $C_{org}$  concentration within the upper 15–35-cm layer did not reveal a downward trend in the cores. The main factor controlling  $C_{org}$  content was the particle-size distribution of sediments, which suggests a weak expression of reduction diagenesis and the effect of wave mixing of the upper layer of sandy sediments. Data on the bulk density and  $C_{org}$  concentration in sediments allowed to calculate carbon stock for the layers of 0.25 and 1 m. The quota of organic carbon in the seagrass tissues did not exceed a third of its amount in the upper layer (0.25 m) of underlying sandy sediments. When extrapolated to a 1-m thick layer, the quota of bottom sediments to  $C_{org}$  pool exceeds 90%. Organic carbon enrichment of sandy sediments under the seagrass beds compared to sands of similar particle size beyond the seagrass beds indicates a significant role of *Z. marina* in carbon storage, even in the habitats with the lack of stable and intensive sedimentation. The major factor controlling carbon stock in *Z. marina* ecosystems is  $C_{org}$  content in underlying bottom sediments which depends primarily on their particle-size distribution. In this case, the range of variation in carbon stock in the upper layer is an order of magnitude or more. Maps of the seagrass distribution in April and July 2021 were built. The absolute values of carbon stock were calculated, both accumulated in *Z. marina* biomass and deposited in the seagrass-covered sediments. The area of potential *Z. marina* distribution in the Srednyaya Bight was modelled using the MaxEnt 3.4.4 program. According to the results, areas with a predicted probability exceeding 0.5 for the seagrass occurrence occupy about a third of the total area of the bight; out of them, the area with a probability of *Z. marina* occurrence exceeding 0.75 accounts for 11.83 hectares. In fact, the seagrass meadows occupied > 70% of the area with a predicted probability of the species occurrence exceeding 0.5. As shown, the assessment of the contribution of seagrass ecosystems to the storage of carbon accumulating in the coastal zone requires differentiation of water areas by sedimentation regimes and types of bottom sediments. Moreover, the creation of databases with data on  $C_{org}$  concentration and stock *per* unit area is needed. Information on the areas of ecosystem distribution obtained by direct mapping and remote sensing is of high significance as well.

**Keywords:** blue carbon, *Zostera marina*, carbon concentration in sandy bottom sediments, remote sensing, Sea of Japan, Peter the Great Bay