

Научная статья

УДК 574.24

DOI 10.46845/1997-3071-2026-81-11-24

**Суточная динамика газообмена CO₂ прибрежных фотоавтотрофов
Honckenya peploides и *Fucus vesiculosus* Баренцева моря**

Екатерина Олеговна Казакова¹✉, Инна Валериевна Рыжик^{1,2}

¹Мурманский морской биологический институт, Мурманск, Россия

²Мурманский арктический университет, Мурманск, Россия

¹katyadobychina@yandex.ru✉, <https://orcid.org/0000-0001-5089-1065>

²alaria@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3874-2379>

Аннотация. Происходящие климатические изменения усиливают интерес к исследованию закономерностей обмена углеродсодержащих газов между атмосферой и подстилающей поверхностью на различных масштабных уровнях. На примере двух фотоавтотрофов *F. vesiculosus* и *H. peploides* разного систематического положения, морфофункциональной организации и условий обитания рассмотрены показатели газообмена углекислого газа (CO₂) в прибрежной зоне Зеленецкой губы Баренцева моря. Водоросль-макрофит находится в литоральной зоне и фотосинтезирует всей поверхностью таллома, тогда как сосудистое растение произрастает в супралиторали и поглощает CO₂ из атмосферы листовыми пластинками через устьичный аппарат. Исследование проводили методом закрытых камер в двух вариантах: прозрачными камерами измеряли нетто-экосистемный обмен (NEE), темными – дыхание экосистемы (R_{eco}). Показатель валовой первичной продукции (GEE) устанавливали расчетным путем. Средние величины потоков (мг С/м²·ч) за сутки у *H. peploides* и *F. vesiculosus* отличались: NEE составил –44,84 и –20,34 соответственно, R_{eco} – 19,59 и 33,05, GEE не имел достоверных отличий. Амплитуда колебаний NEE, R_{eco} и GEE фотоавтотрофов в течение суток была значительной и отражала суточные изменения внешних условий и физиологические реакции самих организмов. Установлены зависимости параметров газообмена CO₂ от факторов среды. Ведущими факторами, влияющими на потоки углекислого газа, являлись освещенность и температура, на показатели в случае макроводоросли дополнительное влияние оказывал приливно-отливной цикл.

Ключевые слова: фотоавтотрофы, потоки CO₂, факторы среды, супралитораль, литораль, дневная динамика.

Благодарности: авторы выражают благодарность сотруднику лаборатории радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии Института географии РАН Иващенко Андрею Ивановичу за консультацию по теме исследования.

Финансирование: исследование выполнено в рамках темы 188-25-01 «Мониторинг донных сообществ морей Российской Арктики: экология, биоразнообразие, оценка рисков и рациональное использование гидробионтов».

Для цитирования: Казакова Е. О., Рыжик И. В. Суточная динамика газообмена CO₂ прибрежных фотоавтотрофов *Honckenya peploides* и *Fucus vesiculosus* Баренцева моря // Известия КГТУ. 2026. № 81. С. 11–24. DOI 10.46845/1997-3071-2026-81-11-24.

Original article

**Diurnal dynamics of CO₂ gas exchange in coastal photoautotrophs
Honckenya peploides and *Fucus vesiculosus* of the Barents Sea**

Ekaterina O. Kazakova¹✉, Inna V. Ryzhik^{1,2}

¹Murmansk Marine Biological Institute, Murmansk, Russia

²Murmansk Arctic University, Murmansk, Russia

¹katyadobychina@yandex.ru✉, <https://orcid.org/0000-0001-5089-1065>

²alaria@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3874-2379>

Abstract. The ongoing climate changes heighten the interest in studying the patterns of carbon-containing gas exchange between the atmosphere and the underlying surface at various scale levels. Using two photoautotrophic species, *Fucus vesiculosus* and *Honckenya peploides*, which differ markedly in taxonomic position, morpho-functional organization, and habitat conditions, CO₂ gas exchange parameters have been examined in the coastal zone of Zelenetskaya Bay in the Barents Sea. The macroalga inhabits the littoral zone and photosynthesizes across the entire surface of its thallus, whereas the vascular plant occurs in the supralittoral zone and absorbs atmospheric CO₂ via the stomatal apparatus. The study was conducted using the chamber method in two configurations: transparent chambers were used to measure net ecosystem exchange (NEE), while dark chambers were used to measure ecosystem respiration (R_{eco}). Gross primary production (GEE) was calculated indirectly. The mean daily flux values (mg C m⁻² h⁻¹) differed between *H. peploides* and *F. vesiculosus*. NEE was –44.84 and –20.34, and R_{eco} was 19.59 and 33.05. No significant differences were observed in GEE. The amplitude of the NEE, Reco, and GEE oscillations of the photoautotrophs during the day was significant and reflected diurnal changes in environmental conditions and the physiological reactions of the organisms themselves. Relationships between CO₂ gas exchange parameters and environmental factors were identified. The primary factors influencing carbon dioxide fluxes were light intensity and temperature, while the tidal cycle additionally affected the gas exchange parameters of the macroalga.

Keywords: photoautotrophs, CO₂ fluxes, environmental factors, supralittoral, littoral, daily dynamics.

Acknowledgements: the author is grateful to Andrey I. Ivashchenko, an employee of the laboratory of radiocarbon dating and electron microscopy of the institute of physics and technology of the IGRAS, for his advice on the research topic.

Funding: the research was carried out within the framework of the topic: 188-25-01 "Monitoring of bottom communities of the seas of the Russian Arctic: ecology, biodiversity, risk assessment and rational use of aquatic organisms".

For citation: Kazakova E. O., Ryzhik I. V. Diurnal dynamics of CO₂ gas exchange in coastal photoautotrophs *Honckenya peploides* and *Fucus vesiculosus* of the

Barents Sea. *Izvestiya KGTU = KSTU News*. 2026;(81):11–24. (In Russ.). DOI 10.46845/1997-3071-2026-81-11-24.

ВВЕДЕНИЕ

Изменение климатической обстановки стимулирует исследование особенностей газообмена углеродсодержащих газов в системе «атмосфера–подстилающая поверхность» на глобальном, региональном и локальном уровнях [1]. Углекислый газ (CO_2), один из парниковых газов, рассматривается как фактор глобальных изменений в большинстве климатических сценариев. Для более надежного прогнозирования климатических изменений необходимы максимально точные данные о распределении парниковых газов и тенденции изменения их концентраций как в целом по земному шару, так и в отдельных регионах [2]. Углеродный баланс изучается на карбоновых полигонах, которые располагаются в наземных экосистемах (например, лесных, тундровых, степных) и водных (морских, внутренних водоемах – озерах и болотах), а также на осушенных торфяниках [3–6], однако доля исследований, посвященных потокам углерода в водной среде, уступает наземным исследованиям.

В России планировалось создать несколько полигонов, занимающихся изучением потоков углерода в море, – на Дальнем Востоке, Камчатке и в Балтийском море. Одна из площадок карбонового полигона – «Росьянка» – располагается в Балтийском море, на ней изучаются потоки углерода на границах «литосфера–гидросфера» и «гидросфера–атмосфера», исследуется баланс углерода в морской среде и др. [7]. Исследования баланса углекислого газа в прибрежной зоне арктических морей, в частности в приливно-отливной зоне, которую можно рассматривать как буферную между сушей и морем, единичны. В Российской Арктике подобные исследования проводятся только в Хибинах и затрагивают экосистемы суши.

Для арктических побережий особую актуальность приобретает изучение потоков CO_2 , поскольку эта зона характеризуется как сложными условиями для произрастания растений и высокой ролью растительности в формировании первичной продукции, так и высокой уязвимостью [8]. Прибрежные экосистемы Арктики испытывают одновременное воздействие ряда факторов: низких температур, сезонного таяния льда и снега, резких колебаний освещенности, связанных с чередованием полярного дня и ночи, а также морское влияние – приливно-отливные процессы, прибойную динамику и изменения солености. Совокупность этих факторов формирует специфические условия для функционирования фотоавтотрофов и существенно влияет на интенсивность обмена углекислого газа между поверхностью экосистемы и атмосферой. На побережье моря формируются уникальные биоценозы, которые включают в себя сообщества высших растений и макроводорослей, однако их вклад в формирование потоков CO_2 и общий баланс углерода в арктических прибрежных экосистемах остается недостаточно изученным.

Цель данной работы – определение суточной динамики потоков углекислого газа для двух биотопов (*Honckenya peploides* и *Fucus vesiculosus*) и оценка зависимости экосистемных потоков CO_2 от факторов окружающей среды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эксперимент проводился на участке площадью 300 м² в районе биостанции Дальние Зеленцы (Мурманский морской биологический институт РАН) (69°11' с. ш., 36°06' з. д.) с 26 по 31 июля 2025 г. (белые ночи).

Выбор эталонных площадок обусловлен тем, что супралиторальная и литоральная зоны различаются по структуре сообществ, участвующих в преобразовании диоксида углерода и формировании потоков CO₂. В супралитории потребление CO₂ идет в основном за счет сосудистых растений, в то время как в литоральной части существенную роль играют макроводоросли. На данных площадках для исследования были выбраны наиболее распространенные фотоавтотрофы, создающие заросли.

Honckenya peploides (L.) Ehrh., 1783 – галофит семейства Caryophyllaceae, распространен на приморских дюнах и супралитории умеренно-холодных побережий. Заросли *H. peploides* стабилизируют песок, накапливают органическое вещество, благодаря чему создаются условия для последующего заселения мест другими сосудистыми растениями [9]. В месте исследования *H. peploides* на супралитории формирует узкую полосу шириной около 1 м. Произрастает на песчаном грунте с примесью галечно-гравийного материала, также встречается на выбросах водорослей-макрофитов. Заливается морской водой только во время сизигийного прилива, а также в период штормов.

Fucus vesiculosus (L.) – макроводоросль класса Phaeophyceae в умеренных и субарктических приливно-отливных зонах [4]. Ее заросли обеспечивают субстрат микро- и мейобентосу. В Зеленецкой губе *F. vesiculosus* занимает широкую полосу обитания (около 8 м), произрастая в основном на средней литорали. Растет на камнях и валунах. Заливание морской водой происходит 2 раза в сутки, в воду погружается весь таллом водоросли. В зависимости от стадии приливно-отливного цикла (ПОЦ) и высоты расположения на литорали время осушения варьирует от часа до восьми.

Измерения потоков CO₂ проводили методом закрытых камер. В данной работе использовали камеру из оргстекла толщиной 4 мм (светопропускаемость 95 %). Объем камеры составлял 0,037 м³, площадь покрываемого открытым основанием участка – 0,09 м². Воздух в камерах перемешивался вентилятором.

Исследование проводилось в двух вариантах:

1. Измерение динамики нетто-экосистемного обмена, или чистого обмена CO₂ (Net Ecosystem Exchange – NEE), осуществляли с помощью прозрачной камеры. В результате изменения концентрации CO₂ NEE определяли как разность между двумя противоположно направленными процессами – выделением CO₂ экосистемой в атмосферу (в результате дыхания) и ассимиляцией CO₂ экосистемой напочвенного покрова из атмосферы (в результате фотосинтеза);

2. Измерение динамики дыхания экосистемы, или валового дыхания (Ecosystem Respiration – R_{eco}), проводили непрозрачной камерой, которая не пропускала солнечный свет, что позволяло измерять интенсивность дыхания.

Валовый газообмен (Gross ecosystem exchange – GEE) – поток (ассимиляция) CO₂ из атмосферы в экосистему, определяемый валовым фотосинтезом растений на единицу площади их произрастания. GEE рассчитывался по формуле $GEE = NEE - R_{eco}$.

В течение эксперимента показатели для растения *H. peploides* измеряли в дневной период (с 10.00 до 18.00) каждый час. Для *F. vesiculosus* измерения были приурочены ко времени отлива (с 14.00 до 23.00), регистрировали также каждый час. Время экспозиции одного измерения составляло 5 мин с трехкратной повторностью. Концентрация CO₂ (мг С/м²·ч) в камере измерялась портативным полевым газоанализатором, разработанным на биологическом факультете МГУ им. М. В. Ломоносова на базе инфракрасного CO₂-сенсора Vent Pro (ООО «Измерение и Контроль», г. Санкт-Петербург) и воздушной помпы (Hargraves Technologies Corp., США), отрицательные значения соответствуют ассимиляции CO₂ экосистемой из атмосферы, положительные – его выделению [10, 11].

Во время измерения CO₂ фиксировались интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) солнечного излучения (с помощью квантового радиометра/фотометра LI-185 (LI-COR Biosciences, США)), температура воздуха внутри и снаружи камеры, температура поверхности почвы (при помощи ртутного термометра ТЛ-4, Россия, ТУ 25-2021.003-88), определялась влажность воздуха. Количество облаков по всему небосводу оценивалось визуально по 10-балльной шкале [12]. Содержание сухого вещества в фотоавтотрофах определяли согласно общепринятой методике [13].

Статистический анализ данных проводили с использованием программного обеспечения Statistica 10 (StatSoft Inc.). Для проверки нормальности распределения использовали критерий Шапиро-Уилка, однородность находили критерием Левена. Определение наличия и силы связи между переменными осуществляли при помощи корреляционного анализа (коэффициент Пирсона), совокупного воздействия факторов среды на потоки CO₂ – с помощью метода множественной регрессии. Для определения статистической значимости различий выборок использовался t-критерий Стьюдента. Данные представлены в виде средних значений и стандартных ошибок ($\bar{X} \pm SE$). Графики построены в программе Microsoft Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Погодные условия

В течение суток абиотические факторы, такие как освещенность, температура воды и воздуха, влажность, претерпевают значительные колебания, обусловленные сменой «дня» и «ночи», ПОЦ и метеорологическими условиями. В ходе исследования преимущественно наблюдалась переменная облачность, в солнечную погоду количество облаков не превышало 4 баллов, в пасмурную погоду достигало 10.

На рис. 1 приведены среднесуточные изменения факторов среды в период исследования. Интенсивность освещения варьировала в широких пределах: в дневное время уровень освещенности достигал максимума 1600 ммоль·м⁻²·с⁻¹ к 12.00 и сохранялся примерно до 14.00, после чего постепенно снижался до 300 ммоль·м⁻²·с⁻¹ к 19.00 и 20,25 ммоль·м⁻²·с⁻¹ к 23.00. Температура воздуха возрастала с 10.00 до 12.00, достигая 25 °С, и оставалась на этом уровне до 16.00, затем снижалась, к 19.00 она составляла 14,5 °С, оставалась на плато и к 22.00 достигала минимальных значений за сутки – 13 °С. Суточный ход температуры поверхности почвы соответствовал изменениям температуры воздуха, но характеризовался

меньшими значениями (до 20,9 °С в дневные часы и до 11 °С вечером). Влажность находилась в диапазоне 40–75 %.

Изменения факторов среды напрямую определяют баланс процессов фотосинтеза и дыхания у фотоавтотрофов и, следовательно, величину и направление потоков CO₂. Учитывая, что эти факторы сильно варьируют в приливно-отливной среде, суточный, а тем более годовой углеродный баланс таких сообществ прогнозировать непросто [4, 14].

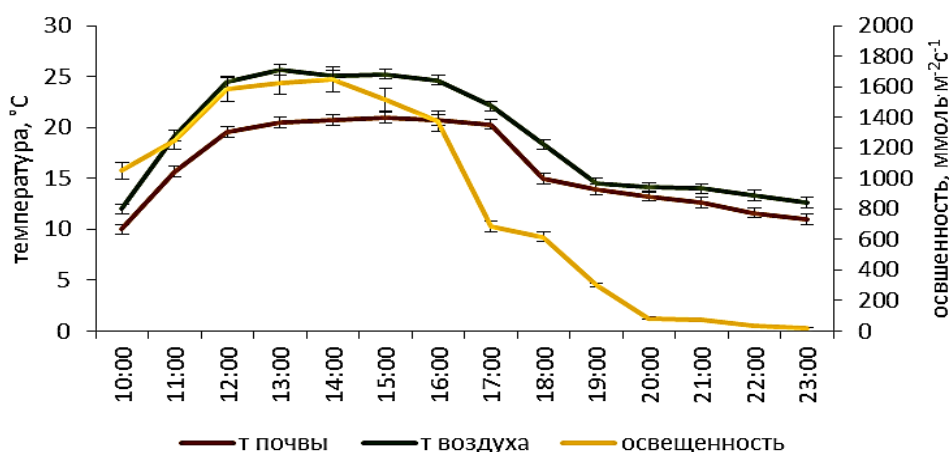


Рис. 1. Среднесуточные интенсивность освещения и температуры воздуха и поверхности почвы (с 26 по 31 июля)

Fig. 1. Average daily intensity of illumination and temperatures of air and soil surface (from July 26 to July 31)

Чистый обмен CO₂ между фотоавтотрофами прибрежной зоны и атмосферой

Выявлена выраженная динамика параметра чистого обмена CO₂ у фотоавтотрофов (рис. 2.1 и 2.2).

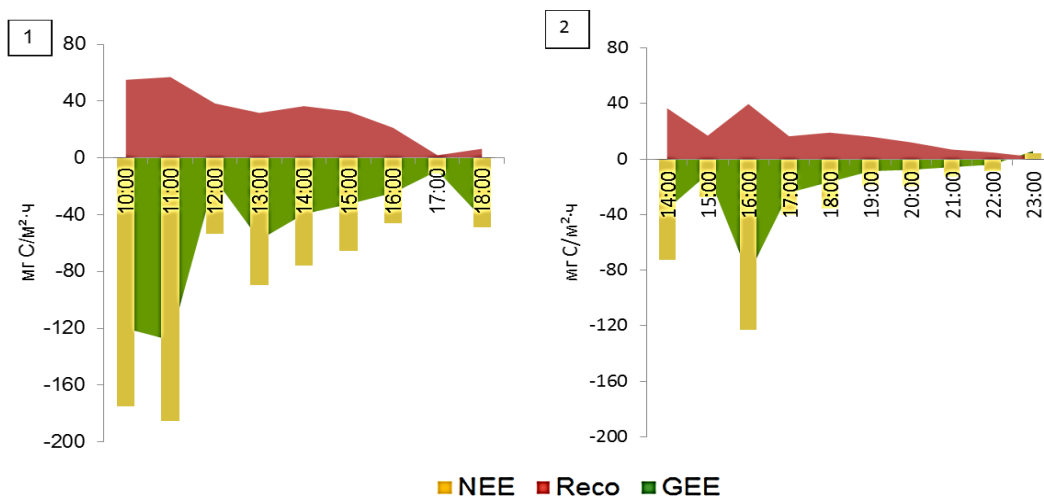


Рис. 2. Составляющие газообмена (NEE, Reco, GEE) у двух видов фотоавтотрофов: 1 – *H. peploides*, 2 – *F. vesiculosus*

Fig. 2. Components of gas exchange (NEE, Reco, GEE) in two types of photoautotrophs: 1 – *H. peploides*, 2 – *F. vesiculosus*

У *H. peplodes* в период измерений фиксировались отрицательные значения NEE, что указывает на преобладание фотосинтеза над дыханием. Максимальное поглощение CO_2 $-120 \text{ мг С/м}^2 \cdot \text{ч}$ – наблюдалось в позднее утро, тогда как к середине дня интенсивность фотосинтеза (ИФ) снижалась до $-15 \text{ мг С/м}^2 \cdot \text{ч}$ (рис. 2.1). Подобное падение может быть связано с эффектом полуденной депрессии фотосинтеза в середине дня при максимальных интенсивности солнечного излучения и температуре [15]. В 18.00 наблюдалось некоторое увеличение показателя чистого обмена, что может объясняться изменением условий.

F. vesiculosus в первую половину отлива (14.00–16.00) активно фотосинтезировал. Максимальное поглощение CO_2 зарегистрировано спустя около двух часов после осушения талломов ($-83 \text{ мг С/м}^2 \cdot \text{ч}$) (рис. 2.2), когда водоросль еще сохраняла достаточное содержание влаги и одновременно получала полный доступ к солнечному свету. Ранее было отмечено, что у *F. vesiculosus* есть два максимума фотосинтетической активности в период осушения, так как увеличение ИФ в первую фазу отлива достигается в том числе способностью макроводоросли аккумулировать углерод в тканях [16]. Макроводоросли, находясь на осушке в отлив, испытывают более сильное действие факторов среды, чем в погруженных условиях в момент прилива. Примечательно, что лишь после 5 часов осушения показатель NEE стабильно уменьшается, в это время содержание воды в талломе находится на уровне примерно 30 %. Однако даже при таком обезвоживании фотосинтез у водорослей не прекращается, как было показано на родственном виде *F. spiralis* [17]. Кроме того, фукоиды во время отлива образуют плотную многослойную массу, талломы самозатеняются и предотвращается их перегрев. Такая структура действует как естественный фильтр, способствуя более продолжительному сохранению влаги и физиологической активности особей, находящихся внутри сообщества. Было отмечено, что после 5 часов осушения у талломов *F. vesiculosus* с поверхности превалировало дыхание, а у тех, что находились в толще слоя водорослей, фотосинтез продолжался [16]. По нашим данным разница в содержании воды между талломами, находящимися на поверхности слоя и внутри, составляет 45 %. Таким образом, благодаря морфофизиологическим характеристикам и тому, что во время осушения водоросли образуют плотное скопление, фотосинтетическая активность *F. vesiculosus* поддерживается на протяжении примерно 8 ч. В конце отлива фотосинтетическая активность *F. vesiculosus* практически прекращается из-за критического высыхания таллома (содержание воды составляет 23 %). Еще одной причиной повышения интенсивности дыхания являлось снижение освещения. Соответственно, баланс CO_2 смещается в сторону источника – к 23.00 *F. vesiculosus* выделяет углекислый газ ($\text{NEE} > 0$).

Дыхание экосистемы

Параметр R_{eco} *H. peplodes* и *F. vesiculosus* показывал общую тенденцию (рис. 2.1 и 2.2). У *H. peplodes* в утреннее время (10:00 – 11:00) и у *F. vesiculosus* в первую половину отлива (14:00 – 16:00) R_{eco} имел высокие значения, что может быть обусловлено нарастанием температурного и солнечного воздействия для сосудистого растения после «ночи», а для макроводоросли после того, как прилив закончился и вода начала отступать. К вечеру дыхание у фотоавтотрофов снижа-

ется и параллельно уменьшается ИФ, что может быть связано с внутренними процессами, например, переключением типа метаболизма ($CAM \rightarrow C3$ у *H. peplodes*); у *F. vesiculosus* снижение R_{eco} во второй половине отлива отражает замедление метаболизма вследствие дегидратации талломов.

Валовый газообмен экосистемы

В период полярного дня, когда фотосинтез может продолжаться многие часы подряд, параллельно идет и интенсивное дыхание, расходуя значимую часть произведенной органики. Важно отметить, показатель GEE существенно превышал NEE у обоих изученных видов (рис. 2.1 и 2.2). По нашим данным, 38 % и 42 % всего фиксированного за день CO_2 вновь возвращалось в атмосферу вследствие дыхания *H. peplodes* и *F. vesiculosus* соответственно, а также ассоциированных гетеротрофных организмов. Таким образом, совокупная деятельность как высших растений супралиторали, так и морских водорослей литорали способствует поглощению атмосферного CO_2 (60 %) в прибрежной зоне.

При сравнении средних величин показателей за сутки для двух различных биотопов выявлено, что у *H. peplodes* и *F. vesiculosus* выделение ($NEE = -44,84 \pm 6,1$ и $-20,34 \pm 2,9$, $p < 0,05$) и поглощение ($R_{eco} = 19,59 \pm 2,3$ и $33,05 \pm 4,8$, $p < 0,05$) достоверно отличаются, причем у высшего растения оба эти процесса интенсивнее по сравнению с макроводорослью, показатель GEE фотоавтотрофов не имеет достоверных отличий ($-59,88 \pm 9,7$ и $-38,15 \pm 7,3$, $p > 0,05$).

Зависимость NEE, R_{eco} , GEE от факторов среды

Освещенность и температура являются ключевыми факторами, определяющими ИФ, но реакция фотоавтотрофов по результатам корреляционного анализа противоположна. В то время как супралиторальный вид *H. peplodes* находился в полуденные часы на открытой местности, литоральный *F. vesiculosus* был покрыт водой в прилив, то есть на момент исследования осушение водоросли приходилось на более мягкий период, поэтому величина NEE *F. vesiculosus* изменяется согласно уровням освещенности и температур – имеется отрицательная корреляционная связь сильной и средней силы соответственно (табл. 1). Другая картина наблюдается у *H. peplodes* – связь с этими факторами положительная, кроме того, температура и показатель NEE между собой сильно связаны. Степень облачности также имела разнонаправленное влияние на чистый обмен CO_2 фотоавтотрофов. Прямая пропорциональная связь у NEE *F. vesiculosus* с облачностью объясняется регуляцией водообмена водоросли. С увеличением уровня облачности происходит затенение солнца, снижаются температура и освещенность, замедляется испарение воды с поверхности таллома, благодаря чему увеличивается ИФ. У *H. peplodes* обратно пропорциональная связь NEE с уровнем облачности обусловлена тем, что с уменьшением облачности возрастает действие ФАР, в свою очередь вызывающей депрессию фотосинтеза.

Таблица 1. Матрица коэффициентов корреляции между показателями газообмена и факторами среды

Table 1. Matrix of correlation coefficients between gas exchange parameters and environmental factors

Факторы	NEE		R _{eco}		GEE	
	<i>F. v.</i>	<i>H. p.</i>	<i>F. v.</i>	<i>H. p.</i>	<i>F. v.</i>	<i>H. p.</i>
Освещенность	–0,7	0,49	0,65	–0,7	–0,66	0,43
t почвы	–0,65	0,72	0,47	–0,51	–0,53	0,6
t воздуха	–0,62	0,76	0,42	0,6	–0,47	0,67
Влажность	0,55	–0,6	–0,39	0,49	0,48	–0,56
Облачность	0,5	–0,47	–0,53	0,49	0,54	–0,59
ПОЦ	0,69	–	–0,6	–	0,68	–

Примечание: *F. v.* – *F. vesiculosus*, *H. p.* – *H. reploides*; представлены коэффициенты корреляции на уровне значимости $p < 0,05$.

Интенсивность освещения с одинаковой силой связи влияет на динамику дыхания фотоавтотрофов. Температура воздуха и почвы оказывает действие на показатель R_{eco} *H. reploides* в большей степени, чем на R_{eco} *F. vesiculosus*: у растения – средняя связь, у макроводоросли – слабая (табл. 1). Динамика дыхания сосудистых растений супралиторали при использовании метода закрытых камер сопряжена с дыханием почвенной биоты – численностью микроорганизмов в почве (бактерии, грибы и др.) и интенсивностью их обменных процессов [18]. Таким образом, с увеличением температуры и влажности повышается дыхание не только растений, но и дыхание почвы. К примеру, полевые измерения потоков CO₂ на острове Сюртсей (Исландия) на *H. reploides* показали, что на увлажненных участках дыхание интенсивнее, чем на сухих, в 3 раза, что указывает на большую биологическую активность почвы [19]. Получается, R_{eco} для высших растений является многокомпонентным параметром, его составляющие могут иметь различную связь с факторами среды, что может приводить к маскировке закономерностей. У *F. vesiculosus*, в отличие от *H. reploides*, нет корневой системы, субстратом служат валуны, а не почва, то есть R_{eco} определяется талломом и процессами, происходящими в нем – по мере высыхания таллома замедляется метаболизм и снижается дыхание.

Показатели GEE и NEE связаны с фотосинтетической деятельностью фотоавтотрофов, соответственно, корреляционные зависимости у этих параметров с факторами среды имеют близкие значения, но у GEE они меньшей силы, поскольку в расчете учитывается и дыхание, и фотосинтез растительных организмов.

Стоит отметить, для *F. vesiculosus* решающим фактором является чередование осушения и заливания, имеется прямая сильная зависимость с NEE, а также отрицательная средняя связь с показателем R_{eco}. Действие ПОЦ оказывает влияние на все показатели газообмена CO₂, так как вслед за изменением фазы цикла существенно изменяются сопутствующие факторы.

Поскольку на потоки CO₂ действуют множество факторов, была рассмотрена взаимосвязь между величинами. В табл. 2 приведены уравнения регрессии и оценки их статистической достоверности, полученные для потоков CO₂ и факторов среды.

Таблица 2. Уравнения зависимости потоков CO₂ от факторов среды
Table 2. Equations of dependence of CO₂ fluxes on environmental factors

Уравнение регрессии	R ² , %	F, α=0,05	P-value
<i>F. vesiculosus</i>			
NEE = -13,8-0,03X ₁ -5,85X ₂ +5,23X ₃ +0,22X ₄ -0,04X ₅	60	6,81	0,0005
R _{eco} = 30,12+0,035X ₁ +4,97X ₂ -5,94X ₃ -0,01X ₄ -0,11X ₅	69	11,05	0,00001
GEE = -125,38-0,07X ₁ -9,9X ₂ +12,72X ₃ +1,1X ₄ +0,08X ₅	70	11,57	0,00001
<i>H. peploides</i>			
NEE = -202,39-0,02X ₁ +3,08X ₂ +4,15X ₃ +0,86X ₄ -0,25X ₅	62	4,54	0,011
R _{eco} = 42,58-0,03X ₁ +0,11X ₂ +0,39X ₃ +0,48X ₄ +0,16X ₅	60	3,49	0,035
GEE = -116,5-0,07X ₁ +3,36X ₂ +3,91X ₃ +0,22X ₄ -0,76X ₅	57	3,21	0,045

Примечание: X₁ – освещенность, X₂ – t почвы, X₃ – t воздуха, X₄ – влажность, X₅ – облачность, F – критерий Фишера, R² – коэффициент детерминации, уровень значимости p < 0,05.

Результаты показали, что уравнения регрессии обладают умеренной степенью объяснительной способности, что свидетельствует о достаточно надежном описании связи между потоками CO₂ и факторами окружающей среды. Во всех случаях опытное значение критерия Фишера превышает табличное. Поскольку эмпирическое значение F-статистики выше критического, можно подтвердить наличие зависимости потоков CO₂ от изучаемых факторов.

Перспектива дальнейших исследований

В дальнейшем планируются работы по дополнению суточных исследований в полярный день «в ночной период» у фотоавтотрофов. Кроме того, большой интерес представляют собой исследования потоков CO₂ в круглогодичном режиме на макроводорослях в отлив, которые затрагивали бы начало–конец полярной ночи. Особый интерес представляет изучение выбросов макроводорослей, что также планируется сделать в будущих исследованиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В июле было проведено измерение составляющих газообмена CO₂ в двух биотопах приливно-отливной зоны мурманского побережья. Фотоавтотрофы *H. peploides* и *F. vesiculosus* как представители массово распространенных видов на побережье Баренцева моря совместно обеспечивают сток углекислого газа в дневной период – высшее растение с 10.00 до 18.00, макроводоросль на протяжении дневного отлива (с 14.00 до 22.00). Сравнение потоков двух биотопов выявило различия между ними – у *H. peploides* поглощение и выделение CO₂ больше, чем у *F. vesiculosus*. При этом амплитуда колебаний NEE, R_{eco} и GEE в течение суток была значительной, отражая суточные изменения внешних условий и физиологические реакции самих организмов.

Установлены зависимости параметров газообмена CO₂ от факторов среды. Ведущими факторами, влияющими на потоки углекислого газа, являются освещен-

ность и температура, кроме того на показатели водоросли оказывает действие приливов и отливов. Полученные коэффициенты регрессионных уравнений могут быть использованы для интерпретации динамики потоков CO₂ у фотоавтотрофов в летний период.

Список источников

1. Оценка первичной биопродукции в воде прибрежной зоны оз. Байкал на основе суточного хода концентрации CO₂ в разные сезоны (2005–2021 гг.) / В. М. Домышева, М. В. Панченко, Д. А. Пестунов [и др.]. – DOI: 10.15372/AOO20220813 // Оптика атмосферы и океана. – 2022. – Т. 35, № 8 (403). – С. 686–694.
2. Карбоновые полигоны ИОА СО РАН для исследования динамики парниковых газов в атмосфере. Ч. I. / В. В. Антонович, О. Ю. Антохина, П. Н. Антохин [и др.]. – DOI: 10.33075/2220-5861-2022-4-46-60 // Системы контроля окружающей среды. – 2022. – № 4 (50). – С. 46–60.
3. Statistical upscaling of ecosystem CO₂ fluxes across the terrestrial tundra and boreal domain: Regional patterns and uncertainties / A. M. Virkkala, J. Aalto, B. M. Rogers [et al.]. – DOI: 10.1111/gcb.15659 // Global Change Biology. – 2021. – Vol. 27 (17). – P. 4040–4059.
4. Modelling the annual primary production of an intertidal brown algal community based on in situ measurements / F. Bordeyne, A. Migné, M. Plus, D. Davoult. – DOI: 10.3354/meps13450 // Marine Ecology Progress Series. – 2020. – Vol. 656. – P. 95–107.
5. Потоки диоксида углерода при разном режиме использования сенокоса на осушенной торфяной почве / А. Г. Молчанов, Г. Г. Суворов, Д. В. Ильясов, А. А. Сирин. – DOI: 10.31857/S0002188120090094 // Агрохимия. – 2020. – № 9. – С. 48–64.
6. Потоки углерода в процессе газообмена CO₂ и CH₄ в системе «атмосфера–водная среда» прибрежной зоны Байкала / Д. А. Пестунов, В. М. Домышева, А. М. Шамрин [и др.]. – DOI: 10.21513/2410-8758-2024-3-399-412 // Фундаментальная и прикладная климатология. – 2024. – Т. 10, № 3. – С. 399–412.
7. Буканова, Т. В. Дистанционный мониторинг морской площадки карбонового полигона «Росьянка» (Балтийское море): первые результаты / Т. В. Буканова, Е. С. Бубнова, С. В. Александров. – DOI: 10.21046/2070-7401-2022-19-6-234-247 // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2022. – Т. 19, № 6. – С. 234–247.
8. Ecosystem CO₂ exchange and plant biomass in the littoral zone of a boreal eutrophic lake / T. Larmola, J. Alm, S. Juutinen [et al.]. – DOI: 10.1046/j.1365-2427.2003.01079.x // Freshwater Biology. – 2003. – Vol. 48 (8). – P. 1295–1310.
9. Łabuz, T. A. Polish coastal dunes: affecting factors and morphology / T. A. Łabuz. – DOI: <http://dx.doi.org/10.12657/landfana.022.004> // Landform Analysis. – 2013. – Vol. 22. – P. 33–59.
10. Методическое руководство по определению эмиссии CO₂ из почв в различных типах экосистем. – 2-е издание. – Пушино, 2023. – 79 с.
11. Замолодчиков, Д. Г. CO₂-газообмен тундр острова Вайгач в нетипично теплый и сухой вегетационный сезон / Д. Г. Замолодчиков // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76, № 2. – С. 83–98.

12. Моргунов, В. Н. Основы метеорологии, климатологии. Метеорологические приборы и методы наблюдений / В. Н. Моргунов. – Ростов-на-Дону: Феникс, 2005. – 331 с. – ISBN 5-222-06627-4.
13. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидро-биологической практике / Л. А. Сиренко, А. И. Сакевич, Л. Ф. Осипов [и др.]. – Киев: Наукова думка, 1975. – 247 с.
14. A closed-chamber CO₂-flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions / A. Migné, D. Davoult, N. Spilmont [et al.]. – DOI: 10.1007/s00227-001-0741-1 // Marine Biology. – 2002. – Vol. 140 (4). – P. 865–869.
15. Смашевский, Н. Д. Экология фотосинтеза / Н. Д. Смашевский // Астраханский вестник экологического образования. – 2014. – № 2 (28). – С. 165–180.
16. Фотосинтетическая активность *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: Fucales) Баренцева моря в период приливно-отливного цикла / И. В. Рыжик, А. А. Кособрюхов, Е. Ф. Марковская, М. В. Макаров. – DOI: 10.31857/S0002332920060119 // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2021. – № 1. – С. 55–64.
17. Madsen, T. V. A comparison of air and water as environments for photosynthesis by the intertidal alga *Fucus spiralis* (Phaeophyta) / T. V. Madsen, S. C. Maberly. – DOI: 10.1111/j.0022-3646.1990.00024.x // Journal of Phycology. – 1990. – Vol. 26, № 1. – P. 24–30.
18. Сезонная динамика выделения углекислого газа («дыхание почв») в предгорной зоне Крыма / А. В. Славинская, В. Г. Кобечинская, А. В. Ивашов, М. В. Гритчин // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2022. – Т. 8, № 1. – С. 177–187.
19. Sigurdsson, B. D. Ecosystem carbon fluxes of *Leymus arenarius* and *Honckenya peploides* on Surtsey in relation to water availability: a pilot study / B. D. Sigurdsson // Surtsey Research. – 2009. – Vol. 12. – P. 77–80.

References

1. Assessment of primary bioproducts in the waters of the coastal zone of the lake Baikal based on the daily course of CO₂ concentration in different seasons (2005-2021) / V. M. Domyшева, M. V. Panchenko, D. A. Pestunov [et al.]. – DOI: 10.15372/AOO20220813 // Optics of the atmosphere and ocean. – 2022. – Vol. 35, № 8 (403). – P. 686–694.
2. Carbon landfills of the IAO SB RAS for the study of greenhouse gas dynamics in the atmosphere. Part I. / V. V. Antonovich, O. Y. Antokhina, P. N. Antokhin [et al.]. – DOI: 10.33075/2220-5861-2022-4-46-60 // Environmental control systems. – 2022. – № 4 (50). – P. 46–60.
3. Statistical upscaling of ecosystem CO₂ fluxes across the terrestrial tundra and boreal domain: Regional patterns and uncertainties / A. M. Virkkala, J. Aalto, B. M. Rogers [et al.]. – DOI: 10.1111/gcb.15659 // Global Change Biology. – 2021. – Vol. 27 (17). – P. 4040–4059.
4. Modelling the annual primary production of an intertidal brown algal community based on in situ measurements / F. Bordeyne, A. Migné, M. Plus, D. Davoult. – DOI: 10.3354/meps13450 // Marine Ecology Progress Series. – 2020. – Vol. 656. – P. 95–107.

5. Carbon dioxide fluxes under different haymaking conditions on drained peat soil / A. G. Molchanov, G. G. Suvorov, D. V. Ilyasov, A. A. Sirin. – DOI: 10.31857/S0002188120090094 // Agrochemistry. – 2020. – № 9. – P. 48–64.
6. Carbon fluxes in the process of CO₂ and CH₄ gas exchange in the atmosphere–aquatic environment system of the Baikal coastal zone / D. A. Pestunov, V. M. Domyшева, A. M. Shamrin [et al.]. – DOI: 10.21513/2410-8758-2024-3-399-412 // Fundamental and applied climatology. – 2024. – Vol. 10, № 3. – P. 399–412.
7. Bukanova, T. V. Remote monitoring of the offshore site of the "Rossyanka" carbon landfill (Baltic Sea): the first results / T. V. Bukanova, E. S. Bubnova, S. V. Alexandrov. – DOI: 10.21046/2070-7401-2022-19-6-234-247 // Modern problems of remote sensing of the Earth from space. – 2022. – Vol. 19, № 6. – P. 234–247.
8. Ecosystem CO₂ exchange and plant biomass in the littoral zone of a boreal eutrophic lake / T. Larmola, J. Alm, S. Juutinen [et al.]. – DOI: 10.1046/j.1365-2427.2003.01079.x // Freshwater Biology. – 2003. – Vol. 48 (8). – P. 1295–1310.
9. Łabuz, T. A. Polish coastal dunes: affecting factors and morphology / T. A. Łabuz. – DOI: <http://dx.doi.org/10.12657/landfana.022.004> // Landform Analysis. – 2013. – Vol. 22. – P. 33–59.
10. Methodological guide for determining CO₂ emissions from soils in various types of ecosystems 2nd edition. – Pushchino, 2023. – 79 p.
11. Zamolodchikov, D. N. CO₂-gas exchange of the tundra of Vaigach Island in an atypically warm and dry growing season / D. N. Zamolodchikov // Journal of General Biology. – 2015. – Vol. 76, № 2. – P. 83–98.
12. Morgunov, V. N. Fundamentals of meteorology, climatology Meteorological instruments and methods of observations / V. N. Morgunov. – Rostov-on-Don: Phoenix, 2005. – 331 p. – ISBN 5-222-06627-4.
13. Methods of physiological and biochemical research of algae in hydrobiological practice / L. A. Sirenko, A. I. Sakevich, L. F. Osipov [et al.]. – Kiev: Naukova dumka, 1975. – 247 p.
14. A closed-chamber CO₂-flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions / A. Migné, D. Davoult, N. Spilmont [et al.]. – DOI: 10.1007/s00227-001-0741-1 // Marine Biology. – 2002. – Vol. 140 (4). – P. 865–869.
15. Smashevsky, N. D. Ecology of photosynthesis / N. D. Smashevsky // Astrakhan Bulletin of Environmental Education. – 2014. – № 2 (28). – P. 165–180.
16. Photosynthetic activity of *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: fucales) the Barents Sea during the tidal cycle / I. V. Ryzhik, A. A. Kosobryukhov, E. F. Markovskaya, M. V. Makarov. – DOI: 10.31857/s0002332920060119 // Proceedings of the Russian Academy of Sciences. The series is biological. – 2021. – № 1. – P. 55–64.
17. Madsen, T. V. A comparison of air and water as environments for photosynthesis by the intertidal alga *Fucus spiralis* (Phaeophyta) / T. V. Madsen, S. C. Maberly. – DOI: 10.1111/j.0022-3646.1990.00024.x // Journal of Phycology. – 1990. – Vol. 26, № 1. – P. 24–30.
18. Seasonal dynamics of carbon dioxide release ("soil respiration") in the foothill zone of Crimea / A. V. Slavinskaya, V. G. Kobechinskaya, A. V. Ivashov, M. V. Gritchin // Scientific notes of the V. I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry. – 2022. – Vol. 8, № 1. – P. 177–187.

19. Sigurdsson, B. D. Ecosystem carbon fluxes of *Leymus arenarius* and *Honckenya peploides* on Surtsey in relation to water availability: a pilot study / B. D. Sigurdsson // Surtsey Research. – 2009. – Vol. 12. – P. 77–80.

Информация об авторах

Е. О. Казакова – младший научный сотрудник

И. В. Рыжик – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Information about the authors

E. O. Kazakova – junior researcher

I. V. Ryzhik – Candidate of Biological sciences, senior researcher

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article

The authors declare no conflicts of interests

Статья поступила в редакцию 20.03.2026; одобрена после рецензирования 07.04.2026; принята к публикации 16.04.2026.

The article was submitted 20.03.2026; approved after reviewing 07.04.2026; accepted for publication 16.04.2026.