



УДК 581.9:593.8:582.272(262.5)

Н. А. Мильчакова, канд. биол. наук, с. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

РЕГИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗНООБРАЗИЯ ФЛОРЫ ЧЕРНОМОРСКИХ МАКРОФИТОВ

Выполнена таксономическая ревизия флоры черноморских макрофитов. Показано изменение регионального видового разнообразия флоры зелёных, бурых и красных водорослей, обсуждаются причины и последствия этой трансформации для экосистемы Чёрного моря. В дополнение к опубликованному ранее, приведён список новых для флоры видов красных водорослей, а также видов, считающихся, по мнению автора, вселенцами. Анализируются экологические и биологические факторы, обуславливающие распространение новых видов в бассейне Чёрного моря. Выполнен прогноз смены фитогеографической структуры флоры при гидрологических и климатических изменениях, в том числе глобальных.

Ключевые слова: флора, макрофиты, региональное разнообразие, вселенцы, Чёрное море

Изучение флоры макрофитов Чёрного моря насчитывает более чем столетнюю историю, но наиболее полные монографические работы опубликованы около полувека назад [5, 6, 16]. Интенсификация в последние годы исследований в области морского биоразнообразия, в том числе в Азово-Черноморском бассейне, обусловлена многими причинами, среди которых существенные изменения экологических и климатических факторов, деградация прибрежных экосистем, стремительное распространение вселенцев, активизация природоохранной деятельности и т.д. За прошедшее десятилетие опубликовано большинство региональных сводок, которые включают списки основных групп морских гидробионтов [25 – 27]. Тем не менее, представленные в них чек-листы зелёных, бурых и красных водорослей составлены в основном без учёта современных таксономических ревизий, результаты которых в последних отечественных монографических работах вообще отсутствуют [18, 19]. Это обусловило необходимость создания унифицированных чек-листов морских водорослей не

только для украинского шельфа, но и всего бассейна Чёрного моря [9 – 14]. Такие обобщающие сводки позволяют выполнять сравнительный флористический анализ в изменяющихся экологических условиях не только в бассейне Средиземного моря, но и Атлантического океана, от флоры которого происходит черноморская альгофлора [5, 6], а также характеризовать особенности распространения новых для флоры видов. Известно, что новые виды чаще всего заселяют прибрежную зону [3, 17], где они оказывают воздействие на состав и структуру коренных фитоценозов. В связи с этим изучение её флористического разнообразия, в конечном итоге, направлено на оценку состояния прибрежных экосистем.

Цель настоящего исследования состояла в анализе современного таксономического и регионального разнообразия флоры макрофитов Чёрного моря, изменения её фитогеографической структуры, выявлении новых для флоры видов. В работе использованы оригинальные материалы автора, собранные в 9 научно-исследовательских экспедициях вдоль

украинского и российского побережья Чёрного моря в 1997 – 2004 гг., данные наиболее полных монографических работ, а также все доступные региональные источники [9 – 14].

Результаты и обсуждение. Согласно [9 – 15], современная черноморская флора макрофитов насчитывает 332 вида (табл. 1), из которых 325 относятся к водорослям и 7 – к высшим цветковым растениям.

Табл. 1 Изменение таксономического разнообразия флоры макрофитов Чёрного моря (1975 – 2006)
Table 1 The changes of taxonomical diversity of Black Sea macrophytes (1975 – 2006)

Отдел	По [6]	Количество видов к настоящему времени [9, 11, 13, 14]
Chlorophyta	84	81
Ochrophyta	74	75
Rhodophyta	134	169
Monocotyledones	6	7
Всего	298	332

Из числа последних 5 видов принадлежат к экологической группе морские травы, а

остальные – к сопутствующим им видам [12, 36]. В структуре черноморской альгофлоры, как и в целом Мирового океана, доминируют красные водоросли – 169 видов [13, 14]. Количество зелёных и бурых водорослей отличается незначительно и в два раза меньше, чем красных (табл. 1) [9, 10]. Хотя к настоящему времени в составе черноморской флоры насчитывается 70 новых видов [15], общее количество видов возросло только на 34. Это объясняется доминированием в современных таксономических исследованиях политипической концепции вида, что обычно приводит к снижению видового разнообразия во многих полифилитических родах макроводорослей [9, 12]. Список новых для флоры видов, относящихся к зелёным, бурым и красным церамиевым водорослям, опубликован нами ранее [10]. В настоящей работе (табл. 2) он дополнен 32 видами других порядков красных водорослей.

Табл. 2 Список новых для флоры Чёрного моря видов красных водорослей (без Ceramiales)
Table 2 Checklist of the new red algae in the Black Sea flora (excl. Ceramiales)

Вид	Регион		
	1	2	3
1	2	3	4
<i>Porphyra minor</i> Zanardini			[14, 22, 32]
<i>P. umbilicalis</i> (Linnaeus) Kützinger			[14, 22, 32]
<i>Erythrocladia irregularis</i> Rosenvinge	[25]		
<i>Stylonema cornu-cervi</i> (Reinsch) Hauck [= <i>Goniotrichum cornu-cervi</i> (Reinsch) Hauck]			[12, 32, 20]
<i>Acrochaetium crassipes</i> (Børgesen) Børgesen [= <i>Audouinella crassipes</i> (Børgesen) Børgesen]			[14, 21]
<i>A. kylinii</i> G. Hamel [= <i>Audouinella kylinii</i> G. Hamel, <i>Rhodochorton endophyticum</i> Kylin]			[14, 21]
<i>A. leptonema</i> (Rosenvinge) Børgesen [= <i>Audouinella leptonema</i> (Rosenvinge) Garbary]	[25]		[14, 21]
<i>A. mahumetanum</i> G. Hamel [= <i>Audouinella mahumetanum</i> (G. Hamel) Garbary]	[26]		[14, 21]
<i>A. mediterraneum</i> (Levring) Boudouresque [= <i>Audouinella mediterranea</i> (Levring) Woelkerling]			[14, 19]
<i>A. moniliforme</i> (Rosenvinge) Børgesen [= <i>Audouinella moniliformis</i> (Rosenvinge) Garbary]			[14, 21]
<i>A. rosulatum</i> (Rosenvinge) Papenfuss [= <i>Audouinella rosulata</i> (Rosenvinge) P.S. Dixon]	[25]		[14, 19, 21]

Продолж. табл. 2 – Table 2 – Contd.

1	2	3	4
<i>A. subpinnatum</i> Bornet ex G.Hamel [= <i>Audouinella subpinnata</i> (Bornet ex G.Hamel) Garbary]			[14]
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodward) C. Agardh			[19, 23, 32]
<i>Colaconema codicola</i> (Børgesen) H. Stegenga, J.J. Bolton et R.J. Anderson [= <i>Acrochaetium codicolum</i> Børgesen, <i>Audouinella codicola</i> (Børgesen) Garbary]			[14, 38]
<i>Amphiroa rigida</i> J.V. Lamouroux			[14, 21 – 23, 32]
<i>Jania longifurca</i> Zanardini			[14, 21]
<i>Lithophyllum orbiculatum</i> (Foslie) Foslie [= <i>Pseudolithothamnion orbiculatum</i> (Foslie) Lemoine]			[14, 21, 22]
<i>Peyssonnelia rosa-marina</i> Boudouresque et Denizot			[14, 21, 32]
<i>Gelidiella nigrescens</i> (J. Feldmann) J. Feldmann et G. Hamel			[14, 21, 32]
<i>G. pannosa</i> (J. Feldmann) J. Feldmann et G. Hamel			[14]
<i>G. ramellosa</i> (Kützing) J. Feldmann et G. Hamel			[14, 21, 32]
<i>Gelidium corneum</i> (Hudson) J.V. Lamouroux			[14, 21]
<i>G. pulchellum</i> (Turner) Kützing			[14, 21]
<i>G. pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	[26]		[14]
<i>G. spathulatum</i> (Kützing) Bornet			[14, 21]
<i>Pterocladia melanoidea</i> (Schousboe ex Bornet) Santelices et Hommersand - var. <i>melanoidea</i> [= <i>Gelidium melanoideum</i> Schousboe ex Bornet var. <i>melanoideum</i>]			[14, 21]
<i>Ahnfeltiopsis furcellata</i> (C. Agardh) P.C. Silva et DeCew			[14, 21, 23]
<i>Gracilaria armata</i> (C. Agardh) Greville			[14, 21]
<i>Gelidiocolax christianae</i> J. Feldman et G. Feldman			[14, 21]
<i>Hildenbrandia canariensis</i> Børgese		[25]	
<i>Liagora viscida</i> (Forsskål) C. Agardh			[14, 32]
<i>Chrysiomenia ventricosa</i> (J.V. Lamouroux) J. Agardh [= <i>Dumontia ventricosa</i> J.V. Lamouroux]			[14, 22]
Общее количество видов:	2	4	30

Примечание: 1 – побережье Румынии, 2 – Болгарии, 3 – Турции

Наибольшее флористическое разнообразие характерно для альгофлоры Украины и Турции (табл. 3) (протяжённость береговой линии этих государств более чем вдвое превышает таковую других причерноморских стран). Более всего красных водорослей произрастает у анатолийского побережья (66.4 % общего количества видов), доля зелёных водорослей максимальна у берегов Румынии (31.6 %), бурых –

России и Украины (27.9 и 26.4 % соответственно). Показательно, что доля красных водорослей во флоре Турции значительно выше, чем в средиземноморской и черноморской флорах (58.0 и 50.9 % соответственно). Флористическое богатство водорослей у восточного берега выше, чем у западного (табл. 3), что характерно также для фауны Чёрного моря [4, 27].

Табл. 3 Фиторазнообразии региональных флор макроводорослей
Table 3 Diversity of regional floras of the Black Sea algae

Отдел	Украина	Россия, Грузия	Румыния	Болгария	Турция
Chlorophyta	63/26.0	40/21.9	43/31.6	31/21.1	40/20.7
Ochrophyta	64/26.4	51/27.9	30/22.0	36/24.5	25/12.9
Rhodophyta	115/47.6	92/50.2	63/46.4	80/54.4	128/66.4
Всего	242/100	183/100	136/41.8	147/100	193/100

Примечание: за чертой % общего количества видов в региональных флорах

Среди новых для флоры видов преобладают красные водоросли (47 видов), количество зелёных и бурых в несколько раз меньше (13 и 9 видов соответственно). Хотя более высокое таксономическое разнообразие макрофитов выявлено

вдоль украинских берегов (табл. 3), максимальное количество новых видов зарегистрировано у анатолийского побережья (табл. 2, 4). Здесь на их долю приходится 29.5% общего количества макрофитов (табл. 4).

Отдел	Украина	Румыния	Болгария	Турция
Chlorophyta	3	6	1	10
Ochrophyta	2	1	1	5
Rhodophyta	-	7	5	41
Monocotyledones	-	-	-	1
Всего	5/2.1	14/10.3	7/4.8	57/29.5

Табл. 4 Количество новых видов в региональных флорах Чёрного моря
Table 4 Number of the new alga species in the regional floras of the Black Sea (за чертой - % общего количества видов в региональной альгофлоре)

Обилие новых видов в южной части Чёрного моря выше, чем в других регионах в 8 – 11 раз. Качественный состав новых видов существенно отличается в разных регионах. Наибольшее количество зелёных водорослей, характеризующих в основном эвтрофные воды, обнаружено в прибрежной зоне Турции и Румынии, что, возможно, является следствием локальных экологических условий и значительного антропогенного загрязнения [26, 27]. Своеобразие экологических условий у берегов Румынии вблизи устья Дуная также подтверждается обнаружением здесь 6 новых для флоры видов *Cladophora*, относящихся к эвригалинным и эврибионтным водорослям [1, 5, 6, 12].

Сравнительный анализ таксономического разнообразия новых видов показал, что среди них количество бурых водорослей невелико. Однако, факт увеличения вдвое количе-

ства видов *Sargassum* и *Cystoseira*, произрастающих у берегов Турции и имеющих средиземноморское и индо-тихоокеанское происхождение, является свидетельством продолжающейся медитеранизации Чёрного моря. По-видимому, высказанное ранее предположение [6] об исчезновении из черноморской флоры свыше 100 лет назад видов *Sargassum* можно отнести к ошибочным.

Сопоставление флористического разнообразия новых видов с опубликованным около 30 лет назад общим списком черноморской альгофлоры [6] показало, что наиболее существенным изменением является увеличение почти вдвое количества видов в родах *Cladophora*, *Ulva*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Cystoseira* и *Sargassum*, многие из которых являются ключевыми в прибрежных экосистемах Средиземного моря (табл. 5).

Табл. 5 Изменение количества видов в массовых родах черноморских макроводорослей
Table 5 Changes of species number in the main genera of the Black Sea flora

Род	Чёрное море			Средиземное море [9 – 14, 34]
	До 1975 г. [5, 6]	После 1975 г. [9 – 14]	Всего	
<i>Cladophora</i>	10	9	19/70.4*	27
<i>Ulva</i>	1	2	3/30.0	10
<i>Cystoseira</i>	2	3	5/17.2	29
<i>Sargassum</i>	1?	2	3? /50.0	6
<i>Ceramium</i>	13	4	17/85.0	20
<i>Polysiphonia</i>	13	6	19/45.2	42
<i>Acrochaetium</i>	7	8	15/20.8	72
<i>Gelidium</i>	2	4	6/27.3	22
<i>Gelidiella</i>	1	3	4/44.4	9

* за чертой - % количества видов в Средиземном море

Показательно, что в 2 – 4 раза возросло количество видов красных водорослей *Acrochaetium*, *Gelidiella* и *Gelidium*, зарегистрированных в основном у берегов Турции. К настоящему времени доля видов в родах *Ceramium*, *Cladophora* и *Sargassum* достигла соответственно 85.0, 70.4 и 50 % их количества в Средиземном море (табл. 5). К особенностям ареалов новых видов относится их узколокальная встречаемость, только некоторые из них отмечены более чем в одном регионе [10].

До сих пор остаётся открытым вопрос о времени обнаружения в Чёрном море многих новых видов [10, 15]. Анализ опубликованных данных показал, что новые виды, произрастающие у берегов Турции, Румынии и Украины, включены в региональные чек-листы в последние десятилетия [10, 19, 25, 26, 41]. За этот период в Чёрном море зарегистрированы не только средиземноморские виды, но и мигранты из Каспийского моря. Так, около 40 лет назад бурая водоросль *Ectocarpus caspicus* была описана у берегов Румынии в прибрежном солоновато-водном озере, связанным с морем [30]. Вид сразу был отнесён к эндемикам Каспийского моря, а позже к понто-каспийским реликтам [24, 26]. Другие сведения об обнаружении *E. caspicus* в Чёрном море нуждаются в подтверждении [10]. Примером недавнего вселения может служить распространение у азиатских берегов в районе Синопа представителя морских трав *Cymodocea nodosa* [33], широко распространённого в Средиземном море [33]. У берегов Турции обнаружены также типичные представители тропической и субтропической зон Атлантического и Индийского океанов – красные водоросли *Amphiroa rigida*, *Gelidiella nigrescens*, *G. ramellosa*, *G. pannosa* и *Ahnfeltiopsis furcellata*, которые никогда ранее не встречались в бассейне Чёрного моря. Анализ фитогеографической принадлежности новых видов показал, что большинство из них относятся к теплолюбивым и характеризуют интерзону между бореальной и тропической зонами [10, 15].

Очевидно, что обилие новых видов в альгофлоре Чёрного моря обусловлено многими причинами. К наиболее значимым относятся интенсификация флористических исследований, особенно в южных регионах [19 – 22, 32], существенное изменение экологических условий, а также ограниченный до последнего времени доступ ко многим региональным источникам. Обнаружение в Чёрном море среди макрофитов каспийских и средиземноморских мигрантов подтверждает мнение большинства исследователей о существовании двух разнонаправленных процессов их проникновения в бассейн Чёрного моря – медитерранизации и внедрения представителей каспийской альгофлоры [3, 4, 7, 10, 17, 41].

По нашему мнению [15], среди 70 новых для флоры Чёрного моря видов, 16 относятся к вселенцам (табл. 6). Эти виды широко распространены в бассейне Средиземноморья, в том числе в морях, расположенных в непосредственной близости к Чёрному морю, и крупнейших проливах. Это, по мнению многих исследователей, является важнейшим фактором, способствующим миграции макрофитов [31, 39, 40, 41]. Сравнительный анализ показал, что среди черноморских вселенцев преобладают красные водоросли, доля зелёных и бурых сходна и почти вдвое меньше (рис. 1). Показательно, что красные водоросли доминируют и среди средиземноморских вселенцев, однако их вклад в 3.5 – 4 раза выше, чем представителей других отделов (рис. 1).

Среди вселенцев наиболее высока доля бореально-тропических видов и космополитов (24 и 18 % соответственно). Фитогеографическая структура вселенцев характеризуется преобладанием индо-атлантической, индо-тихоокеанской и бореально-тропической групп, доля которых составляет 50 %, что характерно в целом для всех новых видов макрофитов [10, 15]. Представленные результаты подтверждают сделанный нами ранее вывод о преимущественном распространении в бассейне Чёрного моря теплолюбивых видов [9 – 11, 13, 14].

Табл. 6 Список новых видов-вселенцев во флору макрофитов Чёрного моря [9 – 11, 13, 14] и их распространение в бассейне Средиземного моря
 Table 6 List of the new alien macrophytes in the Black Sea flora [9 – 11, 13, 14] and their distribution in the Mediterranean basin

Отдел, вид	Распространение в Чёрном море	Фитогеографическая группа	Источник	Распространение в Средиземном море [33]
1	2	3	4	5
<i>Cladophora flexuosa</i> (O.F. Müller) Kütz.	Турция	индо-атлантическая	[10, 11, 21]	Венецианский залив, побережье Ливана
<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillw.) Kütz.	Турция; Украина	космополит	[10, 11, 15, 21]	Повсеместно, за исключением побережья Марокко, Сирии, Ливана, Израиля и Египта
<i>Enteromorpha kylinii</i> Bliding	Украина, Румыния; Турция	индо-атлантическая	[10, 11, 21, 27]	У берегов Испании, Туниса, Адриатическое и Мраморное моря
<i>Ulva fasciata</i> Delile	Турция	пантропическая	[10, 11, 21]	Побережье Испании, западной Италии, Греции, Туниса, Ливана, Египта, Алжира, Адриатическое море, море Леванта
<i>Cystoseira corniculata</i> (Wulf.) Zanard.	Турция	индо-тихоокеанская	[9, 10, 21]	Адриатическое море, у берегов Италии, Греции, Турции, Ливана и Туниса
<i>Desmarestia viridis</i> O.F. Müll.	Украина, Болгария, Румыния	субарктическая атлантическая	[10, 19, 40, 41]	У побережья Франции
<i>Ectocarpus caspicus</i> Henckel	Румыния, Украина	каспийский эндемик	[10, 24, 26]	-
<i>Sargassum hornschuchii</i> C. Ag.	Турция	средиземноморская	[10, 21]	Побережье Испании, Франции, западной Италии, Греции, Турции, Египта, Алжира, Марокко, Адриатическое море и море Леванта
<i>Amphiroa rigida</i> J.V. Lamouroux	Турция	космополит	[14, 21 – 23, 32]	У берегов Испании, Франции, Италии, Мальты, Греции, Турции, Алжира, Марокко, Адриатическое море, море Леванта
<i>Ahnfeltiopsis furcellata</i> (C. Agardh) P.C. Silva & De Cew	Турция	бореально-тропическая	[14, 23]	-

Продолж. табл. 6 (Table 6 – Contd.)

1	2	3	4	5
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodward) C. Agardh	Турция	бореально-атлантическая	[14, 23, 32]	Побережье Испании, Франции, западной и южной Италии, Туниса, Мальты, Греции, Адриатическое море
<i>Chrysymenia ventricosa</i> (J.V. Lamouroux) J. Agardh.	Турция	атлантико-тропическая	[14, 22]	У берегов Испании, Корсики, Италии, Греции, Египта и Туниса, Адриатическое море
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	Турция	космополит	[14, 21]	Побережье Испании, Франции, Италии, Мальты, Туниса, Египта и Греции
<i>Laurencia caspica</i> Zinova et Zaberzh.	Румыния,	эндемик Каспийского моря	[10]	-
<i>Pterocladia melanoidea</i> (Schousboe ex Bornet) Santelices et Hommersand	Турция	бореально-тропическая атлантическая	[14, 21]	Адриатическое море, у берегов Франции,
<i>Cymodocea nodosa</i> (Ucria) Ascherson	Турция	индо-тихоокеанская	[33, 38]	Адриатическое и Эгейское моря, побережье Испании, Франции, Корсики и Сицилии

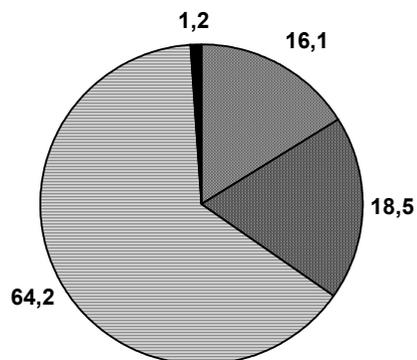
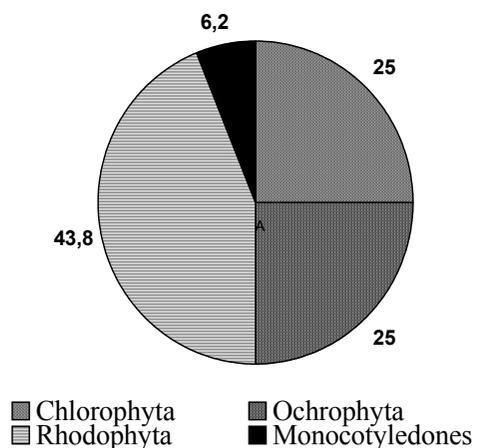


Рис. 1 Таксономическое разнообразие видов-вселенцев Чёрного (А) и Средиземного морей (Б) [31]

Fig.1 Taxonomical diversity alien species of the Black Sea (A) and Mediterranean (B) [31]

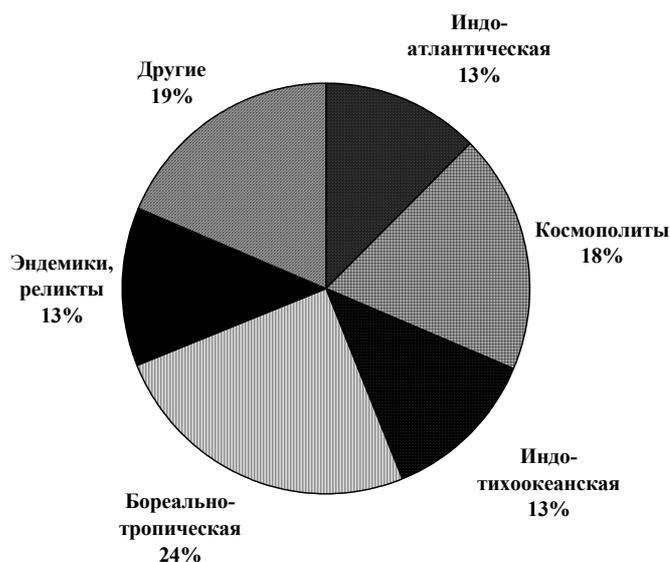


Рис. 2 Распределение черноморских видов-вселенцев по фитогеографическим группам
Fig. 2 Phytogeographical groups of alien species of the Black Sea macrophytes

К гидрологическим особенностям Чёрного моря, способствующим распространению здесь новых видов, относятся, прежде всего, колебания температуры и солёности поверхностных и глубинных вод, а также объёмов вод, поступающих из Азовского и Средиземного морей [41]. Так, в прибрежных акваториях кавказского и анатолийского побережья среднегодовая температура воды составляет 15°C, что значительно выше, чем в северо-западной части моря, а колебания солёности в разных районах моря достигают 12.6 ‰. Это свидетельствует о наличии, прежде всего, гидрологических условий для проникновения в Чёрное море мигрантов, как из Каспийского, так и Средиземного морей. Ранее высказывалось предположение, что наиболее вероятными источниками новых видов могут быть глубоководные банки Эгейского и Средиземного морей, гидрологические условия (исключая солёность) которых сходны с таковыми шельфа Турции и южного берега Крыма [7]. Если предположить, что проникновение в Чёрное море новых видов происходит с западной, наиболее мощной, и восточной ветвями босфорского течения, взаимодействующих с вдольбереговыми региональными течениями [9 – 11, 13, 14], то значительное число находок следо-

вало бы ожидать также у берегов Болгарии. Однако здесь обнаружено только 7 новых видов, что, вероятно, объясняется почти полным отсутствием флористических исследований в этом регионе в последние годы [25]. На проникновение и расселение новых видов макрофитов в бассейне Чёрного моря влияют также эвтрофикация, интенсификация транспортных потоков, развитие аквакультуры, особенно в южных регионах моря, глобальные климатические изменения, в частности потепление, а также чрезмерная эксплуатация природных популяций гидробионтов [1, 3, 10, 15, 37, 41].

Перечисленные выше факторы являются определяющими при распространении вселенцев и в других районах Мирового океана, включая бассейн Средиземного моря [2, 31, 41]. В Чёрном море к негативным факторам воздействия на прибрежные экосистемы можно отнести зачастую неконтролируемый рыбный промысел, который ведётся с использованием орудий и методов лова, разрушающих донные фитоценозы и среду их обитания [1, 12]. При этом нарушаются не только и структура и устойчивость сообществ макрофитов как ключевого продукционного звена, но и всей экосистемы в целом, что также способствует инвазии чужеродных видов.

Изменение среды обитания приводит к вспышкам развития макрофитов, нетипичных для коренных черноморских фитоценозов, что регистрируется в последние годы на шельфе Крыма и Кавказа. Так, обильное развитие кладофоры в нехарактерной для неё глубоководной зоне у берегов Крыма и в северо-западной части моря, привело к срыву рыбного промысла весной 2004 г. и регистрируется до сих пор на многих участках шельфа [1]. В северо-восточной части моря, где в ряде районов наблюдается восстановление донных фитоценозов [8, 12], отмечены, тем не менее, вспышки "цветения" одно- и многолетних водорослей, которые в структуре донных фитоценозов играли ранее второстепенную роль [8].

Данные о влиянии новых видов и вселенцев на черноморскую флору и донную растительность отсутствуют, однако такие сведения в последние годы опубликованы для многих районов Средиземного моря [29, 39, 41]. Известно, что распространение в нём *Caulerpa taxifolia*, *C. racemosa* и *Sargassum muticum* привело к существенной деградации коренных

фитоценозов, вызвало снижение их таксономического и структурного разнообразия, изменение прибрежных экосистем и береговой зоны из-за выноса и гниения десятков тонн растительной массы на песчаные пляжи [29, 31, 39]. При этом скорость распространения указанных вселенцев высока и не зависит от биотопа, даже на каменистых субстратах, на которых они практически не произрастают, их суммарное проективное покрытие уже через год достигает 50 % [39].

Если экологические факторы, способствующие инвазии макрофитов, в основном известны, то биологические до сих пор почти не изучены. По-видимому, разнообразные стратегии жизненного цикла макроводорослей, их морфоструктурные особенности, способность к фрагментации талломов, выделение веществ, препятствующих выеданию [28, 35], становятся в ряде случаев весомыми факторами, способствующими интенсивной инвазии видов в Чёрное море. Исследование этих факторов является актуальнейшей альгологической задачей.

1. Болтачев А. Р. Мильчакова Н. А. О причинах и возможных последствиях вспышки обилия зелёной водоросли кладофоры (*Cladophora sericea*) на шельфе юго-западного Крыма весной 2004 г. // Рыбное хозяйство Украины . – 2004. – 5. – С. 4–7.
2. Виды-вселенцы в европейских морях России // Сб. науч. работ. - Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. – 314 с.
3. Виноградов К. А. Некоторые теоретические и практические аспекты биологии прибрежной зоны моря // Гидробиол. журн. – 1972. – 8, №6. – С. 65–73.
4. Заика В. Е. Морское биологическое разнообразие Чёрного моря и Восточного Средиземноморья // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 59–62.
5. Зинова А. Д. Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Л.: Наука, 1967. – 400 с.
6. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.
7. Калугина-Гутник А. А. Сравнительная характеристика флоры и растительности некоторых ба-
- нок восточной и центральной части Средиземного моря // Тез. докл. VII съезда ВБО. – Донецк, 1983. – С. 84–85.
8. Максимова О. В., Лучина Н. П. Современное состояние макрофитобентоса у побережья северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря – М.: Наука, 2002. – С. 297–308.
9. Мильчакова Н. А. Бурые водоросли Чёрного моря: систематический состав и распространение // Альгология. – 2002. – 12, №3. – С. 324–337.
10. Мильчакова Н. А. О новых видах флоры макрофитов Чёрного моря // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 19–24.
11. Мильчакова Н. А. Зелёные водоросли-макрофиты (*Chlorophyceae* Wille s.l.) Чёрного моря: систематический состав и распространение // Альгология. – 2003. – 13, №1. – С. 70 – 82.
12. Мильчакова Н. А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской. –

- Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2003. – С. 152 – 208.
13. Мильчакова Н. А. Красные водоросли-макрофиты (Rhodophyceae Rabenh.) Чёрного моря: 1. CERAMIALES Oltm., систематический состав и распространение // Альгология. – 2004. – **14**, №1. – С. 73 – 85.
 14. Мильчакова Н. А., Айзель В., Эрдуган Х. Красные водоросли (Rhodophyceae Rabenh.) Чёрного моря: систематический состав и распространение (без пор. Ceramiales) // Альгология. – 2006. – **16**, №2. – С. 227-245.
 15. Мильчакова Н. А. Фиторазнообразии черноморских макрофитов: современное состояние и динамика изменений // Проблемы океанографической океанографии XXI века: тез. докл. междунауч. конф. посвящ. 135-летию ИнБИОМ (19-21 сентября 2006 г., Севастополь). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – С.72.
 16. Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Чёрном море // Труды Севастоп. биол. ст. – 1959. – **11**. – С. 3-28.
 17. Пузанов И. И. Медитерранизация фауны Чёрного моря и перспективы ее усиления // Зоол. журн. – 1967. – **46**, вып. 9. – С. 1287 – 1296.
 18. Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С. П. Вассера, П. М. Царенко // Альгология. – 2000. – **10**, №4. – С. 1 – 309.
 19. Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой и др. - К.: Наук. Думка, 2006. – 703 с.
 20. Aysel V., Dural B., Gönüz A., Okudan E. Ş. Kırklareli (Karadeniz, Trakya, Türkiye) Deniz Florazi //XIV Ulusal Bioloji Kongresi, 7-10 Eylül, 1998, Samsun, Cilt II. – 1998. - P. 333-342 (in Turkish).
 21. Aysel V., Erduğan H. Check-list of Black Sea seaweeds, Turkey (1823-1994) // Tr. J. Botany. – 1995. – **19**. – P. 545–554.
 22. Aysel V., Erduğan H., Sukatar A., Güner H., Ozturk M. Marine algae of Bartın (Black Sea, Turkey) // Tr. J. of Botany. – 1996. – **20**. – P. 251 – 258 (in Turkish).
 23. Aysel V., Senkardesler A., Aysel F. Marine Flora of Ordu (Black Sea, Turkey). SBT 2000 – Reports. – 2000. – P. 61 – 69 (in Turkish).
 24. Bavaru A. Endemiques et reliques pontocaspéennes de la flore algale du littoral roumain de la mer Noire // Journées Etud. System. et Biogeogr. Medit., CIESM, Cagliari. – 1980. – P. 93 – 94.
 25. Black Sea Biological Diversity. Bulgaria / Comp. Konsulov A. // Black Sea Environmental Series. - New York: United Nations Publications, 1998. – **5**. – 131 p.
 26. Black Sea Biological Diversity. Romania / Comp. by A. Petrana // Black Sea Environmental Series. - New York: United Nations Publications, 1997. – **4**. – 245 p.
 27. Black Sea Biological Diversity. Ukraine / Comp. Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G. // Black Sea Environmental Series. - New York: United Nations Publications, 1998. – **7**. – P. 1 – 351.
 28. Bolser R. C., Hay M. E. Are tropical plants better defended? Palatability and defenses of temperate vs. tropical seaweeds // Ecology. – 1996. – **77**, N8. – P. 2269 – 2286.
 29. Ceccherelli G., Cinelli F. Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay // J. Exper. Mar. Biol. Ecol. – 1997. – **217**. – P. 165 – 177.
 30. Celan M., Bavaru A. O formă curiosă de *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye // St. Cerc. Biol., Ser. Bot. – 1967. – **19**, №3. – P. 215 – 219.
 31. Cormaci M., Furnari G., Giaccone G., Serio D. Alien macrophytes in the Mediterranean Sea: a review // Recent Res. Devel. Environ. Biol. – 2004. – **1**. – P. 153-202.
 32. Erduğan H., Aysel V., Güner H. Rize-Sarp Arasi Deniz Algleri, Karadeniz, Türkiye // Tr. J. of Botany. – 1996. – **20**. – P. 103 – 108 (in Turkish).
 33. Gönügür Demirci G., Erso M., Karakan İ. Seagrass distribution in coast of Sinop (Middle Black Sea) // Turk. Bot. J., 2006 (in press).
 34. Guiry M. D., Dhooncha E. N. AlgaeBase World Wide Web electronic publication (algaebase.org, May, 2006).
 35. Hay M. E., Kappel Q. E., Fenical W. Synergisms in plant defenses against herbivores: interactions of chemistry, calcification and plant quality // Ecology. – 1994. – **75**, N6. - P. 1714 – 1726.
 36. Milchakova N. A. Seagrasses of the Black, Azov, Caspian and Aral Seas // World Atlas of Seagrasses. – Berkeley: Univ. of California Press, 2003. – P. 59 – 64.
 37. Ösoy E. Sensitivity to global change in temperate Euro-Asian Seas (the Mediterranean, Black Sea and Caspian Sea) // The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems. – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1999. – P. 281 – 300.
 38. Öztürk M. Akliman ve Hamsaroz Körfezi Üst-İnfralittoralinde Yer Alan Bitkisel Organizmalar Üzerine Bir Araştırma //TUBITAK IX. Ulusal Biyoloji Kongresi, 21-23 Eylül Cilt: 3, Sayfa. - 1988. – P. 329 – 342 (in Turkish).
 39. Piazzì L., Cinelli F. Evaluation of benthic macroalgal invasion in a harbour area of the western Mediterranean Sea // Europ. J. Phycology. – 2003. – **38**, N3. – P. 223 – 231.

40. Sava D., Bologa A. S. Macrophytobenthos evolution under of present environmental quality of Romanian Black Sea coastal waters as to earlier decades // Commission on the protection of the Black Sea against pollution: 1st Biennu. Sci. Conf. Black Sea Ecos., 8-10 May, 2006, Turkey. – Istanbul, 2006. – P. 56 – 57.
41. Zaitsev Yu., Öztürk B. (Eds.). Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. – Publ. by Turkish Marine Research Foundation. – Istanbul, 2001. – 267 p.

*Поступила 05 октября 2006 г.
После доработки 03 января 2007 г.*

Регіональні аспекти різноманіття флорі чорноморських макрофітів. Н. П. Мільчакова. Відображені результати таксономічної ревізії флорі чорноморських макрофітів, зроблених автором за останні роки (2002-2006 гг). Вказано на зміну різноманіття зелених, бурих і червоних водоростей, віддзеркалюються причини та слідства вказаної трансформації для екосистеми Чорного моря. Обговорюються аспекти регіонального різноманіття макрофітів, надано аналізу нових видів для флори, які відносяться до далеких та близьких вселенців. Вказано на екологічні та біологічні фактори, які умовляють розповсюдження нових видів, здійснене прогнозу зміни фітогеографічної структури флори макрофітів в умовах глобальних кліматичних перемін.

Ключові слова: флора, макрофіти, різноманіття, регіон, вселенці, Чорне море

Regional aspects of biodiversity of the Black Sea macrophytes. N. A. Milchakova. Based on the analysis of modern literary, archival and original data, changes in the diversity of the macrophytes flora of the Black Sea are described. Results are represented data from 2002 to 2006. The distribution of macrophytes has been characterized by 5 regions. Changes of diversity of green, brown and red seaweed have been shown, the reasons and consequences of this transformation for the Black Sea ecosystem are discussed. The analysis of new and alien species is resulted. The ecological and biological factors causing their distribution are described, the forecast of change of phytogeographical structure of flora in conditions of global climatic changes, eutrophication is executed.

Keywords: flora, macrophytes, regional diversity, alien species, Black Sea