

## МОРСЬКИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ

Г. Г. Миничева, д.б.н., зав. отд., М. Н. Косенко, м.н.с., А. В. Швец, м.н.с.

Одесский Филиал Института биологии южных морей им. А.О.Ковалевского Национальной академии наук Украины, Одесса, Украина

## ФИТОБЕНТОС БОЛЬШОГО И МАЛОГО ФИЛЛОФОРНЫХ ПОЛЕЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ СОВРЕМЕННОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

На основе материала, полученного в международных рейсах НИС «Академик» (2004, 2006), «Посейдон» (2008) в центральную часть северо-западного шельфа и в экспедиции НИС «Спрут» в Каркинитский залив (2008), уточнена современная структурно-функциональная организация и распределение сообществ фитобентоса Большого филлофорного поля (БФП) (Филлофорное поле Зернова) и Малого филлофорного поля (МФП). Из всех черноморских макрофитов виды *Phyllophora* имеют минимальные значения коэффициентов удельной поверхности и потому наиболее уязвимы при эвтрофировании. В связи с этим морфофункциональная структура сообществ филлофоры использована как наиболее чувствительный индикатор экологического состояния, связанного с уровнем трофности экосистемы. Показано, что при существующих сезонных флуктуациях и преобладании на шельфе на данном этапе мелких нитчатых водорослей, для БФП наметилась положительная тенденция восстановления сообществ фитобентоса, однако оно тормозится процессом вторичной эвтрофикации в результате вымывания из донных осадков шельфа биогенных веществ. В связи со снижением биогенных веществ в стоке рек процесс восстановления прибрежных сообществ филлофоры МФП находятся на более высокой стадии по сравнению с шельфовыми сообществами БФП. В настоящее время биомасса фитоценозов филлофоры МФП восстановилась до уровня 70-х годов прошлого века. Экологическая активность морфофункционального портрета сообществ филлофоры БФП в 5 раз выше по сравнению с МФП, что свидетельствует о более активных продукционных процессах, связанных с эффектом вторичного эвтрофирования шельфа. Этап восстановления сообществ филлофоры МФП опережает восстановление сообществ филлофоры Б $\Phi\Pi$  на 20 – 25 лет.

Ключевые слова: филлофора, нитчатые водоросли, морфофункциональные показатели, эвтрофирование.

Из 330 макрофитов, которые в настоящее время насчитывает флористический состав фитобентоса Чёрного моря [13, 20], наиболее известны красные водоросли из рода *Phyllophora* Grev. В соответствии с новой номенклатурой [32], в Чёрном море в обитают 3 вида филлофоры: *Ph. crispa* (Huds.) P.S. Dixon = *Ph. nervosa* (DC.) Grev.; *Ph. truncata* (Pall.) Zinova = *Ph. brodiaei* (Turn.) J.Ag.; *Ph. pseudoseranoides* (S.G. Gmal.) Newr., Tayl. = *Ph. membranifolia* (Good. et Wood.) J.Ag. Мировые ареалы этих видов и мнение специалистов, рассматривавших историю вселения филлофоры в Чёрное море [31, 33], дают основание полагать, что

черноморский вид Ph. crispa является средиземноморским иммигрантом. Что касается Рh. truncata и Ph. pseudoseranoides, то это – арктические широкобореальные виды, обитающие в северной части Атлантического океана на берегах Европы и Северной Америки, Ледовитого океана, Баренцева, Белого морей и имеющие на пути к Чёрному морю разрыв ареала в Средиземноморском бассейне. Этот факт позволяет предположить, что это или реликты ледникового периода, сохранившиеся в северной наиболее холодной части Чёрного моря, или же вселенцы из Атлантического океана, завезёнсудами районы Одесского ные

Новороссийских портов [11]. Какой бы ни была история вселения филлофоры в черноморскую экосистему, очевидно, что для данного вида здесь сложились чрезвычайно благоприятные условия, особенно в северо-западной части.

Наиболее мощное скопление филлофоры, расположенное в центральной части северо-западного шельфа, получило название Большого филлофорного поля (БФП) или филлофорного поля Зернова, в честь его первооткрывателя акад. С.А. Зернова, которому принадлежит заслуга первого описания основных биоценозов Чёрного моря. Значительные по масштабам скопления филлофоры в Каркинитском заливе получили название Малого филлофорного поля (МФП). Кроме этих двух наиболее значимых скоплений, ещё до середины 50-х годов прошлого столетия отдельные локальные скопления неприкреплённой филлофоры развивались в Джарылгачском, Тендровском, Ягорлыцком заливах, вдоль мористой части Тендровской косы, в районе Одесской банки, напротив мыса Большой Фонтан [1].

Способность филлофоры образовывать в северо-западной части значительную биомассу (запасы и площади произрастания в первоначальный период оценивались в 10 млн. т и 10 тыс.  $\kappa m^2$  [2, 9, 19]) и агароносные свойства определили её судьбу не только как черноморского биологического феномена, но и как ресурсного объекта. В 50 - 60-х годах прошлого века интенсивность добычи филлофоры была наиболее высокой, достигая 12 - 15 тыс. т в год. В 70-х годах в связи с процессом интенсивного эвтрофирования северо-западной части Чёрного моря сырьевой и биологический потенциал филлофоры был существенно подорван. К концу 80-х годов её запас в северозападной части снизился на три порядка величин, и стала очевидна нерентабельность её добычи в качестве промышленного сырья. Причиной официального запрета добычи филлофоры стал вылов обитающих в её биоценозе гидробионтов, занесённых в Красную Книгу Украины. В 1996 г. Распоряжением Министер-Морський екологічний журнал, № 4, Т. VIII. 2009

ства экологической безопасности Украины прекращен длившийся десятилетия промысел филлофоры на БФП и трехгодичный промысел (1994 – 1996 гг.) – на МФП.

К концу прошлого века сообщества черноморской филлофоры изменили свой статус с ресурсного объекта на природоохранный. Для этого было несколько причин: объективное ухудшение состояния фитоценозов филлофоры на шельфе и в заливах и новая европейская природоохранная политика формирования экологических сетей, к которой присоединилась Украина [18, 27]. Общегосударственной программой формирования национальной экологической сети Украины на 2000 - 2015 гг. было запланировано создание к 2013 – 2015 гг. национальных двух природных парков: «Большое филлофорное поле Зернова» (100 тыс. га) и «Малое филлофорное поле» (30 тыс. га). Указом Президента Украины № 1064 от 21 ноября 2008 г. в центральной части северозападного шельфа был создан ботанический заказник общегосударственного значения «Филлофорное поле Зернова». В 2008 - 2009 гг. в Украине выполняется проект ЕС, целью которого является создание морской охраняемой территории Малое филлофорное поле в Каркинитском заливе.

Однако, кроме исторической ресурсной и современной природоохранной роли, филлофора обладает ещё одним существенным свойством, которое позволяет использовать её в качестве наиболее чувствительного индикатора экологического состояния экосистемы из всех современных видов черноморского фитобентоса. В соответствии с методологией морфофункционального подхода, филлофора начинает ряд экологической активности черноморских макрофитов, который представляет собой ранжированные величины удельной поверхности (S/W) различных видов [23, 24]. Виды рода Phyllophora имеют самые низкие значения S/W, которые в зависимости от состояния популяции и условий произрастания колеблются от 5 до 11 ( $M^2$  кг<sup>-1</sup>). Следующими за филлофорой следуют не менее известные доминанты

черноморских фитоценозов - виды рода Cystoseira Ag., пределы изменения S/W которых составляют  $7 - 14 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$ . Замыкают ряд экологической активности черноморских макрофитов короткоцикличные, мелкоразветвлённые, высокопродуктивные виды с S/W в несколько сот м<sup>2</sup> кг<sup>-1</sup>. Интенсификация продукционного процесса, которая сопровождает процесс эвтрофикации, даёт преимущество развития макрофитам с высокой экологической активностью и, наоборот, в первую очередь и в наибольшей степени угнетает виды, с которых начинается этот ряд. Таким образом, первый номер данной экологической шкалы - филлофора, является наиболее чувствительным и уязвимым объектом черноморского фитобентоса, по состоянию сообществ которой можно надёжно судить об общей экологической ситуации, связанной с уровнем трофности.

Трансформация системы советской науки, сопровождавшая распад СССР, стала причиной того, что последние подробные отечественные исследования филлофоры северозападной части Чёрного моря, выполненные в академическом стиле, были проведены на материалах экспедиционных исследований НИС «Акад. Ковалевский» в 1986 и 1989 гг. [14 -17]. До официального закрытия промысла филлофоры в 1996 г. отраслевые научные учреждения Украины (Южный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии в г. Керчи и его Одесский центр) вели учёт ресурсных показателей состояния филлофоры. Затем из-за отсутствия возможности проведения экспедиционных исследований в украинской части северо-западного шельфа информация о состоянии фитоценозов филлофоры прервалась практически на десятилетие. Новый этап в изучении украинского шельфа стал возможным, благодаря активности Черноморской экологической программы (BSEP) и интересу международных экспертов к северозападной части, как модели, наглядно отражающей связь социально-экономических и экологических процессов, характерных для черноморского региона [35]. Участие в работе меж-26

дународных экспедиций НИС «Академик» (2004, 2006), НИС «Посейдон» (2008) экспертов АН Украины, а также активизация работы отраслевой и вузовской науки Украины помогли прояснить особенности структурно-функциональной организации фитоценозов филлофоры северо-западной части на современном этапе [26, 30].

Задача данной работы: дать сравнительную оценку экологического состояния шельфовой и прибрежной зон северо-западной части Чёрного моря на основе анализа современного морфофункционального состояния глубоководных и прибрежных фитоценозов филлофоры и сопутствующих ей сообществ фитобентоса. Для этого обобщены литературные, авторские и новые экспедиционные данные по районам БФП (НИС «Посейдон», март 2008) и МФП (НИС «Спрут», сентябрь 2008).

Материал и методы. В работе использованы материалы: международных рейсов НИС «Академик» (сентябрь – октябрь 2004, июль – август 2006 гг.) по проекту Черноморской экологической программы при поддержке GEF UNDP «Black Sea Ecosystems Recovery Project» в северо-западную часть Чёрного моря; международной экспедиции Института полярных и морских исследований им. Альфреда Вегенера (Германия) на НИС «Посейдон» (5 -25 марта 2008 г.) в районе БФП; украинской экспедиции Одесского Филиала Института биологии южных морей НАН Украины на НИС «Спрут» (9 – 18 сентября 2008 г.) в Каркинитский залив по проекту ПРООН/ГЕФ «Співробітництво щодо довкілля Чорного моря» (Environmental Collaboration for the Black Sea, Europ Aid/120117/C/SV/Musi Contract N 111779).

В рейсе НИС «Посейдон» в районе БФП было выполнено 18 станций, из которых 11 максимально точно повторили места отбора проб экспедиции НИС «Академик» (июль – август, 2006) (рис. 1).

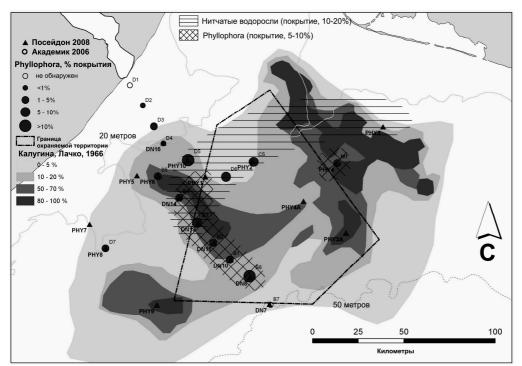


Рис. 1 Схема станций экспедиционных рейсов НИС «Академик» (июль-август 2006) и НИС «Посейдон» (март 2008); историческое распределения филлофоры на северо-западном шельфе [2]; граница общегосударственного ботанического заказника «Филлофорное поле Зернова»; районы максимального покрытия дна сообществами филлофоры и нитчатых водорослей в марте 2008

Fig. 1 Scheme of stations of cruises of the research vessels "Academic" (July-August 2006) and "Poseidon" (March 2008); historical distribution of Phyllophora on the northwestern shelf [2]; the boundary of the state botanical preserve «Zernov's Phyllophora Field»; areas of maxim coverage of the sea bottom with communities of Phyllophora and filamentous algae in March 2008

Визуальные наблюдения за распределением макрофитов, так же как и в рейсе НИС «Академик», проводилось с помощью забортной видеокамеры (д-р Тим Стивенс, Плимутский Университет, Великобритания). По картинке на мониторе определялось общее покрытие дна макрофитами, структура фитоценозов, а также процентное соотношение доминируюших видов. Протяжённость пути наблюдения за донной растительностью БФП в рейсе НИС «Посейдон» составила 7.8 км, что соответствует площади обследования дна более чем в 170 га. Для определения видового состава водорослей, измерения размерной структуры популяций и морфологических параметров видов использовались пробы, полученные с помощью драги размером 250х50 см (8 проб). Расчёт биомассы проводился на основании количественных проб из дночерпателя (Van Veen) размером 0.1 м<sup>2</sup> (43 пробы). С помощью автоматизированной океанологической системы СТD проводилось измерение комплекса стандартных гидролого-гидрохимических показателей водной толщи. Прозрачность измерялась с помощью Диска Секки.

В рейсе НИС «Спрут» в Каркинитском заливе выполнено 14 станций, расположенных в районе МФП (рис. 2). Подводную видеосъемку и отбор проб перифитонной рамкой размером 20Х20 см осуществлял биолог-аквалангист А.П. Куракин (ОФ ИнБЮМ). На каждой станции проводились подводная видеозапись транссекты протяжённостью около 100 м, координаты которой фиксировались с помощью GPS с последующей расшифровкой в лабораторных условиях проективного покрытия, доминатов и структуры донных биоценозов. На сообществах донной растительности Карки-

нитского залива отобрано 42 пробы. На всех станциях проводилось измерение солёности,

кислорода, прозрачности (по Диску Секки) и цветности воды.

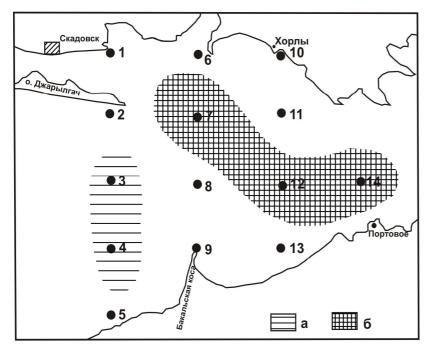


Рис. 2 Схема станций НИС «Спруг» (сентябрь 2008 г.) в Каркинитском заливе; районы распределения фитоценозов филлофоры: а — покрытие 10%, средняя биомасса 0.025 кг м $^{-2}$ , б — покрытие 30 — 100%, средняя биомасса 2.769 кг м $^{-2}$ 

Fig. 2 Scheme of stations of the research vessel «Sprut» (September 2008) in Karkinitsky Bay; areas of distribution of Phyllophora phytocoenoses: a – coverage 10%; average biomass 0.025 kg m<sup>-2</sup>, b – coverage 30 – 100%, average biomass 2.769 kg m<sup>-2</sup>

Для идентификации видового состава макроводорослей использовали [10]. В систематике Phaeophyta и Rhodophyta придерживались новой номенклатуры, принятой для водорослей Украины в [32], для отдела Chlorophyta класс Chlorophyceae Wille S.L. – [21].

Дополнительно к гидробиологическим показателям оценки фитобентоса (флористический состав, процент проективного покрытия дна макрофитами, доминанты фитоценозов, биомасса растительности на заросли, средняя биомасса) использовался комплекс морфофункциональных показателей оценки водной растительности [22, 23]. Удельная поверхность макрофитов (S/W) оценивалась на основе методов расчёта параметров поверхности многоклеточных водорослей [25]. Для определения S/W макрофитов БФП по материалам рейса НИС «Посейдон» измерено 1450 морфозависимых параметров пластинчатых и цилиндрических структур талломов, для макрофитов МФП по материалам рейса НИС «Спрут» -850.

Результаты и обсуждение. Состояние фитобентоса БФП и МФП в 2008 г. анализировался с позиции высокой чувствительности сообществ филлофоры к изменению уровня трофности в шельфовой и прибрежной зонах северо-западной части Чёрного моря. При этом исходили из известных в целом для данного черноморского региона этапов эвтрофикации: до 60-х прошлого века — «Природное состояние»; конец 70-х — начало 80-х годов прошлого века — «Интенсивная эвтрофикация»; конец прошлого века — «Стабилизация»; начало нынешнего столетия — «Тенденция деэвтрофикации» [7].

В июле 2006 и марте 2008 гг. на станциях БФП обнаружено соответственно 12 и 19 видов макрофитов (табл. 1). К ранее опубликованному списку видового состава 2006 г. [26] добавлен вид *Ph. pseudoceranoides* (S.G.Gmel.) Newr., Tayl., который также был обнаружен и в марте 2008 г. на станции PHY1 в исторически характерном для него районе северо-западной части БФП [13, 31].

Табл. 1 Флористический состав макрофитов района БФП по данным международных рейсов Table 1 Floristic composition of macrophytes in the LPF during the international cruises

Видовой состав	НИС «Академик» (июль-август, 2006)	НИС «Посейдон» (март, 2008)
Chlorophyta		
Bryopsis plumosa (Huds.) C. Ag.	+	-
Cladophora albida (Nees) Kütz.	-	+
C. liniformis Kütz.	+	-
Ulva rigida Ag.	-	+
Stigeoclonium tenue Kütz.	-	+
Ulothrix implexa Kütz.	-	+
Phaeophyta		
Feldmannia irregularis (Kütz.) Hamel	+	-
Ectocarpus fasciculatus Harv.	-	+
E. siliculosus (Dillw.) Lyngb.	-	+
Sphacelaria cirrosa (Roth.) Ag.	+	+
Desmarestia viridis (Müll.) Lamour.	+	-
Rhodophyta		
Acrochaetium savianum (Menegh.)	-	+
Rhodochorton purpureum (Lightf.) Rosevn.	-	+
Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.	+	-
Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth	-	+
Lithothamnion sp.	-	+
Lomentaria clavellosa (Turn.) Gail.	-	+
Pneophyllum fragile Kütz.	+	+
Peyssonnelia rubra (Grev.) J. Ag.	-	+
Phyllophora truncata (Pall.) Zinova	+	+
Ph. crispa (Huds.) P.S. Dixon	+	+
Ph. pseudoceranoides (S.G. Gmel.) Newr., Tayl.	+	+
Polysiphonia denudata (Dillw.) Kütz.	-	+
P. elongata (Huds.) Harv.	+	-
P. sanguinea (Ag.) Zanard.	+	+
Общее количество видов:	12	19

Анализ динамики флористического состава макрофитов БФП за 45 летний период свидетельствует, что в 2008 году укрепилась тенденция возрастания видового разнообразия

многоклеточных водорослей на северозападном шельфе, которая началась в нынешнем веке (рис. 3).

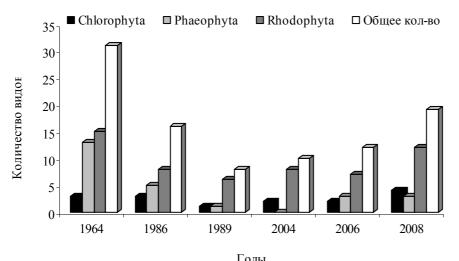


Рис. 3 Долговременная динамика флористического состава макрофитов на БФП (данные 1964, 1986, 1989 гг. [7]) Fig. 3 Long-term dynamics of the floristic state of macrophytes in the LFP (1964, 1986, 1989 [7])

Развитие в большом количестве красных и бурых мелких нитчатых водорослей на БФП, обнаруженное ещё в 2004 г., подтвердилось в марте 2008 г. Особенность зимнего периода 2008 г. состоит в том, что среди доми-

нантов нитчатых водорослей, преобладали виды из рода *Polysiphonia*. Их экологическая активность превышала активную поверхность видов рода *Phyllophora* в 10 раз (табл. 2).

Табл. 2 Доминирующие виды макрофитов ФПЗ с высокой и низкой экологической активностью в марте 2008 г. Table 2 Dominating macrophyte species of the LFP with high and low ecological activity (March 2008)

Вид	Удельная поверхность популяции, м <sup>2</sup> кг <sup>-1</sup>			
Род <i>Phyllophora</i>				
Phyllophora truncata (Pall.) Zinova	$9.9 \pm 0.27$			
Ph. crispa (Huds.) P.S. Dixon	$7.2 \pm 0.48$			
Po	д Polysiphonia			
Polysiphonia sanguinea (C.Ag.) Zanard.	$62.06 \pm 2.26$			
P. denudata (Dillw.) Kütz.	$69.2 \pm 2.61$			

Замена фитоценозов филлофоры сообществами нитчатых водорослей при переходе от больших к меньшим глубинам на БФП под-

тверждает закономерность преимущества развития экологически активных видов с уменьшением глубины (рис. 4).

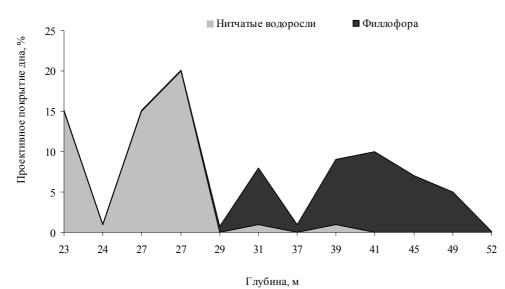


Рис. 4 Смена доминатов фитоценозов с высокой (нитчатые водоросли) и низкой (филлофора) экологической активностью в зависимости от глубины на БФП Fig. 4 Replacement of dominants of phytocoenoses with high (Filamentous algae) and low (Phyllophora) ecological activity in relation to depth in LPF

В диапазоне глубин 25 – 30 м при условии наилучшей освещённости и достаточной концентрации питательных веществ, на шельфе создаются условия для наиболее интенсивного продукционного процесса. Закономерно, что именно этот диапазон глубин занимают нитчатые водоросли, имеющие максимальную экологическую активность и являющиеся в этих условиях наиболее конкурентоспособными. В диапазоне глубин 30 – 40 м происходит перекрытие экологических ниш нитчатых во-

дорослей и филлофоры. При уменьшении с глубиной количества света основным фактором, который регулирует конкурентное развитие видов, находящихся на противоположных концах шкалы экологической активности, выступает концентрация питательных веществ. Из-за длительных процессов эвтрофикации северо-западной части в период 70-80-х годов прошлого века в настоящее время концентрация соединений азота и фосфора в донных отложениях шельфа оказалась на порядок выше,

чем в водной толще [3]. Поступление питательных вещества из донных осадков в придонные слои воды является основной причиной обрастания филлофоры мелкими нитчатыми водорослями, и в первую, очередь *P. sanguinea*. На глубинах 40 – 60 м уменьшение освещённости снижает общую интенсивность попадающего в придонный слой энергетического потока, необходимого для развития функционально активных видов водорослей, и приводит к тому, что эту экологическую нишу в состоянии использовать только филлофора — черноморский аутсайдер в соревновании по участию в первично-продукционном процессе.

Сезонной особенностью состояния фитоценозов макрофитов БФП в холодный период 2008 г. был более низкий процент проективного покрытия дна видами рода филлофора и нитчатыми водорослями по сравнению с тёп-

лым периодом 2006 г. Ядра с наибольшей плотностью филлофоры для этого периода (5 – 10%) наблюдались на участках, где филлофора в историческом прошлом образовывала максимальные скопления. Наибольшее развитие мелких нитчатых водорослей с высокой экологической активностью, способных быстро увеличивать показатели развития в условиях повышенной концентрации органического вещества, выносимого речным стоком, наблюдалось напротив дельтовых областей рек Днестра и Днепра (см. рис. 1).

Возможность повторить полигон отбора проб на БФП в разные периоды года позволила проследить особенности сезонных колебаний структуры фитоценозов. Разница в средней температуре у дна в июле 2006 и марте 2008 гг. составила 3.5°C, соответственно: 8.8 и 5.0°C; прозрачности — 2.5 м, соответственно:

10.0 и 12.5 (м) (рис. 5).

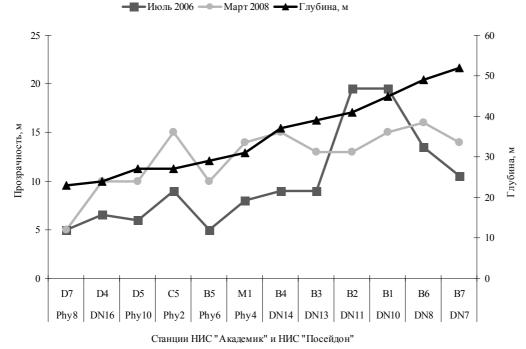


Рис. 5 Сезонная разница средней температуры воды у дна и прозрачности на БФП в зависимости от глубины Fig. 5 Seasonal difference in the average water temperature at the sea bottom and transparency in the LPF in relation to depth

Высокая чувствительность и быстрая реакция коротко-цикличных видов на измене-ние абиотических факторов является причиной значительной амплитуды сезонных колебаний структурно-

ких нитчатых водорослей. Существенная разница условий летнего и зимнего периодов стала причиной более низких показателей разви-тия нитчатых водорослей в марте 2008, по сравнению с июлем 2006 г.

функциональных параметров мел-

При этом в условиях холодного периода при общем снижении первичнопродукционного процесса функционально активными видами фитобентоса было использовано преимущество небольших глубин (до 30 м), с лучшим освещением и более близким расположением к гидрофронтам речного стока (рис. 6).

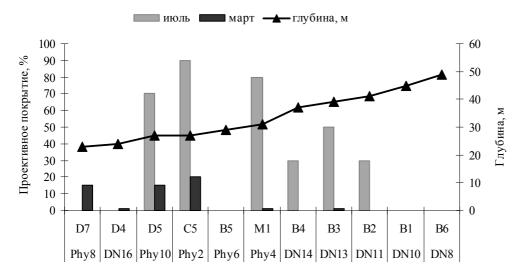


Рис. 6 Сезонные изменения проективного покрытия нитчатых водорослей БФП Fig. 6 Seasonal changes in the project coverage of filamentous algae of the LPF

Станции НИС "Академик" и НИС "Посейдон"

Несмотря на то, что виды рода филлофора являются многолетними, долгоцикличными формами, для них также были обнаружены сезонные реакции, которые проявились в некотором снижении показателей развития в марте 2006 г. по сравнению с летним периодом 2006 г. Среднее проективное покрытие дна филлофорой, из расчёта исследованных с помощью подводной видеокамеры площадей, снизилось с 6.9 до 3.3 %, а средняя биомасса с 23.1 до 4.2 г м<sup>-2</sup> (рис. 7). Таким образом, чувствительные короткоцикличные формы нитчатых водорослей проявили большую силу реакции к изменению сезонных условий по сравнению с многолетними формами филлофоры. Покрытие дна нитчатыми водорослями в марте 2008 г. сократилось по сравнению с летним периодом в 7 раз, для филлофоры только в 2 раза.

Данные о состоянии фитобентоса БФП в зимний период 2008 г. свидетельствуют, что на фоне естественных сезонных колебаний на шельфе в целом продолжает проявляться тенденция восстановительных процессов донной

растительности, которая сопро-вождает современный процесс деэвтрофика-ции в целом экосистемы северо-западной ча-сти Чёрного моря. Можно предположить, что по мере быстрого извлечения функционально активными водорослями из донных осадков шельфа питательных веществ, накопившихся там за долгие годы эвтрофикации, благоприятные условия для их же развития будут ухудшаться. При этом менее активный компонент - сообщества филлофоры, наоборот, в дальнейшем будут получать более комфортные условия произрастания. Структурное соотношение активного (нитчатые водоросли) и пассивного (филлофора) компонента автотрофной системы БФП на нынешнем этапе свидетельствует, что обстоятельство вторичного эвтрофирования биогенными элементами, поступающими из донных осадков, существенно тормозит процесс восстановления фитобентоса шельфовой зоны по сравнению с другими районами северо-западной части.

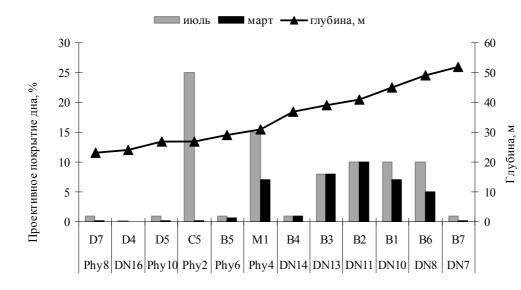
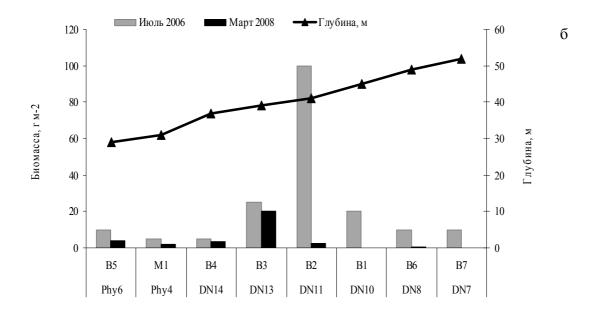


Рис. 7 Сезонные изменения проективнопокрытия (a) И биомассы (б) филлофоры БФП Fig. 7 Seasonal changes in the project coverage (a) and biomass (б) in Phyllophora of the LPF

a

Станции НИС "Академик" и НИС "Посейдон"



Рассматривая современное состояние фитобентоса на МФП, необходимо напомнить о существенных отличиях протекания здесь первично продукционного процесса по сравнению с шельфовой зоной. На БФП максимальное проективное покрытие дна филлофорой приходятся на глубины 30-40 м (см. рис. 7а), на МФП основное сосредоточение филлофоры приурочено к глубинам 6-10 м. В 1980-1995 гг. средняя прозрачность в Каркинитском районе составляла 6.5 м, а в Центральном районе

над БФП 10.3 м [4]. Это означает, что филлофора МФП в последние десятилетия практически не испытывала недостатка света (средняя прозрачность в период экспедиционных исследований в сентябре 2009 г. на станциях с массовым развитием филлофоры составляла от 6.3 до 4.5 м). Кроме того, для Каркинитского залива, по сравнению с Центральным районом северо-западной части, характерен практически в два раза более низкий уровень содержания соединений фосфора и азота (табл. 3).

Табл. 3 Пределы колебаний некоторых гидрохимических параметров в районах БФП м МФП за период 1980-1995 гг., мг дм $^{-3}$  [4]

Table 3 The range of fluctuations of some hydrochemical parameters in the LPF and SPF areas in 1980-1995, mg dm<sup>-3</sup> [4]

Район	$PO_4^{-3}$	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	NO3	$N_{opr}$
Каркинитский	0 - 22	10 - 41	0 - 24	220 - 495
Центральный	0 - 40	0 - 120	0 - 80	0 - 940

Существенное отличие условий произрастания фитобентоса в прибрежной и шельфовой зонах состоит также в том, что на мелководье интенсивность развития и структурнофункциональная организация донной растительности, практически не лимитируются светом и непосредственно зависят от качества речного и берегового стоков. В глубоководной зоне ещё одним источником питательных веществ, стимулирующих продукционную функцию, становятся донные осадки, которые в течение многих лет аккумулировали в себе результат жизнедеятельности планктонных сообществ из значительного слоя водной толщи, расположенной над ними.

Глубина и качество грунта Каркинитского залива определяют поясное распространение основных фитоценозов. В самой мелководной, прибрежной части развиваются сообщества морской травы Zostera nana Hornem., с глубиной их сменяют фитоценозы Zostera marina L. Центральная часть залива занята скоплениями неприкреплённой шаровидной формы филлофоры – Ph. crispa sf. shaerica. Максимальные значения проективного покрытия дна характерны для фитоценозов филлофоры и зостеры, которые образуют на некоторых участках практически сомкнутый растительный покров, достигающий 100% покрытия дна. Защищённые условия залива способствуют массовому развитию здесь неприкреплённых форм красных водорослей. Талломы Polysiphonia subulifera в больших количествах развиваются у южного и северного побережья, используя в качестве места развития заросли морских трав Z. nana Hornem. и Z. marina L. Свободноплавающие талломы Dazya pedicellata (C.Ag)

С.Ад встречаются как в прибрежных биотопах между листьями морских трав, так и на лишённых водной растительности участках до глубин 15 м.

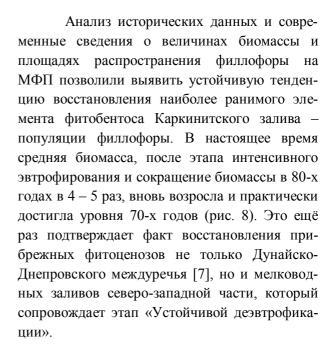
В флористическом составе фитобентоса Каркинитского залива в сентябре 2008 г. обнаружено 25 видов донной растительности, включая цветковые макрофиты (Thalassiophyta), макроскопические водоросли из отделов Chlorophyta, Charophyta и Rhodophyta, a также колониальные сине-зеленые водоросли (Cyanophyta) (табл. 4). Несколько меньшее количество видов фитобентоса, обнаруженное в сентябре 2008 г., по сравнению с известными литературными данными (35 видов [29], 39 видов [6]), связано с разной частотой отбора проб и вниманием к различным участкам акваторий данного района, поэтому не может рассматриваться как характеристика изменения флористического разнообразия. Величина S/W популяции Ph. crispa sf. shaerica МФП составляет  $8.05 \pm 0.67 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$ . Это значение по абсолютной величине несколько выше, чем для популяции Ph. crispa БФП (см. табл. 2) и может быть объяснено условиями более интенсивного функционирования фитобентоса на мелководье, однако с учётом ошибки средней для популяции, данные различия недостоверны.

Так же как и для всей черноморской экосистемы, филлофора МФП является наиболее чувствительным элементом донных сообществ Каркинитского залива, который реагирует на уровень трофности. Биомасса данного вида обратно пропорционально связана с интенсивностью продукционного процесса и может использоваться в качестве индикатора уровня эвтрофирования акватории.

Табл. 4 Флористический состав макрофитов района МФП Table 4 Floristic composition of the macrophytes in the SPF

Chlorophyta	Видовой состав	2005 – 2007 [6]	2008 (НИС «Спрут»)
Cladophora vadorum (Aresch.) Kütz.			
C. vagabunda (L.) Van Hoek			-
C. alibida (Nees) Kütz.			
C. sivashensis C. Meyer.  Enteromorpha torta (Metr.) Reinb.  E. maeotica PtLavr.  E. intestinalis (L.) Link  C. linum (O. Mull.) Kütz.  Entoclonium toriuosum (Dillw.) Kütz.  Entocladia viridis Reinke  Vaucheria dichotoma (L.) Ag.  Rhodophyta  Antiihamnion cruciatom (Ag.) Nag.  Acrochaetium savianum (Menegh.) Nag.  Chondria dasyphylla (Wood.) C. Ag.  C. capillaris (Huds.) M.J. Wynne  Goniotrichum elegans (Chauy.) Zanard.  Polysiphonia opaca (C. Ag.) Zanard.  P. elongata (Huds.) Spreng.  P. subulifera (C. Ag.) Harv.  Ceramium diaphamum (Lightf.) Roth  C. pedicillatum (Duby.) J. Ag.  Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.  Lophosiphonia obscwar (C. Ag.) Falk.  Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.  Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.  D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.  P. Ag. Huds.) P. S. Dixon  Fyhlophora crispa (Huds.) P.S. Dixon  Fyhlophora crispa (Huds.) P.S. Dixon  Fyhlophoria crispa (Huds.) P.S. Dixon  Fyhlaeephylian confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.  Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.  Feach (Crouan) Thur.  Phaeophylian confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.  Spermothamnium alopecuroides J. Croves  Cyanophyta  Lamprothamnium alopecuroides J. Croves  Thalassiophyta  Zostera marina L.  Z. nana Homem.  H.  Zanichellia majoris L.  Ruppia circhosa (Petagna) Grande		+	
Enteromorpha torta (Metr.) Reinb.			- -
E. maeotica PrLavr.			_
E. intestinalis (L.) Link Chaetomorpha aèrea (Dillw.) Kütz. + + + + + + + + + + + + + + + + + + +			_
Chaetomorpha aërea (Dillw.) Kütz.			+
C. limm (Ö. Mull.) Kütz.			
Rhizoclonium tortuosum (Dillw.) Kütz.			
Ulothrix implexa (Kütz.) Kütz.			
Entocladia viridis Reinke			· -
Vaucheria dichotoma (L.) Ag.   Rhodophyta			_
Rhodophyta			_
Antithamnion cruciatom (Ag.) Nag.			
Acrochaetium savianum (Menegh.) Nag.			+
Chondria dasyphylla (Wood.) C. Ag.			· -
C. capillaris (Huds.) M.J. Wynne Goniotrichum elegans (Chauv.) Zanard. +			+
Goniotrichum elegans (Chauv.) Zanard.			· -
Polysiphonia opaca (C. Ag.) Zanard.			_
P. denudata (Dillw.) Kütz.       +       +         P. elongata (Huds.) Spreng.       +       +         P. subulifera (C. Ag.) Harv.       +       +         Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth       +       -         C. pedicillatum (Duby.) J. Ag.       +       +         Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.       +       +         Lophosiphonia obscura (C. Ag.) Falk.       -       +         Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.       +       +         Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.       +       +         Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.       +       +         Dasya hutchinsiae Harv.       +       -         D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.       -       +         Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon       +       +         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         E. reflexa (Crouan) Thur.       +       -         Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Roth) M. Howe       +       -         Charophyta       -       +         Lamprotham			+
P. elongata (Huds.) Spreng.       +       +         P. subulifera (C. Ag.) Harv.       +       +         Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth       +       -         C. pedicillatum (Duby.) J. Ag.       +       +         Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.       +       +         Lophosiphonia obscura (C. Ag.) Falk.       -       +         Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.       +       +         Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.       +       +         Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.       +       +         Dasya hutchinsiae Harv.       +       +         D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.       +       +         Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon       +       +         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         E. reflexa (Crouan) Thur.       +       -         Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Phaeophyta       +       -         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Röth) M. Howe       +       -         Charophyta       -       +         Lamprothamnium alopecuroid			
P. subulifera (C. Ag.) Harv.       +       +         Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth       +       -         C. pedicillatum (Duby.) J. Ag.       +       +         Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.       +       +         Lophosiphonia obscura (C. Ag.) Falk.       -       +         Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.       +       +         Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.       +       +         Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.       +       +         Dasya hutchinsiae Harv.       +       -         D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.       -       +         Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon       +       -         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         E. reflexa (Crouan) Thur.       +       -         Pneophylulm confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Roth) M. Howe       +       -         Cyanophyta         Spirulina tenuissima Kütz.       -       +         Charophyta         Lamprothamnium alopecuroides J. Croves       -       + <tr< td=""><td></td><td></td><td></td></tr<>			
Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth         +         -           C. pedicillatum (Duby.) J. Ag.         +         +           Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.         +         +           Lophosiphonia obscura (C. Ag.) Falk.         -         +           Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.         +         +           Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.         +         +           Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.         +         +           Dasya hutchinsiae Harv.         +         -           D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.         -         +           Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon         +         +           E. reflexa (Crouan) Thur.         +         -           Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.         +         -           Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.         +         -           Phaeophyta         +         -           Eudesme virescens (Carm) J. Ag.         +         -           Dilophus fasciola (Roth) M. Howe         +         -           Spirulina tenuissima Kütz.         -         +           Charophyta           Lamprothamnium alopecuroides J. Croves         -         +           Thalassiophyta           Zost			
C. pedicillatum (Duby.) J. Ag.       +       +         Lawrencia obtusa (Huds.) Lamour.       +       +         Lophosiphonia obscura (C. Ag.) Falk.       -       +         Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.       +       +         Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.       +       +         Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.       +       +         Dasya hutchinsiae Harv.       +       -         D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.       -       +         Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon       +       +         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         Pheeophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Phaeophyta       -       -         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Roth) M. Howe       +       -         Spirulina tenuissima Kütz.       -       +         Charophyta         Lamprothamnium alopecuroides J. Croves       -       +         Thalassiophyta			<u>.</u>
Laurencia obtusa (Huds.) Lamour. + + + + + Lophosiphonia obscura (C. Ag.) Falk + + + + + + + + + + + + + + + + + +			+
Lophosiphonia obscura (C. Ag.) Falk.  Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.  Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.  Callithannion corymbosum (Sm.) Lyngb.  Dasya hutchinsiae Harv.  D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.  Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon  Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.  E. reflexa (Crouan) Thur.  Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.  Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.  Phaeophyta  Eudesme virescens (Carm) J. Ag.  Dilophus fasciola (Roth) M. Howe  Cyanophyta  Spirulina tenuissima Kütz.  Charophyta  Lamprothamnium alopecuroides J. Croves  Thalassiophyta  Zostera marina L.  Z. nana Hornem.  Potamogeton pectinatus L.  Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande			
Kylinia virgatula (Harv.) Papenf.       +       +         Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.       +       +         Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.       +       +         Dasya hutchinsiae Harv.       +       -         D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.       -       +         Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon       +       +         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         E. reflexa (Crouan) Thur.       +       -         Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Phaeophyta         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Roth) M. Howe       +       -         Spirulina tenuissima Kütz.       -       +         Charophyta         Lamprothamnium alopecuroides J. Croves       -       +         Thalassiophyta         Zostera marina L.       +       +         Z. nana Hornem.       +       +         Potamogeton pectinatus L.       +       +         Zanichellia majoris L.       +       -         Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande       +       - <td></td> <td>· _</td> <td></td>		· _	
Hydrolithon farinosum J.V. Lamour.       +       +         Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb.       +       +         Dasya hutchinsiae Harv.       +       -         D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.       -       +         Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon       +       +         Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         E. reflexa (Crouan) Thur.       +       -         Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Phaeophyta         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Roth) M. Howe       +       -         Spirulina tenuissima Kütz.       -       +         Charophyta         Lamprothamnium alopecuroides J. Croves       -       +         Thalassiophyta         Zostera marina L.       +       +         Z. nana Hornem.       +       +         Potamogeton pectinatus L.       +       +         Zanichellia majoris L.       +       -         Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande       +       -		+	
Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyngb. + + + + +			
Dasya hutchinsiae Harv.         +         -           D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag.         -         +           Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon         +         +           Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.         +         -           E. reflexa (Crouan) Thur.         +         -           Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.         +         -           Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.         +         -           Eudesme virescens (Carm) J. Ag.         +         -           Dilophus fasciola (Roth) M. Howe         +         -           Cyanophyta         -         +           Spirulina tenuissima Kütz.         -         +           Charophyta         -         +           Lamprothamnium alopecuroides J. Croves         -         +           Thalassiophyta         -         +           Zostera marina L.         +         +           Z. nana Hornem.         +         +           Potamogeton pectinatus L.         +         +           Zanichellia majoris L.         +         -           Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande         +         -			
D. pedicellata (C. Ag.) C. Ag. Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon  Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.  E. reflexa (Crouan) Thur. Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.  Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.  Phaeophyta  Eudesme virescens (Carm) J. Ag. Phaeophyta  Eudesme virescens (Carm) J. Ag.  Cyanophyta  Spirulina tenuissima Kütz.  Charophyta  Lamprothamnium alopecuroides J. Croves  Thalassiophyta  Zostera marina L.  Z. nana Hornem.  Potamogeton pectinatus L.  Auppia cirrhosa (Petagna) Grande  +   +   +   +   +   -   -   -   -   -			
Phyllophora crispa (Huds.) P.S. Dixon         +         +           Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.         +         -           E. reflexa (Crouan) Thur.         +         -           Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.         +         -           Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.         +         -           Phaeophyta           Eudesme virescens (Carm) J. Ag.         +         -           Dilophus fasciola (Roth) M. Howe         +         -           Cyanophyta           Spirulina tenuissima Kütz.         -         +           Charophyta           Lamprothamnium alopecuroides J. Croves         -         +           Thalassiophyta           Zostera marina L.         +         +           Z. nana Hornem.         +         +           Potamogeton pectinatus L.         +         +           Zanichellia majoris L.         +         -           Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande         +         -		· _	+
Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.       +       -         E. reflexa (Crouan) Thur.       +       -         Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Phaeophyta         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Cyanophyta         Spirulina tenuissima Kütz.       -       +         Charophyta         Lamprothamnium alopecuroides J. Croves       -       +         Thalassiophyta         Zostera marina L.       +       +         Z. nana Hornem.       +       +         Potamogeton pectinatus L.       +       +         Zanichellia majoris L.       +       -         Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande       +       -		+	
E. reflexa (Crouan) Thur.       +       -         Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.       +       -         Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.       +       -         Phaeophyta         Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Roth) M. Howe       +       -         Cyanophyta         Spirulina tenuissima Kütz.       -       +         Charophyta         Lamprothamnium alopecuroides J. Croves       -       +         Thalassiophyta         Zostera marina L.       +       +         Z. nana Hornem.       +       +         Potamogeton pectinatus L.       +       +         Zanichellia majoris L.       +       -         Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande       +       -			· -
Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y.M. Chamb.         +         -           Spermothamnion strictum (C. Ag.) Ardiss.         +         -           Phaeophyta           Eudesme virescens (Carm) J. Ag.         +         -           Dilophus fasciola (Roth) M. Howe         +         -           Cyanophyta           Spirulina tenuissima Kütz.         -         +           Charophyta           Lamprothamnium alopecuroides J. Croves         -         +           Thalassiophyta           Zostera marina L.         +         +           Z. nana Hornem.         +         +           Potamogeton pectinatus L.         +         +           Zanichellia majoris L.         +         -           Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande         +         -			_
Phaeophyta   Pha			-
Phaeophyta   Eudesme virescens (Carm) J. Ag.			_
Eudesme virescens (Carm) J. Ag.       +       -         Dilophus fasciola (Roth) M. Howe       +       -         Cyanophyta         Spirulina tenuissima Kütz.       -       +         Charophyta         Lamprothamnium alopecuroides J. Croves       -       +         Thalassiophyta         Zostera marina L.       +       +         Z. nana Hornem.       +       +         Potamogeton pectinatus L.       +       +         Zanichellia majoris L.       +       -         Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande       +       -	Pha		
Dilophus fasciola (Roth) M. Howe         +         -           Cyanophyta           Charophyta           Lamprothamnium alopecuroides J. Croves         -         +           Thalassiophyta           Zostera marina L.         +         +           Z. nana Hornem.         +         +           Potamogeton pectinatus L.         +         +           Zanichellia majoris L.         +         -           Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande         +         -			<u>-</u>
Cyanophyta           Spirulina tenuissima Kütz.         -         +           Charophyta           Lamprothamnium alopecuroides J. Croves         -         +           Thalassiophyta           Zostera marina L.         +         +           Z. nana Hornem.         +         +           Potamogeton pectinatus L.         +         +           Zanichellia majoris L.         +         -           Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande         +         -	` / ~		<u>-</u>
Spirulina tenuissima Kütz.         -         +           Charophyta           Thalassiophyta           Zostera marina L.         +         +           Z. nana Hornem.         +         +           Potamogeton pectinatus L.         +         +           Zanichellia majoris L.         +         -           Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande         +         -			
Charophyta           Lamprothamnium alopecuroides J. Croves         -         +           Thalassiophyta           Zostera marina L.         +         +           Z. nana Hornem.         +         +           Potamogeton pectinatus L.         +         +           Zanichellia majoris L.         +         -           Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande         +         -	•	• •	+
Lamprothamnium alopecuroides J. Croves - +  Thalassiophyta  Zostera marina L. + +  Z. nana Hornem. + +  Potamogeton pectinatus L. + +  Zanichellia majoris L. + -  Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande + -	*		·
Thalassiophyta		r · · · · · · · · · · · · · · · ·	+
Zostera marina L. + + + + + + L. nana Hornem. + + + + + + + + + + + + + + + + + + +	• •	assiophyta	
Z. nana Hornem. + + +  Potamogeton pectinatus L. + + +  Zanichellia majoris L. + -  Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande + -			+
Potamogeton pectinatus L. + + + +			
Zanichellia majoris L. + Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande +			
Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande + -			· -
	•		-
Оппес копичество вилов 19 /7	Общее количество видов:	39	25

Данные экспедиции сентября 2008 г. показали, что, также как и на протяжении предыдущих 50 лет, наибольшая плотность скопления и биомассы филлофоры на МФП наблюдалась в центральной части залива за Бакальской косой. Участки до Бакальской косы (ст. 3, 4) и за Бакальской косой (ст. 7, 12, 14) существенно отличаются не только процентом проективного покрытия дна филлофорой, но и порядками в значении биомассы (см. рис. 2). В среднем по заливу по данным сентябрьской съёмки средняя биомасса неприкреплённой филлофоры шаровидной формы составила 2.087 кг м<sup>-2</sup>. Максимальные значения средней биомассы филлофоры на заросли были характерны для ст. 12 - 6.330 кг м<sup>-2</sup>, а в отдельных точках биомасса достигала 8.100 кг м<sup>-2</sup>.



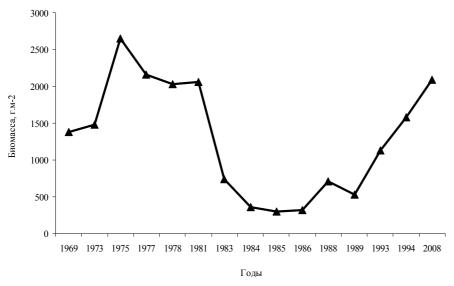


Рис. 8 Многолетняя динамика биомассы филлофоры на МФП: 1969 — 1994 гг. - по данным Одесского центра ЮгНИРО Госкомрыбхоза Украины; 2008 г. — данные рейса НИС «Спрут» ОФ ИнБЮМ НАН Украины

Fig. 8 Long-term dynamics of Phyllophora biomass in the SPF: 1969 – 1994 – according to the Odessa Center of Yugniro (Goskomrybkhoz, Ukraine); 2008 – data of cruise of the research vessel Sprut of OB IBSS, NAS Ukraine

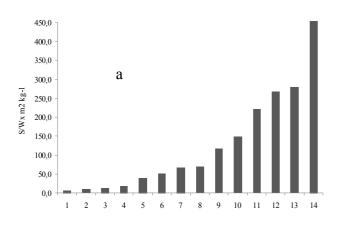
Используя положение о том, что морфофункциональный портрет сообществ фитобентоса является отражением условий произрастания, на основе сравнительного анализа морфофункциональной организации сообществ филлофоры БФП и МФП возможно оценить различия в экологических условиях глубоководной шельфовой и мелководной прибрежной зон северо-западной части Чёрного моря.

Сравнение структуры и параметров рядов экологической активности (РЭА) [25] со-

обществ филлофоры этих двух районов также подтверждает, что в современных условиях уровень эвтрофикации шельфовой зоны выше по сравнению с береговой. В состав РЭА сообществ филлофоры БФП входит гораздо большее количество видов, характеризующихся высокими значениями S/W популяций, по сравнению с сообществами филлофоры Каркинитского залива (рис. 9). Обрастание филлофоры в условиях шельфа мелкими нитчатыми водорослями и практически чистые талломы ша-

ровидной филлофоры на МФП еще раз свидетельствует о том, что на шельфе биогенные вещества, накопившиеся в донных осадках поддерживают на достаточно высоком уровне процесс вторичной эвтрофикации. Снижение в настоящее время суммарного биогенного стока

рек в северо-западную часть до уровня 50-60-х годов прошлого века [4] привело к тому, что в прибрежных сообществах фитобентоса протекают более поздние стадии восстановительной сукцессии по сравнению с растительными сообществами шельфа.



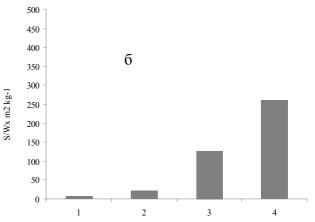


Рис. 9 Характеристика функциональной активности элементов РЭА сообществ филлофоры БФП (a); Fig. 9 Characteristics of functional activity of rows of ecological activity (REA) of Phyllophora communities in the LPF (a): 1 – Phyllophora crispa, 2 – Ph. truncata, 3 – Lomentaria clavellosa, 4 – Polysiphonia elongata, 5 – Peyssonnelia rubra, 6 – Ceramium tenuissimum, 7 – P. sanguinea, 8 – P. denudata, 9 – Callithamnion corymbosum, 10 – Ectocarpus siliculosus, 11 – Sphacelaria cirrosa, 12 – E. fasciculatus, 13 – Pneophyllum fragile, 14 – Acrochaetium savianum и МФП (б): 1 – Ph. crispa, 2 – P. subulifera, 3 – Antithamnion cruciatum, 4 – Hydrolithon farinosa

Практически по всем параметрам РЭА сообщества филлофоры БФП превышают аналогичные показатели для сообществ филлофоры МФП, и при этом один из интегральных и наиболее показательных параметров РЭА —

сумма удельных поверхностей всех элементов входящих в сообщество —  $S/W \sum xi$  в 5 раз выше на шельфе по сравнению с заливом (рис. 10).

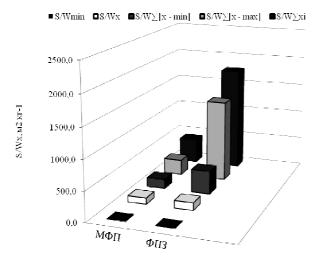


Рис. 10 Сравнительная характеристика параметров РЭА сообществ филлофоры БФП и МФП Fig. 10 Comparative characteristics of REA of Phyllophora communities of the LPF and the SPF

Таким образом, морфологические портреты сообществ филлофоры БФП и МФП свидетельствуют, что в прибрежной и шельфовой зонах северо-западной части Чёрного моря наблюдаются позитивные процессы восстановления донной растительности, сопряжённые с процессами деэвтрофикации. Однако на шельфе растительные сообщества находятся на более ранних стадиях восстановительной сукцессии из-за негативного влияния эффекта вторичной эвтрофикации.

Приведённое выше сопоставление морфофункционального портрета сообществ шельфовой и мелководной зон свидетельствует, что этап восстановления сообществ филлофоры МФП опережает восстановление сообществ филлофоры БФП на 20-25 лет.

Выводы. 1. По состоянию фитобентоса БФП в марте 2008 г. подтверждена тенденция восстановительных процессов, которая сформировалась в начале нынешнего столетия. Зафиксировано возрастание общего числа видов. Наблюдается удовлетворительное состояние талломов популяций 3 видов красных водорослей из рода Phyllophora: Ph. truncata (Pall.) Zinova; Ph. crispa (Huds.)P.S.Dixon; Ph. pseudoceranoides (S.G.Gmel.) Newr., Tayl. 2. Интенсивное развитие на БФП в массовом количестве мелких нитчатых водорослей способствует извлечению биогенных веществ, накопившихся в донных осадках за годы эвтрофикации. Включение соединений азота и фосфора в продукционный процесс экологически активных нитчатых макрофитов способствует быстрейшему очищению экосистемы шельфа от негативных последствий интенсивной эвтрофикации предшествовавшего периода. 3. Снижение показателей развития нитчатых водорослей и филлофоры на ФПЗ в марте 2008 г., по сравнению с летним периодом 2006 г., является проявлением закономерностей сезонных флуктуаций и не связано с ухудшением условий развития донной растительности на шельфе. 4. Экспедиционные исследования в сентябре 2008 г. в Каркинитском заливе показали, что в прибрежной части преобладают фитоценозы морских трав Zostera nana Hornem. и Z. marina L. Центральная часть залива (МФП) занята

- 1. Виноградов К. А. К вопросу про кормовые площади донных рыб в северо-западной части Чёрного моря. Научн. зап. Одесск. биол. ст. Киев: АН УССР, 1959. В. 1. С. 98 112.
- 2. *Воронихин Н. Н.* Красные водоросли (Rodophyceae) Чёрного моря // Тр. С-Петербург. общва натур. 1909. **40**, № 3-4. 67 с.

скоплениями неприкреплённой шаровидной формы красной водоросли Ph. crispa sf. shaeriса. 5. В настоящее время МФП представлено двумя участками развития филлофоры. Меньший участок, до Бакальской косы, характеризуется невысоким процентом проективного покрытия дна (до 10 %) и незначительной биомассой -0.025 кг м $^{-2}$ . В три раза больший по размерам участок расположен за Бакальской косой, проективное покрытие здесь составляет от 30 до 100 %, а средняя биомасса филлофоры -2.769 кг м<sup>-2</sup>, максимальная -8.100 кг м<sup>-2</sup>. **6.** Многолетняя динамика биомассы филлофоры МФП свидетельствует, что в настоящее время биомасса вида с наименьшей экологической активностью, после снижения в 4 - 5 раз в 80-х годах, вновь восстановилась до уровня 70-х годов прошлого века. 7. Морфофункциональный портрет сообществ филлофоры БФП отличается в 5 раз более высокой функциональной активностью по сравнению с сообществами филлофоры МФП. Это свидетельствует о том, что эффект вторичной эвтрофикации на шельфе стимулирует развитие «активного компонента» сообществ - мелких нитчатых водорослей. И наоборот, улучшение качества речного стока в прибрежной зоне стимулирует процессы восстановления «пассивного элемента» филлофоры. 8. При одинаковой направленности восстановительных процессов донной растительности в шельфовой и прибрежной зонах северо-западной части Чёрного моря, их интенсивность гораздо выше в прибрежной зоне. Этап восстановления сообществ филлофоры МФП опережает восстановление сообществ филлофоры Б $\Phi\Pi$  на 20 – 25 лет.

- 3. Гаркавая Г. Г., Богатова Ю. И. Гидрохимические исследования: Источники эвтрофирования. // Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. Киев: Наук. думка, 2006. С. 60 68.
- 4. Гаркавая Г. Г., Богатова Ю. И., Гончаров А. Ю. Гидрохимические исследования: Районирование шельфа по гидролого-гидрохимическим

- параметрам // Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. Киев: Наук. думка, 2006. C. 83 86.
- 5. *Громов В. В.* Методика подводных фитоценотических исследований. В кн: Гидробиологические исследования северо-восточной части Чёрного. Ростов. Унив., 1973. С. 69 72.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Донная растительность заповедника «Лебяжьи острова» (Крым, Чёрное море) // Альгология. 2009. 19, №2. С. 130 138.
- 7. Зайцев Ю. П., Александров Б. Г., Миничева Г. Г. и др. Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. Киев: Наук. думка, 2006. 701 с.
- 8. Закон України «Про Загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі України на 2000 2015 роки» (21 вересня 2000 року № 1989-ІІІ).
- 9. Зернов С. А. Фация Phyllophora (Algae Rhodophyceae) на филлофорном поле в северозападной части Чёрного моря // Бюлл. Зоол. музея АН. 1909. **14**. С. 181 191.
- 10. Зинова А. Д. Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.- Л.: Наука, 1967. 397с.
- 11. Зинова Е. С. Водоросли Чёрного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование. Тр. Севастоп. биол. ст. 1935. 4. С. 32 42.
- 12. *Калугина А. А., Лачко О. А.* Состав, распределение и запасы макрофитов Чёрного моря в районе Филлофорного поля Зернова // Распределение бентоса и биология донных организмов южных морей. Киев: Наук. думка, 1966. С. 112 130.
- 13. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 248 с.
- Калугина-Гутник А. А., Евстигнеева И. К. Долговременная динамика видового состава и структуры донных фитоценозов Филлофорного поля Зернова // Экология моря. 1993. Вып. 43. С. 90 97.
- Калугина-Гутник А. А., Евстигнеева И .К. Структура ценопопуляции Phyllophora brodiaei Филлофорного поля Зернова в июле – августе 1989 // Экология моря. – 1993. – Вып. 44. – С. 57 – 63.
- Калугина-Гутник А. А., Евстигнеева И. К. Пространственная структура ценопопуляции *Phyllophora nervosa* Филлофорного поля Зернова летом 1989 // Экология моря. 1993. Вып. 44. С. 64 69.
- 17. *Калугина-Гутник А. А., Евстигнеева И. К.* Морфобиологические и продукционные характеристики талломов *Phyllophora nervosa* и *Ph.*

- brodiaei на Филлофорном поле Зернова в 1986 и 1989 годы // Экология моря. 1993. Вып. 44. С. 70-79.
- Концепция сохранения биологического разнообразия Украины. – Постановление Кабинета Министров Украины № 439 от 12 мая 1997 г.
- 19. *Мейер П. Я.* О запасах морских водорослей // Тр. Бот. сада. Москва: Гос. Унив., 1937. **1**. С. 25 32.
- 20. *Мильчакова Н. А.* О новых видах флоры макрофитов Чёрного моря // Экология моря. 2002. Вып. 62. С. 19 24.
- 21. *Мильчакова Н. А.* Систематический состав и распространение зеленых водорослей-макрофитов (Chlorophyceae Wille S.L.) Чёрного моря // Альгология. − 2003. − **13**, №1. − C. 70 − 82.
- 22. *Миничева Г. Г.* Структурно-функциональне особенности формирования сообществ морских бентосных водорослей // Альгология. 1993. 2, №4. С. 3–12.
- 23. *Миничева Г. Г.* Морфофункциональные основы формирования морского фитобентоса: Автореф. дисс... док. биол. наук: 03.00.17, Севастополь, 1998. 32 с.
- 24. *Миничева Г. Г.* Теоретические и практические возможности морфофункционального подхода при исследовании сообществ водорослей // Альгология. 1999. **9**, №2. С. 89 90.
- 25. Миничева Г. Г., Зотов А. Б., Косенко М. Н. Методические рекомендации по определению комплекса морфофункциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности // ГЭФ ПРООН Проект по восстановлению экосистемы Чёрного моря. Одесса, 2003. 32 с.
- 26. *Миничева Г. Г.* Современная морфофункциональная трансформация сообществ макрофитов Филлофорного поля Зернова // Альгология. 2007. 17, №2. С. 171 190.
- 27. Пан-Європейська Стратегія біологічного та ландшафтного різноманіття (Софія, 1995).
- 28. *Постанова* Кабінету Міністрів України «Про концепцію збереження біологічного різноманіття України» (12 травня 1997 року, № 439).
- 29. Садогурский С. Е. К изучению макрофитобентоса заповедных акваторий Каркинитского залива (Чёрное море) // Альгология. -2001. -11, №3. -C.342 359.
- 30. Ткаченко Ф. П., Третьяк И. П., Костылев Э. Ф. Макрофитобентос филлофорного поля Зернова в современных условиях // Альгология. -2008. -18, №4. С. 423-431.
- 31. *Щапова Т. Ф.*Филлофора Чёрного моря // Тр. ИО АН СССР. 1954. **11** С 3 35.
- 32. Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Ed. Petro M.

- Tsarenko, Solomon P. Wasser & Eviator Nevo. Ruggell: A. R. A. Gantner Verlag K.G., 2006. 713 p.
- 33. Feldmann J. Recherches sur la vegetation marine de la Mediterrannee. La cote des Alberes // Rev. algologique. 1938. 10 (1–4).
- 34. *Milchakova N. A.* The macrophytobenthos // Modern condition of a biodiversity of coastal waters
- of Crimea (the Black Sea sector). Sevastopol, 2003. P. 152 208.
- 35. Langmead O., McQuatters-Gollop A. l, Mee L. D. et al. Recovery or decline of the northwestern Black Sea: A societal choice revealed by socioecological modelling // Ecological modeling. 2009. 220. P. 2927 2939.

Поступила 16 марта 2009 г. После доработки 10 сентября 2009 г.

Фітобентос Великого і Малого філофорних полів, як відображення сучасного екологічного стану північно-західної частини Чорного моря. Г. Г. Мінічева, М. М. Косенко, Г. В. Швець. На основі матеріалу, отриманого в міжнародних рейсах НДС «Академік» (2004, 2006), «Посейдон» (2008) в центральну частину північно-західного шельфу і в експедиції НДС «Спруг» в Каркінітську затоку (2008), уточнено сучасний морфофункціональний стан, розподіл і біомаса угруповань фітобентосу Великого філофорного поля (ВФП) (Філлофорне поле Зернова) і Малого філофорного поля (МФП). Стан угруповань філофори використаний як найбільш чугливий індикатор екологічного стану і рівня трофності екосистеми, оскільки зі всіх чорноморських макрофітів види роду Phyllophora мають мінімальні значення коефіцієнтів питомої поверхні. Показано, що при існуючих сезонних флуктуаціях і перевазі на шельфі на даному етапі дрібних нитчастих водоростей, для ВФП намітилася позитивна тенденція відновлення угруповань фітобентосу, яка гальмується процесом вторинної евтрофікації в результаті вимивання з донних відкладів шельфу біогенних речовин. У зв'язку з поліпшенням біогенного стоку річок процес відновлення прибережних угруповань філофори МФП знаходиться на вищій стадії в порівнянні з шельфовими угрупованнями ВФП. В даний час біомаса фітоценозів філофори МФП відновилася до рівня 70-х років минулого століття. Екологічна активність морфофункціонального портрету угруповань філофори ВФП в 5 разів вище в порівнянні з МФП, що свідчить про активніші продукційні процеси, пов'язані з ефектом вторинного евтрофування шельфу. Етап відновлення угруповань філофори МФП випереджає відновлення угруповань філофори ВФП на 20-25 років.

Ключові слова: філофора, нитчасті водорості, морфофункціональні показники, евтрофування

Phytobenthos of the Large and Small Phyllophora Fields as a reflection of the contemporary ecological state of the the northwestern Black Sea. G. Minicheva, M. Kosenko, A. Shvets. The contemporary morphofunctional state, distribution and biomass of phytobenthic communities of the Large Phyllophora Field (LPF) or Zernov's Phyllophora Field and the Small Phyllophora Field (SPF) have been clarified on the basis of material received in international cruises on the research vessels Akademik (2004, 2006), and Poseidon (2008) in the central part of the northwestern Black Sea shelf and on Sprut in Karkinitsky Bay (2008). The state of the Phyllophora communities has been used as the most sensitive indicator of the ecological state and trophic level of ecosystem. Of all of the Black Sea macrophytes Phyllophora shows minimum specific surface coefficients. It has been shown that during the existing fluctuations and prevalence of small filamentous algae on the shelf, a positive tendency has been noted for the LPF in restoring phytobenthic communities which is curbed in the process of secondary eutrophication as a result of leaching of nutrients from the bottom sediments. Due to improvement of the nutrient runoff the restoration process of coastal Phyllophora communities in the SPF occurs at a higher stage in contrast to the shelf communities of the LPF. At present the biomass of Phyllophora phytocoenoses of the SPF has been restored to the level of the 1970s. The ecological activity of the morphofunctional pattern of phyllophora communities in the LPF are 5 fold greater than in the SPF which illustrates the more active production processes causing the secondary eutrophication of the shelf. The restoration stage of Phyllophora communities of the SPF is 20-25 years ahead of that in the LPF.

**Key words**: Phyllophora, filamentous algae, morphofunctional parameters, eutrophication