

УДК 582.275.39(262.5)

Г.Г. МИНИЧЕВА

Одесский филиал Ин-та биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины,
65011 Одесса, ул. Пушкинская, 37, Украина
minicheva@paco.net; minicheva@eurocom.od.ua

СОВРЕМЕННАЯ MORFOFУНКЦИОНАЛЬНАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОФИТОВ ФИЛЛОФОРНОГО ПОЛЯ ЗЕРНОВА

Рассматривается современная морфофункциональная организация сообществ макрофитов филофорного поля Зернова по результатам двух международных рейсов 2004 и 2006 гг. Показано, что сообщества филофоры замещаются тонко разветвленными нитчатыми водорослями (*Polysiphonia sanguinea* (Ag.) Zanard., *Feldmannia irregularis* (Kütz.) Hamel., *Desmarestia viridis* (Ag.) Zanard.), экологическая активность которых по показателям удельной поверхности в 10-40 раз выше, чем у филофоры. Сравнительный анализ этапов морфофункциональной перестройки прибрежного фитобентоса Дунайско-Днепровского междуречья и глубоководных сообществ шельфа под влиянием эвтрофирования показал, что в настоящее время сообщества филофоры претерпевают аналогичные перестройки, которые происходили с сообществами прибрежной хлорофиты в 70-80-х гг. прошлого столетия.

Ключевые слова: макрофиты, морфофункциональные показатели, филофорное поле Зернова.

Введение

Северо-западный шельф представляет собой уникальный участок черноморской экосистемы, на котором создаются особые условия для интенсивного развития гидробионтов. Обширная платформа (более 20 000 км²) с небольшой глубиной (30-60 м); наличие твердого субстрата, минимальный перепад температур (6-10 °С) – эффект ловушки органического вещества, которое поступает со стоком трех крупных рек – Дуная, Днестра и Днепра – и осаждается в бентали. Это те основные причины, благодаря которым северо-западный шельф стал местом особо крупных скоплений красных водорослей рода *Phyllophora* Grev. Эти скопления были обнаружены в апреле 1909 г. акад. С.А. Зерновым, благодаря которому получили название филофорного поля Зернова (ФПЗ). Первоначально площадь скоплений филофоры оценивали приблизительно; многие авторы до середины XX ст. указывали величину 10000 км² (Воронихин, 1909; Зернов, 1909; Мейер, 1937). Наиболее точное определение площади ФПЗ было выполнено в 1951-1952 гг. – 14 850 км² (Щапова, 1954) и в 1964 – 10 925 км² (Калугина, Лачко, 1966). В тот период средние значения биомассы макрофитов составляли 1,5-2,0 кг·м⁻², а максимальные превышали 10 кг·м⁻². Общий запас филофоры более чем 10 млн т.

Наиболее значимое антропогенное влияние на биоценозы ФПЗ оказала интенсивная эвтрофикация, которая в 70-е годы прошлого века на несколько десятилетий охватила северо-западный шельф, изменила скорость продукционных процессов, радикально преобразовала структурно-функциональную организацию сообществ (Зайцев и др., 2006).

© Г.Г. Миничева, 2007

В этот период резко сократились показатели развития филофоры и к концу 70-х годов запас ее уменьшился до 1,4 млн т (Каминер, 1981). В конце 80-х годов средняя биомасса филофоры составляла уже несколько сот грамм на квадратный метр дна, а общий запас сократился до 0,3 млн т (Строгонов, Гордеева, 2000). Основной причиной угнетения макрофитов на ФПЗ стало значительное сокращение прозрачности водной толщи над северо-западным шельфом (Беляев, 1993) в результате изменения физико-биологических параметров морской среды из-за повышения концентрации взвешенных веществ и цветения фитопланктона.

Большое скопление биомассы на шельфе вызвало практический интерес. Филофору стали использовать в качестве сырья для получения веществ группы студнеобразователей. В 50-60-е гг. ежегодный объем добычи филофоры составлял в среднем 12-15 тыс. т. В 70-90-х гг., в период трансформации экосистемы под влиянием эвтрофикации, объем добычи водорослей сократился до 4-5 тыс. т в год. В 1997 г. из-за нерентабельности, связанной с сокращением количества и ухудшением качества сырья, промышленное изъятие водорослей на ФПЗ было прекращено. Различный объем добычи филофоры, который в период до эвтрофирования составлял всего несколько десятых процента, а после 70-х годов немного больше одного процента общих запасов филофоры, может свидетельствовать о том, что основной причиной трансформации донных фитоценозов северо-западного шельфа стало изменение экологических условий.

Расположение ФПЗ в украинском секторе черноморского шельфа делает его национальным достоянием, которое является не только объектом ценного природного ресурса, но и элементом, стабилизирующим экологические процессы в территориальных водах. В соответствии с Общегосударственной программой формирования экологической сети Украины на 2000-2015 гг., планируется создание Национального природного парка на 100 тыс. га ФПЗ (ЗУ № 1989-III, 21.09.00). Однако на сегодняшний день недостаточно данных о современном состоянии биоценозов ФПЗ. После прекращения промысла филофоры отраслевые научные организации потеряли интерес к определению запасов и распределению макрофитов ФПЗ. Последняя подробная информация, описывающая видовую динамику альгоценозов, структуру ценопопуляций, морфобиологические и продукционные характеристики доминирующих видов фитоценозов, была получена в рейсах НИС «Ковалевский» в 1986 и 1989 гг. (Калугина-Гутник, Евстегнеева, а-г).

В результате участия украинских ученых в международных рейсах на болгарском НИС «Академик» (2004 и 2006 гг.) получены данные о современном состоянии биоценозов ФПЗ. На основании этих данных нельзя достаточно точно определить современные границы или получить полную картину количественного распределения фитоценозов по всей площади. Полученные данные следует рассматривать в качестве диагностической оценки и попытки определить современную стадию трансформации сообществ макрофитов ФПЗ в связи с тенденцией экологических процессов в северо-западной части Черного моря.

Целью данной работы является оценка современной морфофункциональной организации сообществ макрофитов ФПЗ, определение этапа трансформации фитоценозов и сравнение его с результатом перестройки прибрежного фитобентоса северо-западной части Черного моря под влиянием эвтрофирования.

Материалы и методы

В данной работе использовали эмпирический материал двух международных рейсов НИС «Академик» в рамках проекта черноморской экологической программы «Восстановление экосистемы Черного моря», проведенных в период: 29.09-13.10.2004 г. и 25.07-04.08.2006 г.

В рейсе 2004 г. получены качественные пробы макрофитов из драги с пяти станций, расположенных в районе ФПЗ (табл. 1). Было определено пространственное распределение видового состава и на основании 700 измерений морфологически зависимых параметров рассчитаны показатели удельной поверхности макрофитов.

В рейсе 2006 г. макрофиты были обнаружены на 15 станциях, расположенных в известных границах ФПЗ (рис. 1). Визуальные наблюдения за распределением макрофитов проводили с помощью заборной видеокамеры. С экрана компьютера определяли общее покрытие дна макрофитами, структуру фитоценозов, а также процентное соотношение доминирующих видов. Протяженность пути наблюдения за донной растительностью составила 4,5 км, т.е. 100 га поверхности дна. Для определения видового состава водорослей, размерной структуры популяций и морфологических параметров видов использовали пробы, полученные с помощью драги размером 250x50 см (9 проб). Биомассу рассчитывали на основании количественных проб из дночерпателя Van Veen размером 0,1 м² (22 пробы).

С помощью автоматизированной океанологической системы STD проводили измерение комплекса абиотических факторов, включая температуру, соленость, флюоресценцию, кислород, соединения азота и фосфора (NO₂, NO₃, NH₄, PO₄). Прозрачность измеряли с помощью диска Секки.

Для идентификации видового состава макроводорослей использовали «Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей» (Зинова, 1967). В систематике водорослей отделов *Phaeophyta* и *Rhodophyta* придерживались новой номенклатуры, принятой для водорослей Украины (Tsarenko et al., 2006), для отдела *Chlorophyta* класс *Chlorophyceae* Wille S.L. – руководствовались чек-листом зеленых водорослей-макрофитов Черного моря (Милячакова, 2003).

При количественном описании этапа трансформации структурно-функциональной организации фитоценозов ФПЗ использовали комплекс морфофункциональных показателей (Миничева, 1996, 1998). Удельную поверхность макрофитов (S/W) оценивали на основе методов расчета морфофункциональных параметров водной растительности (Миничева и др., 2003). Для определения S/W макрофитов было измерено 1400 морфозависимых параметров пластинчатых и цилиндрических структур талломов. Чтобы определить размерную структуру популяции двух видов филлофоры было измерено 320 талломов.

Таблица 1. Координаты станций, выполненные в рейсах НИС «Академик» (29.09-13.10.2004; 25.07-04.08.2006) в районе ФПЗ

Станция	Координаты		Глубина, м
	Северная широта	Западная долгота	
DN 49	45°58,71	30°33,15	15
DN 46	45°25,99	31°04,62	45
DN 47	45°34,07	30°56,84	35
DN 48	45°44,26	30°31,64	25
DN 56	45°47,77	31°00,47	25
B1	45°27'00	31°00'00	15
B2	45°30'45	30°54'52	45
B3	45°34'37	30°49'69	35
B4	45°39'67	30°44'02	25
B5	45°44'23	30°37'68	25
B6	45°23'21	31°04'83	44
B7	45°17'50	31°10'80	38
M1	45°46'77	31°30'47	38
D2	45°58'71	30°33'15	36
D3	45°54'58	30°36'45	28
D4	45°51'02	30°39'43	44
D5	45°47'49	30°46'64	51
D6	45°44'06	30°57'82	30
D7	45°29'10	30°22'23	16
C5	45°47'20	31°06'06	19

Результаты и обсуждение

Видовой состав

В двух рейсах НИС «Академик» в районе ФПЗ обнаружено 16 видов макрофитов, из которых 10 видов встречены в пробах 2004 г. и 11 видов – в пробах 2006 г. Данное количество видов соответствует уровню 80-х гг. и в 2 раза ниже количества видов, обнаруженных в 60-х гг. (табл. 2). В настоящее время, по сравнению с серединой 60-х гг., практически не произошло изменений в разнообразии видов отдела *Chlorophyta*. Максимально, почти в 4 раза, сократилось количество видов из отдела *Phaeophyta* и в 2,5 раза – из отдела *Rhodophyta*. В настоящее время наиболее высокое видовое разнообразие характерно для красных водорослей. Род *Phyllophora* представлен двумя видами – *Ph. truncata* (synonym: *Ph. brodiaei*) и *Ph. crispa* (synonym: *Ph. nervosa*). Род *Polysiphonia* представлен видами *P. sanguinea* и *P. elongata*.

В 2004 и 2006 гг. в составе сообществ макрофитов ФПЗ было отмечено четыре вида, новых для этого района: *Rhizoclonium tortuosum*, *Callithamnion corymbosum*, *Desmarestia viridis*, *Polysiphonia sanguinea*, из которых последние два получили широкое распространение в сообществах ФПЗ. Арктобореальный вселе-

нец в Черное море – *D. viridis* и южнобереальный вид *P. sanguinea* с начала 90-х гг. стали массовыми также в прибрежной зоне северо-западной части (Миничева, Еременко, 1992). В качестве массового вида в северо-восточной части ФПЗ в 2006 г. отмечен *Feldmannia irregularis* (синоним: *Ectocarpus arabicus* Fig. et De Not.). А.А. Калугина-Гутник с соавт. для ФПЗ рассматривает их как отдельные виды (Калугина-Гутник, Лачко, 1966; Калугина-Гутник, Евстегнеева, 1993а). Мы также придерживаемся мнения, что обнаруженный нами вид по морфологическим характеристикам, размерам и форме многоклеточных спорангиев идентифицируется как наиболее мелкий вид рода *Ectocarpus* (Зинова, 1967) (рис. 2). Но поскольку этот вопрос не является предметом данной статьи, чтобы не нарушать стандартов новой номенклатуры далее по тексту будем использовать название данного вида как *F. irregularis*.

Пространственное распределение

Сравнительный анализ встречаемости видов рода *Phyllophora* на станциях рейса 2006 г. с литературными данными (Зернов, 1909; Щапова, 1954; Калугина, Лачко, 1966; Каминер, 1981) позволил зафиксировать продвижение северной границы распространения филлофоры в сторону берега до глубины 15 м (см. рис. 1).

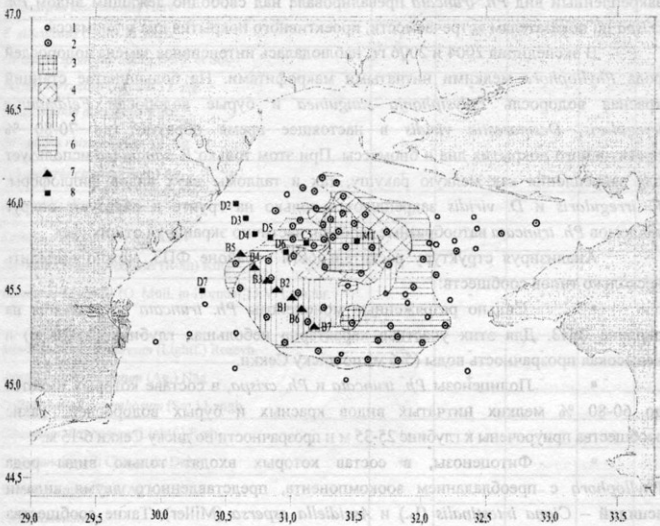


Рис. 1. Количественное распределение *Phyllophora* на ФПЗ: 1 – станции С.А. Зернова экспедиции 1908-1911 гг.; 2 – станции экспедиции Ин-та океанологии 1951-1952 гг.; 3 – площади с биомассой 1-2 кг м⁻²; 4 – 0,5-1; 5 – 0,1-0,5; 6 – 0,001-0,005 кг м⁻² (Щапова, 1954); 7, 8 – станции двух разрезом рейса НИС «Академики», 2006 г.

Район станций D2, D3, D4, D,7 на которых было зафиксировано наличие филофоры, с трудом можно отнести к понятию «поля», т.к. на этих участках плотность *Ph. truncata* составляла несколько талломов на 10-100 м² дна. Тем не менее, впервые за период с начала прошлого века в январе-марте 2006-2007 гг. *Ph. truncata* неоднократно была обнаружена в штормовых выбросах на участке побережья протяженностью более 60 км от района Днестровского лимана (пгт. Затока) до мыса Б. Фонтан (г. Одесса).

Район разреза «В» в середине прошлого века, по данным съемки 1951-1952 гг., отличался максимальным (от 20 до 100 %) покрытием дна филофорой с преобладанием участков, на которых это покрытие достигало 50-70 % (Щапова, 1954). В настоящее время данный показатель дна на станциях этого района не превышает 15-30 %.

Структура сообществ

На всех станциях района исследования постоянным компонентом растительных сообществ были виды рода *Phyllophora*. Практически повсеместно закрепленный вид *Ph. truncata* превалировала над свободно лежащим видом *Ph. crispa* по показателям встречаемости, проективного покрытия дна и биомассы.

В экспедиция 2004 и 2006 гг. наблюдалась интенсивная замена водорослей рода *Phyllophora* мелкими нитчатыми макрофитами. На большинстве станций красная водоросль *Polysiphonia sanguinea* и бурые водоросли *Feldmannia irregularis*, *Desmarestia viridis* в настоящее время образуют до 70-80 % проективного покрытия дна и биомассы. При этом только *P. sanguinea* использует для закрепления как мелкую ракушу, так и талломы двух видов филофоры. *F. irregularis* и *D. viridis* закрепляются только на грунте и образуют вокруг талломов *Ph. truncata* ватообразные заросли, частично экранируя от них свет.

Анализируя структуру растительности в районе ФПЗ, можно выделить несколько типов сообществ:

- Сильно разряженные моноценозы *Ph. truncata* встречаются на окраине ФПЗ. Для этих участков характерна небольшая глубина (15-20 м) и невысокая прозрачность воды (5-6 м) по диску Секки.

- Полиценозы *Ph. truncata* и *Ph. crispa*, в составе которых имеется до 60-80 % мелких нитчатых видов красных и бурых водорослей. Такие сообщества приурочены к глубине 25-35 м и прозрачности по диску Секки 6-15 м.

- Фитоценозы, в состав которых входят только виды рода *Phyllophora* с преобладанием зоокомпонента, представленного двумя видами асцидий – *Ciona intestinalis* (L.) и *Asciodiella aspersa* (Miller). Такие сообщества находятся на глубине более 40 м при прозрачности около 20 м по диску Секки.

Изменение роли трех доминантных видов на станциях разреза «В» показывает, как последовательно, по мере уменьшения глубины и продвижения к берегу, сообщество двух видов филофоры замещается *P. sanguinea*.

Начиная с глубины 35 м полисифония занимает доминирующее положение и к глубине 25 м практически полностью вытесняет филофору (рис. 3).

Таблица 2. Изменения видового состава водорослей филлофорного поля Зернова

Таксон	1964*	1986*	1989*	2004	2006
1	2	3	4	5	6
CHLOROPHYTA					
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) C. Ag.	+	+	-	-	+
<i>Chaetomorpha mediterranea</i> (Kütz.) Kütz.	-	-	+	-	-
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz.	+	+	-	+	-
<i>C. liniformis</i> Kütz.	-	+	-	-	+
<i>Enteromorpha compressa</i> (L.) Nees	+	-	-	-	-
<i>Rhizoclonium tortuosum</i> (Dillw.) Kütz.	-	-	-	+	-
PHAEOPHYTA					
<i>Cladostephus spongiosus</i> f. <i>verticillatus</i> Lightf.	+	+	+	-	-
<i>Cystoseira barbata</i> (Good. et Wood.) C. Ag.	+	+	-	-	-
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kütz.) Hamel.	+	+	-	-	+
<i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harv.	+	-	-	-	-
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.	+	-	-	-	-
<i>Giraudya sphaclarioides</i> Derb. et Sol.	+	-	-	-	-
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Aresch.) J. Ag.	+	-	-	-	-
<i>Stictosiphon adriaticus</i> Kütz.	+	-	-	-	-
<i>Stilophora rhizodes</i> (Ehr.) J. Ag.	+	-	-	-	-
<i>Sphaclaria cirrosa</i> (Roth) Ag.	+	-	-	-	+
<i>S. saxatilis</i> (Kuck.) Sauv.	+	+	-	-	-
<i>Striaria attenuata</i> (C. Ag.) Grev.	+	+	-	-	-
<i>Spermatochmus paradoxus</i> (Roth) Kütz.	+	-	-	-	-
<i>Desmarestia viridis</i> (O. Müll. in Hornem.) J.V. Lamour.	-	-	-	-	+
RHODOPHYTA					
<i>Rhodochorton purpureum</i> (Lightf.) Rosevn.	+	-	-	-	-
<i>Antithamnion cruciatum</i> (Ag.) Näg.	+	+	-	-	-
<i>Callithamnion corymbosum</i> (Sm.) Lyngb.	-	-	-	-	+
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightf.) Roth	+	+	+	+	-
<i>C. deslonchampii</i> Chauv. ex Duby	+	-	-	-	+
<i>Dasyopsis apiculata</i> (Ag.) A. Zin.	+	-	-	-	-
<i>Lithothamnion</i> sp.	+	-	-	+	-
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Turn.) Gail.	+	-	-	-	-
<i>Lophosiphonia obscura</i> (Ag.) Falkenb.	+	+	+	-	-
<i>Pneophyllum fragile</i> Kütz.	+	-	-	+	+
<i>Peyssonnela rubra</i> (Grev.) J. Ag.	+	-	-	+	-
<i>Phyllophora truncata</i> (Pall.) Zinova	+	+	+	+	+

окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6
<i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S. Dixon	+	+	+	+	+
<i>Ph. pseudoceranoides</i> (S.G. Gmel.) Newr., Tayl.	+	+	+	-	-
<i>Polysiphonia denudata</i> (Dillw.) Kütz.	+	+	-	-	-
<i>P. elongata</i> (Huds.) Harv.	+	+	+	+	+
<i>P. sanguinea</i> (Ag.) Zanard.	-	-	-	+	+
Всего	31	16	8	10	11

* – Данные по: Калугина-Гутник, Евстигнеева, 1993, с учетом новой номенклатуры по: Мильчакова, 2003; Algae ..., 2006.

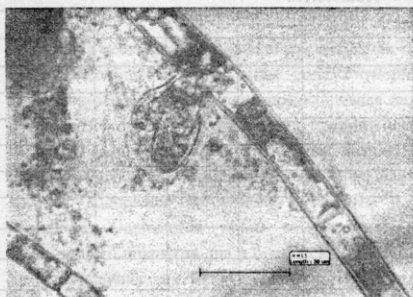


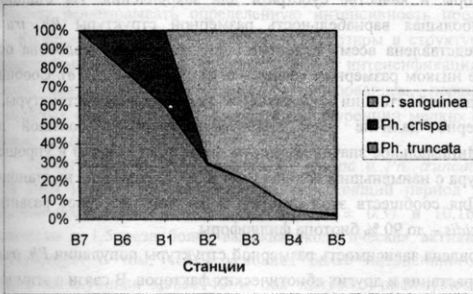
Рис. 2. Внешний вид таллома и многоклеточных спорангиев *Feldmannia irregulari* (Kütz.) Hamel. (syn. *Ectocarpus arabicus*), массово развивающейся в северо-восточной части ФПЗ. Масштаб 30 мкм.



Таким образом, можно предположить, что фактор глубины и прозрачности, которые зависят от близости расположения к береговой зоне и речным гидрофронтам, существенным образом определяют структуру растительных сообществ ФПЗ. Анализ зависимости показателя общего покрытия дна макрофитами от этих двух факторов показал, что максимальное покрытие дна растительностью приходится на глубину 25-35 м (рис. 4). Следовательно, в современных условиях наибольшая интенсивность развития с максимальными

значениями проективного покрытия дна макрофитами характерна для сообществ, в которых мелкие нитчатые водоросли замещают филофору.

Данные, полученные по биомассе макрофитов, свидетельствуют о том, что в данный период в среднем биомасса филофоры составляет $10-20 \text{ г м}^{-2}$ при зафиксированном максимуме 120 г м^{-2} . Это на 1-2 порядка меньше по сравнению с биомассой филофоры, которая на данном участке в 50-70 годы составляла от 100 до 1000 г м^{-2} (Щапова, 1954; Каминер, 1981).



а



б

Рис. 3. Изменение роли доминирующих видов на станциях разреза «В» (а) в зависимости от глубины произрастания (б).

Размерная структура

Анализ размерного состава популяции *Ph. truncata* показал, что размах высоты талломов составляет от 30 до 300 мм. Это согласуется с известными данными съемки июля-августа 1989 г.: 1-й год – 30,2 мм; 2-й – 61,7; 3-й – 99,1; 4-й – 151,0; 5-й – 196,3; 6-й – 265,9; 7-й год – 303,2 мм (Калугина-Гутник, Еастегнеева, 1993б). Размерная структура и внешний вид талломов популяции *Ph. truncata* на станциях ФПЗ представлены на рис. 5, 6.

Максимальная высота талломов *Ph. truncata* зафиксирована на станции В2 – 15,9 см. Для этой же станции отмечено и максимальное значение биомассы. Второе по величине значение – 13,1 см отмечено на станции Д6 (см. рис. 5, а, б). Для этих двух станций размерный класс 10-15 см представлен наибольшим значением процентного вклада в структуру популяции. Для этих участков характерно интенсивное развитие *P. sanguinea* (до 70-80 %) которая, использует талломы филлофоры в качестве субстрата для закрепления. На станции В1 наблюдается наибольшая вариабельность размерной структуры *Ph. truncata*, которая здесь представлена всеми классами, при этом почти половина особей находится в более низком размерном классе – 6-10 см (см. рис. 5, в). Сообщества макрофитов на данной станции относятся к третьему типу структуры, для которого характерно наличие двух видов филлофоры с большой долей зоокомпонента. Минимальное значение высоты талломов (9,04 см) и упрощенная размерная структура с наименьшим количеством классов отмечена на станции М1 (см. рис. 5, з). Для сообществ этой станции характерно массовое развитие *F. irregularis* и *D. viridis* – до 90 % биотопа филлофоры.

Не установлена зависимость размерной структуры популяции *Ph. truncata* от глубины произрастания и других абиотических факторов. В связи с этим можно предположить, что особенности размерной структуры филлофоры в данном случае зависят от биологического эффекта самоорганизации. Возможно, эпифитное развитие *P. sanguinea* на поверхности слоевища стимулирует вытягивание талломов *Ph. truncata*, создавая оптимальные условия для поступления света и питательных веществ. И наоборот, в конкурентных условиях роста с *F. irregularis* и *D. viridis*, окружающих талломы филлофоры, происходит развитие низкорослых широколопастных слоевищ *Ph. truncata*, экологическая активность которых повышается за счет уменьшения толщины пластины.

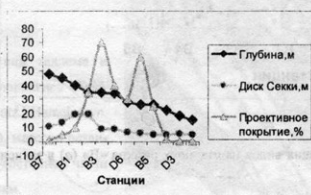


Рис. 4. Изменение проективного покрытия дна макрофитами ФПЗ в зависимости от глубины и прозрачности.

Длина незакрепленных талломов *Ph. crispata* в среднем составляет 10-11 см. Абсолютный размах длины талломов 3-20 см. До 80 % популяции приходится на размерные классы от 6 до 15 см.

Морфофункциональный портрет

Виды рода *Phyllophora*, как и виды рода *Cystoseira*, характеризуются минимальными значениями удельной поверхности, известными для многоклеточных водорослей Черного моря (S/W в пределах $5-15 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$). С них начитается ряд экологической активности (РЭА) черноморских макрофитов, который отражает возможность бентосного автотрофного звена черноморской экосистемы реализовывать определенную интенсивность продукционного процесса. Крайнее положение филлофоры и цистозир в структуре РЭА делает их индикаторными элементами, которые в случае интенсификации продукционного процесса, связанного, например, с эвтрофированием, первыми исчезают из растительных сообществ, не выдерживая конкуренции мелких нитчатых видов с высокими коэффициентами S/W .

Расчет удельной поверхности *Ph. crispa* и *Ph. truncata*, по материалам рейсов 2004 и 2006 гг., показал, что в настоящий период значения данного показателя составляют, соответственно, $7,34 \pm 0,31$ и $10,16 \pm 0,33 \text{ (м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}\text{)}$. Практически в 1,5 раза более высокая экологическая активность *Ph. truncata* свидетельствует о том, что в условиях более интенсивного продукционного процесса на глубинах менее 40 м она получает преимущественное развитие. Существование связи между внутривидовой динамикой величины S/W и глубиной произрастания подтверждено для двух видов филлофоры. С уменьшением глубины в пределах морфологической лабильности вида происходит увеличение продукционной активности, которая связана с увеличением удельной поверхности слоевища (рис. 7).

На глубине менее 35 м, в соответствии с преимуществами экологической активности, происходит интенсивная замена филлофоры мелкими нитчатыми видами с гораздо более высокими значениями удельной поверхности. В настоящий период величина удельной поверхности S/W агрессивных видов составляет: *P. sanguinea* – $80,0 \pm 1,4$; *D. viridis* – $78,3 \pm 2,3$; *F. irregularis* – $303,2 \pm 16,2 \text{ (м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}\text{)}$. Таким образом, S/W массовых видов нитчатых водорослей, развивающихся на талломах филлофоры и освобожденном субстрате, в 10-40 раз выше экологической активности самой филлофоры.

Для РЭА макрофитов существуют коэффициенты, с помощью которых можно количественно описывать морфологический портрет растительности (Миничева и др., 2003). Важными характеристиками РЭА фитоценоза является минимальное, среднее и максимальное значение S/W видов, входящих в его состав. Значение показателя S/W_{\min} РЭА ограничивает вхождение в состав фитоценоза крупных, многолетних видов с грубым слоевищем, для которых характерна низкая экологическая активность. Показатель S/W_x характеризует усредненную потенциальную возможность фитоценоза участвовать в продукционном процессе, показатель S/W_{\max} – максимальные продукционные возможности.

В соответствии со значениями коэффициентов РЭА для района ФПЗ можно выделить три морфологические портрета макрофитов:

1. **Пластинчатый** – представлен сообществом *Ph. crispa* и *Ph. truncata*. Минимальное значение S/W фитоценозов составляет 6; среднее – 9; максимальное – 11 ($\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$).

2. Пластинчато-нитчатый представлен сообществом двух видов филофоры и красной водоросли *P. sanguinea*. Минимальное значение *S/W* фитоценозов составляет 8; среднее – 40; максимальное – 82 м²·кг⁻¹.

3. Пластинчато-ватообразный представлен сообществом двух видов филофоры и бурых водорослей – *F. irregularis* и *D. viridis*. Минимальное значение *S/W* фитоценозов составляет 11; среднее – 130; максимальное – 320 м²·кг⁻¹.

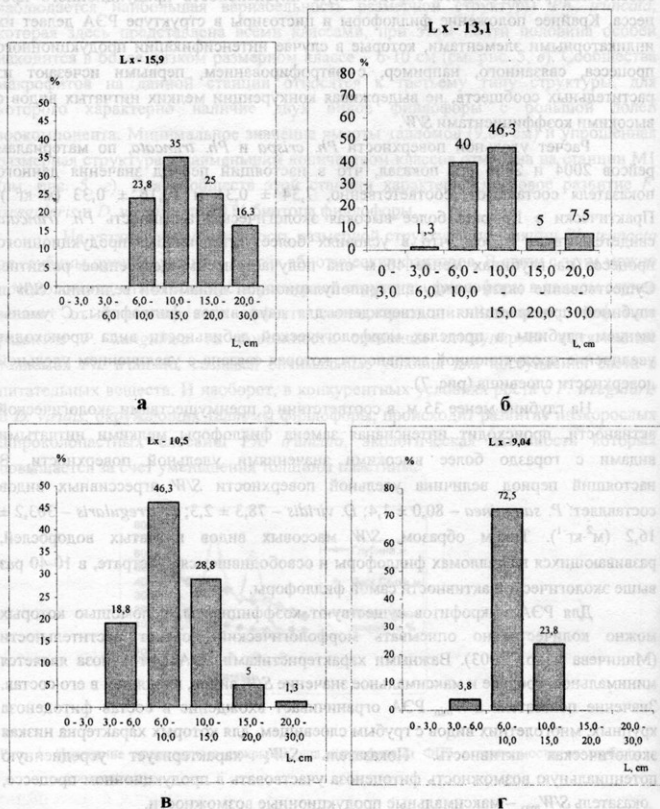


Рис. 5. Размерная структура популяций *Phyllophora truncata* (Pall.) Zinova на станциях: B2 (а); D6 (б); B1 (в); M1 (г).

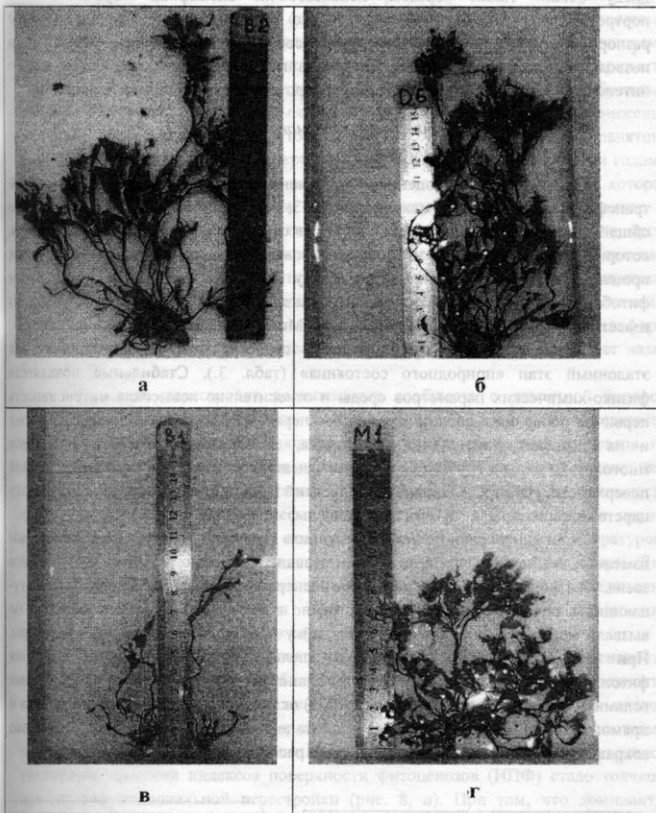


Рис. 6. Внешний вид талломов *Phyllophora truncata* (Pall.) Zinova на станциях: B2 (а); D6 (б); B1 (в); M1 (г).

Изменения в морфологическом облике растительности являются ответной реакцией автотрофного сообщества на изменение комплекса факторов, определяющих продукционный процесс. На станциях, представленных различными типами морфологических портретов, прослеживается закономерное изменение условий, связанных с прозрачностью, глубиной и температурой у дна. Переход от пластинчатого к пластинчато-ватообразному морфологическому типу сообщества сопровождается повышением температуры от 7 до 11 С°, понижением глубины в среднем от 40 до 30 м и снижением прозрачности с 18-19 м до 8-9 м по

диску Секки. Таким образом, использование специфики морфологических портретов растительности дает не только представление о физиологической разнородности современной структуры сообществ макрофитов ФПЗ, но и позволяет проводить картирование района по зонам, обеспечивающим разную интенсивность продукционного процесса, протекающего в бентали экосистемы.

Сравнительная оценка сообществ макрофитов ФПЗ с прибрежным фитобентосом

Для того, что оценить современный этап морфофункциональной трансформации сообществ макрофитов ФПЗ, необходимо определить его место в общей перестройке растительных сообществ северо-западной части Черного моря, которые произошли в связи с эвтрофированием этого района в 70-х годах прошлого века. Проводя аналогию между макрофитами ФПЗ и прибрежным фитобентосом Дунайско-Днепровского междуречья (ДДМ), будем исходить из известных этапов перестройки последнего (Миничева, 2006а, б).

Период до 60-х годов прошлого столетия можно рассматривать как эталонный этап «природного состояния» (табл. 3). Стабильные показатели физико-химических параметров среды и относительно невысокая интенсивность первично-продукционного процесса этого периода формируют в прибрежной зоне и на шельфе растительные сообщества, доминантами которых выступают многолетние виды с грубым слоевищем и невысокими коэффициентами удельной поверхности. На определенный исторический период прибрежная зона становится царством цистозир, а глубоководный шельф – царством филофоры.

Этап «интенсивного эвтрофирования» (см. табл. 3) связан с существенным изменением абиотических факторов, вызвавших ответную реакцию автотрофного звена. Антропогенное повышение концентрации биогенных веществ, поступающих с речным стоком непосредственно в береговую зону, незамедлительно вызвало морфофункциональную перестройку прибрежных сообществ цистозир. При этом глубоководные макрофиты шельфа из-за интенсивного цветения фитопланктона (средняя биомасса фитопланктона по сравнению с 1950-1960-ми годами возросла в 17 раз (Нестерова, 2006) оказались в условиях экранирования и прямого угнетения фотосинтеза. На этом этапе сообщества филофоры лишь резко сокращают показатели биомассы, площади распространения и покрытия.

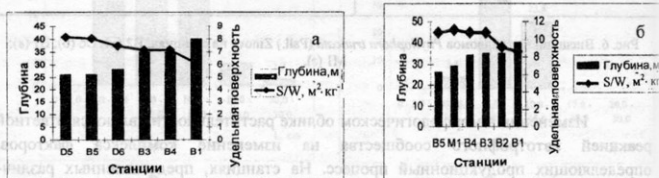


Рис. 7. Изменение удельной поверхности популяций *Phyllophora crispata* (Huds.) P.S. Dixon (а) и *Ph. truncata* (Pall.) Zinova (б) с глубиной.

Этап «стабилизации и тенденция деэтрофирования» для прибрежных макрофитов характерен тем, что со снижением интенсивности продукционного процесса преимущественно стали развиваться виды с более низкими показателями S/W . При сохранении такой тенденции скорости снижения индексов поверхности фитоценозов можно ожидать, что условия для восстановления прибрежных сообществ цистозы могут создаться уже через 5-8 лет. В свою очередь, снижение эвтрофирования привело к тому, что в начале 90-х годов биомасса фитопланктона над северо-западным шельфом сократилась в 5 раз по сравнению с 70-ми годами (Нестерова, 2006). Но при этом в донных отложениях шельфовой зоны, которая все эти годы выступала в роли ловушки, аккумулирующей аллохтонное и автохтонное вещество, в настоящий период концентрация биогенных и органических веществ оказалась на порядок выше, чем в водной толще (Гаркавая, Богатова, 2006). По всей вероятности, улучшение прозрачности и вторичная эвтрофикация за счет биогенных веществ, вымывающихся из донных отложений, запустили механизм морфофункциональной перестройки сообществ филофоры ФПЗ, который прибрежные сообщества цистозы уже прошли 25-30 лет назад (см. табл. 3).

Описание перестройки растительных сообществ с различной видовой структурой с помощью универсальных морфофункциональными показателей позволяет не только сравнить функциональную суть происходящих процессов, но и на количественной основе прогнозировать последующие ожидаемые изменения.

В период 60-х гг. на этапе «природного состояния» интенсивность продукционного процесса сообществ филофоры из-за глубоководности произрастания, связанного с меньшей освещенностью и более низкой температурой, была в 2 раза ниже по сравнению с прибрежными сообществами цистозы. Для прибрежных и шельфовых фитоценозов более чем двукратное увеличение значений индексов поверхности фитоценозов (ИПФ) стало толчком для морфофункциональной перестройки (рис. 8, а).

В период 60-х гг. на этапе «природного состояния» интенсивность продукционного процесса сообществ филофоры из-за глубоководности произрастания, связанного с меньшей освещенностью и более низкой температурой, была в 2 раза ниже по сравнению с прибрежными сообществами цистозы. Для прибрежных и шельфовых фитоценозов более чем двукратное увеличение значений индексов поверхности фитоценозов (ИПФ) стало толчком для морфофункциональной перестройки (рис. 8, а). При том, что доминанты рассматриваемых сообществ имели практически сходную экологическую активность (S/W видов рода *Cystoseira* составляет 10, видов рода *Phyllophora* – $8 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$, первичное эвтрофирование в 80-х годах прошлого столетия в прибрежных сообществах повысило экологическую активность структурных элементов в 3-4 раза, а вторичное эвтрофирование в начале настоящего века в шельфовых сообществах – в 25 раз (рис. 8, б). Сдерживаемая в течение нескольких десятилетий недостатком света морфофункциональная трансформация сообществ филофоры носит более резкий, взрывообразный характер по сравнению с более сглаженной картиной перестройки прибрежного фитобентоса.

Исходя из теперь уже известного циклического характера трансформации прибрежных фитоценозов и закономерностей волнового колебания экологической активности структуры растительного сообщества, можно предположить, что за

счет высоты волнового всплеска возврат к первоначальному состоянию для сообществ филлофоры будет более быстрый, чем у дистощиры, и займет около 10-15 лет.

Начало этапа восстановления сообществ филлофоры ФПЗ также будет зависеть от скорости и интенсивности вымывания запасов питательных веществ, накопившихся в донных отложениях шельфа.

Таблица 3. Сравнительная характеристика морфофункциональной трансформации сообществ макрофитов северо-западной части Черного моря

Район	Показатели	До 1960-х гг.	1970–1990 гг.	Конец 90-х гг. – настоящее время
		Природное состояние	Интенсивное эвтрофирование	Стабилизация, тенденция деэвтрофирования
Дунайско-Днепровское междуречье (глубина 0-5 м)	Особенность состояния	Многолетние доминанты с невысокой экологической активностью.	Перестройка структуры с заменой на мелко разветвленные виды с более высокой экологической активностью.	Начало восстановительной сукцессии. Снижение удельной поверхности у массовых видов.
	Доминанты фитоценозов	<i>Cystoseira</i>	<i>Ceramium</i> , <i>Cladophora</i> , <i>Enteromorpha</i>	<i>Ceramium</i> , <i>Polysiphonia elongata</i>
	Средняя биомасса, кг·м ⁻²	2,50-3,00	1,50-2,00	1,25-1,50
	Удельная поверхность доминантов, м ² ·кг ⁻¹	10	38	28
	Индекс поверхности фитоценозов, ед.	25-30	50-70	35-50
Филлофорное поле Зернова (глубина 25-50 м)	Особенность состояния	Многолетние доминанты с невысокой экологической активностью.	Снижение показателей развития, без морфофункциональной перестройки структуры.	Перестройка структуры с заменой на мелко разветвленные виды с более высокой экологической активностью.
	Доминанты фитоценозов	<i>Phyllophora</i>	<i>Phyllophora</i>	<i>Polysiphonia sanguinea</i> , <i>Feldmania irregularis</i> , <i>Desmarestia viridis</i>
	Средняя биомасса, кг·м ⁻²	1,50-2,00	0,20-0,50	0,10-0,15
	Удельная поверхность доминантов, м ² ·кг ⁻¹	8	8	200
	Индекс поверхности фитоценозов, ед.	12-16	1,6-4,0	20-30

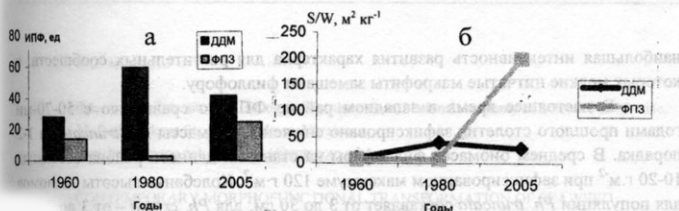


Рис. 8. Изменение морфофункциональных параметров сообществ макрофитов в прибрежной зоне Дунайско-Днепровского междуречья и на филофорном поле Зернова: а – индекс поверхности фитопланктона (ИПФ), б – удельная поверхность (S/W).

Таким образом, описанный в данной работе этап морфофункциональной трансформации сообществ филофоры представляет собой результат пролонгированного для шельфовой зоны эффекта эвтрофирования северо-западной части Черного моря и имеет определенный временной промежуток. В связи с этим уже сегодня, не дожидаясь природного самовосстановления, необходимо предпринять юридические действия на государственном уровне для сохранения уникальных глубоководных биотопов центральной части украинского шельфа.

Заключение

В районе филофорного поля Зернова обнаружено 16 видов макрофитов, принадлежащих к *Rhodophyta* (9), *Phaeophyta* (3); *Chlorophyta* (4). Роды *Phyllophora* и *Polysiphonia* представлены двумя видами. В современный период по сравнению с 60-ми годами прошлого столетия произошло уменьшение видового разнообразия макрофитов ФПЗ в 2 раза. В составе сообществ отмечено четыре новых вида: *Rhizoclonium tortuosum*, *Callithamnion corymbosum*, *Desmarestia viridis*, *Polysiphonia sanguinea*, из которых последние два получили массовое распространение. Обнаружено продвижение известной границы ФПЗ для середины и конца прошлого столетия к северу до глубины 15 м. Плотность произрастания *Ph. truncata* в этом районе очень незначительная и составляет несколько талломов на 10-100 м² дна.

В настоящее время в западной части ФПЗ в местах максимального скопления филофоры покрытие не превышает 15-30 %. В середине прошлого столетия проективное покрытие дна филофорой в этом районе колебалось в среднем от 20 до 100 % с преобладанием районов с покрытием 50-70 %. Для всего района ФПЗ закрепленный вид *Ph. truncata* превалирует над незакрепленным видом *Ph. crispata* по показателям встречаемости, проективного покрытия дна и биомассы. На большинстве станций 70-80 % покрытия и биомассы образуют мелкие нитчатые макрофиты. Из трех видов нитчатых макрофитов, массово развивающихся в районе ФПЗ, только *P. sanguinea* использует для закрепления талломы филофоры. Поэтому только этот вид может рассматриваться в качестве вида-эпифита филофоры. Максимальное покрытие дна макрофитами в районе ФПЗ наблюдается на глубине 35-25 м. Это означает, что в современных условиях

наибольшая интенсивность развития характерна для растительных сообществ, в которых мелкие нитчатые макрофиты замещают филлофору.

В настоящее время в западном районе ФПЗ по сравнению с 50-70-ми годами прошлого столетия зафиксировано снижение биомассы *Ph. truncata* на 1-2 порядка. В среднем биомасса филлофоры на станциях данного района составила 10-20 г·м⁻² при зафиксированном максимуме 120 г·м⁻². Колебание высоты талломов для популяции *Ph. truncata* составляет от 3 до 30 см, для *Ph. crispa* – от 3 до 20 см. Максимальное упрощение размерной структуры популяции *Ph. truncata* наблюдается при совместном произрастании с нитчатыми бурами водорослями. Эпифитное развитие *P. sanguinea* на поверхности слоевищ стимулирует вытягивание талломов *Ph. truncata*, создавая оптимальные условия для поступления света и питательных веществ. В конкурентных условиях роста с *F. irregularis* и *D. viridis*, окружающих талломы филлофоры, происходит развитие низкорослых широколопастных слоевищ, экологическая активность которых повышается за счет уменьшения толщины пластины. Удельная поверхность *Ph. crispa* и *Ph. truncata* в районе ФПЗ в среднем составляет, соответственно, $7,34 \pm 0,31$ и $10,16 \pm 0,33$ м²·кг⁻¹. При этом у двух видов с глубиной наблюдается закономерное снижения величины экологической активности. Величина удельной поверхности массовых видов нитчатых водорослей, развивающихся на талломах филлофоры, и освободившемся субстрате в 10-40 раз выше экологической активности самой филлофоры и составляет для *P. sanguinea* $80,00 \pm 1,36$; для *D. viridis* – $78 \pm 2,3$; для *F. irregularis* – $303,2 \pm 16,2$ м²·кг⁻¹. Различия в комплексе абиотических условий ФПЗ формируют три морфологических типа макрофитов, отличающихся экологической активностью структурных элементов: 1-й – пластинчатый; 2-й – пластинчато-нитчатый; 3-й – пластинчато-ватообразный. Картирование с использованием морфологических портретов донной растительности позволит получить наглядную картину распределения зон различного экологического состояния ФПЗ. Сравнительный анализ этапов морфофункциональной перестройки прибрежного фитобентоса ДДМ и сообществ ФПЗ под влиянием эвтрофирования показал, что в настоящее время сообщества филлофоры, претерпевают аналогичную перестройку, которая происходила с сообществами прибрежной цистоциры в 70-80-х гг. прошлого столетия. Толчком замены филлофоры мелкими нитчатыми водорослями послужило увеличение прозрачности водной толщи и вымывание биогенных веществ из донных отложений. Морфофункциональная трансформация сообществ филлофоры носит более резкий характер по сравнению с перестройкой прибрежного фитобентоса. Можно предположить, что за счет высоты волнового всплеска экологической активности элементов возврат к природному состоянию для сообществ филлофоры будет более быстрый, чем у цистоциры, и займет около 10-15 лет.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке ГЭФ, ПРООН проект «Восстановление экосистемы Черного моря» (GEF UNDP Black Sea Ecosystem Recovery Project). Авторы благодарят сотрудников Одесского филиала ИнБЮМ НАН Украины А.В. Швеца и А.В. Самойленко за помощь в обработке и морфометрическом расчете эмпирического материала.

G.G. Minicheva

Odessa Branch Institute of Biology of Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
37, Pushkinskaya St., 65125 Odessa, Ukraine
minicheva@paco.net; minicheva@eurocom.od.ua

CONTEMPORARY MORPHOFUNCTIONAL TRANSFORMATION OF SEAWEED
COMMUNITIES OF THE ZERNOV PHYLLOPHORA FIELD

According to the results of two international cruises in 2004, 2006 the contemporary morpho-functional organization of macrophytes of the Zernov phyllophora field has been considered. It has been shown that *Phyllophora* Grev. communities are replaced by fine, ramified filamentous algae (*Polysiphonia sanguinea* (Ag.) Zanard., *Feldmannia irregularis* (Kütz.) Hamel., *Desmarestia viridis* (O. Müll. in Hornem.) J.V. Lamour.), the ecological activity of which according to indices of specific surface are from 10 to 40 fold greater, than in the phytobenthos of the Danube – Dnieper interfluvium and deepwater shelf communities subject to eutrophication. At present, the *Phyllophora* communities have undergone analogous changes to those which took place in coastal cystoseira communities in the 1970s-1980s.

Key words: macrophytes, morphofunctional indices, Zernov phyllophora field.

- Беллев В.Н. Освещенность водной толщины северо-западного шельфа Черного моря в районах Каркинитского залива и филофорного поля Зернова // Экол. моря. – 1993. – 43 – С. 75-90.
- Воронихин Н.Н. Красные водоросли (*Rhodophyceae*) Черного моря // Тр. С.-Петерб. об-ва натурал. – 1909. – 40, № 3-4. – С. 1-67.
- Гиржаева Г.Г., Бозатова Ю.И. Гидрохимические исследования: Источники эвтрофирования // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка, 2006. – С. 60-68.
- Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Миничева Г.Г. и др. Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка, 2006. – 701 с.
- Зернов С.А. Фауна *Phyllophora* (*Algae-Rhodophyceae*) на филофорном поле в северо-западной части Черного моря // Бюл. зоол. музея АН. – 1909. – 14. – С. 181-191.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водоросли южных морей СССР. – М.; Л.: Наука, 1967. – 397 с.
- Кавукина А.А., Лачко О.А. Состав, распределение и запасы макрофитов Черного моря в районе филофорного поля Зернова // Распределение бентоса и биология донных организмов южных морей. – Киев: Наук. думка, 1966. – С. 112-130.
- Кавукина-Гутиик А.А., Евстигнеева И.К. Долговременная динамика видового состава и структуры донных фитоценозов филофорного поля Зернова // Экол. моря. – 1993а. – 43. – С. 90-97.
- Кавукина-Гутиик А.А., Евстигнеева И.К. Структура ценопопуляции *Phyllophora brodiaei* филофорного поля Зернова в июле-августе 1989 г. // Там же. – 1993б. – 44. – С. 57-63.
- Кавукина-Гутиик А.А., Евстигнеева И.К. Пространственная структура ценопопуляции *Phyllophora nervosa* филофорного поля Зернова летом 1989 г. // Там же. – 1993в. – 44. – С. 64-69.
- Кавукина-Гутиик А.А., Евстигнеева И.К. Морфобиологические и продукционные характеристики талломов *Phyllophora nervosa* и *Ph. brodiaei* на филофорном поле Зернова в 1986 и 1989 годы // Там же. – 1993. – 44. – С. 70-79.
- Каминер К.М. *Phyllophora nervosa* (DC) Grev. и *Ph. brodiaei* (Turn.) J.Ag. северо-западной части Черного моря // Промысловые водоросли и их использование. – Москва, 1981. – С. 87-97.
- Меиер П. Я. О запасах морских водорослей // Тр. бот. сада. – 1937. – 1. – С. 25-32.
- Милякова Н.А. Систематический состав и распространение зеленых водорослей-макрофитов (*Chlorophyceae* Wille S.L.) Черного моря // Альгология. – 2003. – 13, № 1. – С. 70-82.

- Миничева Г.Г. Макрофитобентос: Параметры поверхности макрофитов // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка, 2006а. – С. 214-223.
- Миничева Г.Г. Морфофункциональные основы формирования морского фитобентоса: Автореф. дис... док. биол. наук. – Севастополь, 1998. – 32 с.
- Миничева Г.Г. Реакции многоклеточных водорослей на етрофирование экосистем // Альгология. – 19966. – 6, № 3. – С. 250-257.
- Миничева Г.Г., Ерёмченко Т.И. Альгологические находки в северо-западной части Черного моря // Альгология. – 1993. – 3, № 4. – С. 83-87.
- Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. Методические рекомендации по определению комплекса морфо-функциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности. – Одесса: ГЭФ ПРООН проект «Восстановление экосистемы Черного моря», 2003. – 32 с.
- Нестерова Д.А. Фитопланктон: Открытые районы // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка, 2006. – С. 175-183.
- Общегосударственная программа формирования экологической сети Украины на 2000-2015 гг. Закон Украины № 1989-III от 21 сент. 2000 г.
- Строганов А.А., Гордеева И.К. Исследование биоценозов *Phyllophora nervosa* на филлофорном поле Зернава с помощью подводного обитаемого аппарата // Экол. моря. – 2000. – 50. – С. 40-44.
- Шапова Т.Ф. Филлофора Черного моря // Тр. Ин-та океанологии. – 1954. – 11. – С 3-35.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography / Ed. by Petro M. Tsarenko, Solomon P. Wasser & Eviator Nevo. – Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.G., 2006. – 713 p.
- Miticheva G.G. State of seaweeds community of the Ukrainian sector of Black Sea // Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond. 8-10 May 2006. – Istanbul (Turkey). – P. 78-80.

Получена 10.01.07

Подписал в печать П.М. Царенко