

Фитопланктон

3.1. Открытые районы

Изучение фитопланктона северо-западной акватории Черного моря было начато в конце XIX в. (Срединский, 1873). Видовое разнообразие диатомовых водорослей Черного моря представлено в работе К.С. Мережковского (1902—1903). В начале XX в. исследования фитопланктона СЗЧМ продолжил П.И. Усачев (1928). Автор, предложивший осадочный метод при обработке проб фитопланктона, впервые привел данные о его численности и на основании анализа видового состава произвел районирование северо-западной части моря. В дальнейшем внимание исследователей было направлено на изучение фитопланктона прибрежной зоны Одесского залива (Теренько, 2001; Нестерова, 2003).

С 1950-х годов начались постоянные исследования фитопланктона СЗЧМ (Нестерова, 2003). По мере накопления знаний ширились представления о его видовом разнообразии. Так, П.И. Усачев (1928) для этого района приводит 80 видов и внутривидовых таксонов водорослей. А.И. Иванов (1965, 1967) обнаружил и опубликовал списки, включавшие 372 вида и внутривидовых таксонов водорослей, а затем пришел к выводу о том, что в планктоне этой части моря насчитывается 461 вид (Иванов, 1982). Г.К. Пицык (1979) также считал, что в северо-западном шельфе обитает большее количество видов (450), чем указал А.И. Иванов (1967), но дополнительные списки видов авторы не опубликовали. В 1973—1994 гг. в СЗЧМ было найдено 326 видов и внутривидовых таксонов (Black Sea, 1998; Нестерова, 2003).

Многолетние исследования, выполненные А.И. Ивановым (1967, 1982), дали возможность по-новому переосмотреть районирование северо-западной части с учетом состава фитопланктона. Было выделено три района, отличающихся между собой видовым составом, соот-



ношением морских и пресноводных, планктонных и случайно-планктонных видов, свойственных бентосу и обрастаниям:

- приустьевые акватории (Придунайский, Приднестровский и Приднепровско-Бугский);
- акватории заливов (Тендровский, Ягорлыцкий, Каркинитский и Джарылгачский);
- районы открытого моря.

В литературе описаны сезонные изменения видового разнообразия и биомассы фитопланктона СЗЧМ, биомассы основных систематических групп (Иванов, 1967; Маштакова, Роухияйнен, 1979), а также особенности вертикального распределения (Иванов, 1967). Установлено, что показатели биомассы в северо-западной части выше, чем в других районах Черного моря.

Возросшее антропогенное влияние на экосистему СЗЧМ вызвало заметные изменения в структуре и динамике развития фитопланктона (Нестерова, 1987, 2003; Bronfman, Vorobyova et al., 1991).

Обобщение списков видов фитопланктона, полученных в 1973—2003 гг. в различных районах северо-западного шельфа (Нестерова, 1998; Nesterova, 1998; Гусяков, Теренько, 1999; Нестерова, Теренько, 2000; Теренько, 2004), показало, что в настоящее время он представлен 627 видами и внутривидовой таксономии водорослей, которые согласно современной систематической номенклатуре относятся к 11 отделам (табл. П.3.1).

Увеличение видового разнообразия фитопланктона отмечено в составе всех отделов, за исключением эвгленовых водорослей. Как и в прежние годы, его основу составляют диатомовые и динофитовые водоросли, соотношение которых изменилось. Вклад первых (35,7 %) уменьшился по сравнению с 1954—1960 гг., когда диатомовые составляли 48,3 % найденных видов, а динофитовых — увеличился, составляя соответственно 31,2 и

ТАБЛИЦА П.3.1. Таксономический состав фитопланктона СЗЧМ (в пределах Украины) в разные периоды исследования

Отдел	Период	
	1954—1960*	1973—2003
Bacillariophyceae	180	224
Dinophyceae	76	196
Struthophyceae	0	6
Chlorophyta	62	116
Cyanophyta	24	36
Prymnesiophyceae	9	25
Chrysophyceae	4	5
Dictyochophyceae	5	7
Pransophyceae	0	2
Euglenophyceae	12	11
Choanoflagellidea	0	1
Всего	372	627

* Иванов, 1967.

20,4 %. Изменения отмечены также в составе пресноводного комплекса видов: значение зеленых

водорослей возросло с 16,7 % в 1954—1960 гг. до 18,5 % в настоящее время, а синезеленых (5,7 %) несколько уменьшилось: последние составляли в этот период 6,4 % найденных видов. В фитопланктоне появились представители новых отделов. Это входившие прежде в состав перидииевых водорослей криптофитовые (*Hillea fusiformis*) и пранизофитовые (*Pterosperma cristatum*, *Pt. jorgensenii*), а также представитель воротничково-жгутиковых *Bicosta spinifera*.

Диатомовые водоросли, обитающие в двух биотопах — планк-

тоне и бентосе, представлены морскими, солоноватоводно-морскими и пресноводными, пресноводно-солоноватоводными видами. В последнее десятилетие исследования фитопланктона регулярно проводились в прибрежной зоне, что привело к увеличению списка видов диатомовых в основном за счет случайно-планктонных видов (45,6 % по сравнению с 22,8 % в 1954—1960 гг.), попадающих в водную толщу при вертикальном перемешивании водных масс (Прил. I.2.). Не исключено, что некоторые случайнопланктонные виды, например *Licmophora ehrenbergii*, имеют планктонную стадию развития. Такие виды встречались в небольшом количестве и не играли заметной роли в образовании общей численности фитопланктона, за исключением *Surirella ovata* var. *mlina*, формировавшей «цветение» воды в области устья Дуная (Нестерова, 2001). Наибольшее количество видов диатомовых водорослей найдено в составе родов *Chaetoceros*, *Thalassiosira* и *Nitzschia*.

Увеличение видового разнообразия динофитовых наблюдалось в 1973—1993 гг., когда в их составе было найдено 36 новых для СЗЧМ видов (Black Sea, 1998). В дальнейшем обработка живых, нефиксированных проб фитопланктона позволила выявить в составе динофитовых водорослей много новых видов (Теренько, 2004), так как при грубой фиксации проб формалином разрушаются многие беспанцирные или обладающие мягким панцирем виды. В настоящее время наибольшее их количество найдено в составе родов *Amphidinium* (13 против 1 в 1954—1960 гг.), *Cochlodinium* (6 против 1), *Gymnodinium* (31 против 5). Динофитовые водоросли в фитопланктоне СЗЧМ представлены в основном морскими видами (81,2 %), численность пресноводных и пресноводно-солоноватоводных видов невелика (18,8 %). Наибольшее видовое разнообразие у этой группы водорослей отмечено для родов *Peridinium*, *Gymnodinium* и *Glenodinium*.

Видовой комплекс пресноводных водорослей, поступающих в северо-западную часть вместе со стоком Днепра, Днестра и Дуная, также изменился за счет си незеленых и особенно зеленых водорослей. В составе последних появились новые виды, относящиеся к родам *Monogaphidium* и *Scenedesmus*. Постоянным компонентом фитопланктона Приднепровско-Бугского района моря стали мелкоразмерные виды из родов *Gleocapsa*. Вместе с тем не найдены малочисленные в 1950—1960-е годы (Иванов, 1965) зеленые *Pandorina morum*, *P. multisetata* и синезеленые *Anabaena kisseleviana*, *L. knipowitschii* водоросли.

Изменения, произошедшие в последние годы в видовом разнообразии фитопланктона СЗЧМ, отразились на соотношении морского, солоноватоводно-морского и пресноводного, пресноводно-солоноватоводного комплексов. В настоящее время наблюдается уменьшение количества видов (54 %), входящих в состав первого комплекса, на долю которого в 1954—1960 гг. приходилось 60,3 % всего видового разнообразия фитопланктона, и увеличение пресноводного и пресноводно-солоноватоводного (соответственно 46 и 39,7 %).

Известно, что основу численности и биомассы фитопланктона создает небольшая группа видов, массово развивающихся в определенные сезоны года. Согласно литературным данным, в 1950—1960-х годах в число массо-

вых входил 41 вид (Иванов, 1967). В последние десятилетия их количество увеличилось в 2 раза и составляет 85 видов (Black Sea, 1998). В основное ядро этих видов наряду с обычными представителями планктона СЗЧМ {*Skeletonema costatum*, *Cerataulina pelagica*, *Chaetoceros socialis*, *Leptocylindrus danicus*, *Prorocentrum cordatum*, *Pr. micans*) стали входить *Leptocylindrus minimus*, *Chaetoceros insignis*, *Gyrodinium cornutum*, *Heterocapsa triquetra*, *Scrippsiella trochoidea*, криптофитовая *Hillea fusiformis*, *Emiliania huxleyi*, пресноводные *Skeletonema subsalsum*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Melosira granulata*, виды родов *Merismopedia* и *Gleocapsa*. Вместе с тем из их числа выпали такие обычные представители летне-осеннего фитопланктона 1950—1960 годов, как *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros curuisetus*, отмечено снижение частоты встречаемости *Pseudosolenia calcar-avis* (Нестерова, 1987).

Фитопланктон в своем развитии проходит через ряд закономерных, направленных во времени изменений — сукцессии, представляющих собой процесс самоорганизации сообщества (Margalef, 1958). Классическая схема сукцессии начинается с развития мелкоклеточных диатомовых водорослей (первая стадия), на смену которым приходят крупноклеточные диатомовые (вторая стадия), а заканчивается доминированием динофитовых водорослей (третья стадия). Описанная схема отмечалась для фитопланктона 1960—1970-х годов и включала две полных сукцессии, а именно: весеннюю, летне-осеннюю и, возможно, зимнюю (Виноградова и др., 1986). Изменения в структуре фитопланктона, отмеченные в последние десятилетия, отразились на развитии сукцессионных стадий (Нестерова, 1991). По аналогии с прошлыми годами в фитопланктонном сообществе проходило три сукцессии: весенне-летняя, осенняя и зимняя. Первую стадию весенне-летней сукцессии формировали мелкоклеточные диатомовые из рода *Chaetoceros* (*C. socialis*, *C. karianus* и др.), вторую — крупноклеточные диатомовые (виды рода *Thalassiosira*). Появление в фитопланктоне кокколитофорид (*Licanthoica acanthos*, *E. huxleyi*) знаменовало начало третьей, а усиление развития динофитовых (*P. cordatum*, *G. cornutum* и др.) — четвертой стадией. При прохождении первой сукцессии образовывалось до 90 % годовой численности и 65 % биомассы фитопланктона (Нестерова, 1991). Для осенней сукцессии характерно одновременное развитие мелких и крупных диатомовых, которые относятся к первой и второй стадиям. Однако наиболее интенсивно развивались водоросли, представляющие вторую стадию (*C. pelagica*). Третья стадия (кокколитофориды), протекающая быстро, не всегда четко выражена. Заканчивается осенняя сукцессия четвертой стадией, которую образуют виды рода *Ceratium*. Зимняя сукцессия начинается с длительного квазистационарного состояния фитопланктона. В февралемарте возрастает количество мелкоклеточных диатомовых (первая стадия), затем крупноклеточных (вторая стадия). Сукцессии фитопланктона четко выражены в поверхностном (0—10 м) слое моря, расположенном выше термоклина, в то время как под термоклином они могут проявляться иначе. Развитие сукцессионных стадий фитопланктона северо-западной части моря не совпадает с изменениями, которое описал Р. Маргалёф (1958), а соответствуют схеме сукцессии, предложенной Раймонтом (1983).

ТАБЛИЦА И.3.2. Максимальная численность (10^* кл. \cdot дм^3) видов — возбудителей «цветения» воды СЗЧМ в разные периоды исследований

Вид	Период	
	1954—1960* ¹⁾	1973—2001* ²⁾
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev) Cl	32	36,0
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cl.	72	28,0
<i>Chaetoceros socialis</i> Laud.	5,4	16,7
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cl.) Hendeby	0,3	37,0
<i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	0	16,0
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (Cl.) H. Perag.	1	12,4
<i>Prorocentrum cordatum</i> (Ostf.) Dodge	3,3	224
<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Stein.	0	18
<i>Gymnodinium sanguineum</i> Hirasaka	0	140
<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler	0	9,0
<i>Oscillatoria kisselevi</i> Anissim.	0	147
<i>Eutreptia lanovii</i> Stuer.	0	1,7

*¹⁾ Иванов, 1967. *²⁾ Нестерова, 2001.

«Цветение» воды. Одним из первых «цветение» воды в СЗЧМ описал П.И. Усачев (1928). В дальнейшем такие случаи, вызванные вспышками развития одного или нескольких видов водорослей, наблюдались неоднократно в приустьевых пространствах Днепра, Днестра и Дуная (Иванов, 1967, 1982). По данным А.И. Иванова (1967), составившего список возбудителей «цветения» воды, это явление формировали 14 видов (табл. 11.3.2).

За период 1973—2001 гг. в различных районах этой части моря зарегистрирован 151 случай «цветения» воды, вызванный развитием 41 вида и разновидностей водорослей (Нестерова, 2001). Среди возбудителей этого явления появились новые виды (*I. triquetra*, *E. huxleyi*, *G. cornutum*), вспышки развития других усилились и участились. Наибольшее количество видов насчитывали диатомовые (21 вид) и пресноводные синезеленые (11 видов). Далее шли динофитовые (3 вида), зеленые (3), золотистые (2) и эвгленовые (1 вид) водоросли.

Виды, обладающие широкой экологической валентностью и обитающие в планктоне круглогодично (*S. costatum*, *C. socialis*), могут формировать это явление с ранней весны до глубокой осени, а в случае теплой зимы — и в зимние месяцы. Так, в январе 2002 г. в районе о-ва Змеиный численность *S. costatum* составила 36 млн кл. \cdot дм^3 (Нестерова, 2003). Вспышки развития других видов, более стеногалинных и стенотермных (*P. cordatum*, *Pseudo-nitzschia seriata*, *Skeletonema subsalsum*), происходят в определенные сезоны года. По частоте «цветения» воды формирующие его виды могут быть разделены на три группы. В первую входят виды, вызывающие это явление от 5 до 17 раз. К таким относятся *S. costatum* (17 раз), *C. pelagica* (12), *P. cordatum* (10 раз). Вторая группа объединяет виды *C. socialis*, *E. huxleyi*, *H. triquetra*, формирующие «цветение» воды от 3 до 5 раз. Чаше других это явление вызывали *Cyclotella caspia*, *Microcystis aeruginosa* (5 раз). Вспышки развития видов третьей, наиболее многочисленной группы (*C. insignis*, *D. elongatum*, *L. danicus* и др.),

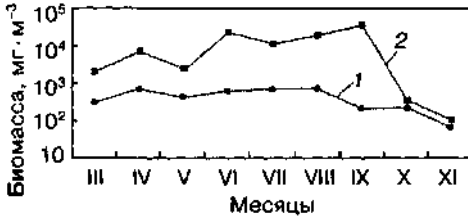


РИС II.3.1. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в 1959-1974 (1) (Машгакова, Роухейянен, 1979) и 1973-1993 (2) гг.

происходили от 1 до 3 раз. «Цветение» воды могут одновременно формировать несколько видов водорослей, относящихся к разным систематическим отделам (Нестерова, 2001). Весной часто происходит одновременная вспышка развития 1-3 видов диатомовых.

Во время сезонной сукцессии и интенсивного влияния пресноводного стока количество видов — возбудителей «цветения» воды — возрастает.

В эти месяцы можно наблюдать одновременную вспышку развития разных видов. Так, в августе 1974 г. вместе с *P. cordatum* «цветение» воды вызывали *P. seriata*, *Eutreptia lanovii*, а в зоне влияния вод Днепровско-Бугского лимана — синезеленые водоросли.

Сезонная динамика. В сезонной динамике биомассы фитопланктона в 1973-1993 гг. выделено три максимума (рис. II.3.1). Первый, образованный диатомовыми водорослями, которые составляли 98 % биомассы (*S. costatum*, виды рода *Thalassiosira*), наблюдался в апреле. В мае происходил спад биомассы, определявшийся сукцессией доминирующих отделов фитопланктона. Замедлялось развитие диатомовых, продолжавших составлять основу биомассы (70 %), а динофитовых (*P. cordatum*, *H. triquetra*) — усиливалось. В приустьевых районах Днепровско-Бугского и Днестровского лиманов интенсивно развивались (8 % биомассы) пресноводные синезеленые (виды родов *Gleocapsa* и *Microcystis*). В районе распространения вод р. Дунай, которые бедны этими водорослями, многочисленными были пресноводные диатомовые (*S. subsalsum*, *M. granulata*). Второй максимум биомассы фитопланктона, меньший по силе, чем первый, формировался в июне во время вспышки развития динофитовых (*P. cordatum*), образывавших до 83,6 % биомассы. Третий — наиболее сильный — фиксировался в августе-сентябре. В конце лета — начале осени в фитопланктоне северо-западной части моря наблюдались вспышки развития диатомовых (*C. pelagica*, *P. seriata*, *P. delicatissima*, *L. danicus*), динофитовых (*P. cordatum*, *Lingulodinium polyedra*), кокколитофрид (*E. huxleyi*, *A. acanthos*), т. е. происходило одновременное развитие водорослей, входящих в состав первой и второй или третьей и четвертой стадий сукцессии. Основу биомассы составляли диатомовые и динофитовые водоросли, вклад которых в образование биомассы был неравномерным. Во время вспышек развития диатомовых их количество возрастало до 90 % и уменьшалось до 22 % при усилении роли динофитовых (до 80 %). Из-за небольших размеров клеток роль кокколитофорид в образовании биомассы фитопланктона была незначительной (8 %). От сентября к ноябрю происходит постепенное сокращение биомассы. Вклад динофитовых в ее образование уменьшается и возрастает вклад диатомовых. В отдельные периоды наблюдений в районе влияния вод Днепровско-Бугского лимана зафиксировано большое количество (до 20 % биомассы) синезеленых водорослей (*Oscillatoria kisselevi*), формировавших «цветение» воды.

Несколько иначе, чем в открытых районах моря, в 1985—1987 гг. происходило развитие фитопланктона у побережья Одессы (Практическая экология, 1990). В его сезонной динамике прослеживалось два максимума биомассы: весенний и позднелетний. Весенний максимум образовывали диатомовые водоросли, формировавшие «цветение» (*S. costatum*, *C. socialis*), позднелетний наблюдался во время одновременного развития диатомовых (*C. pelagica*, *Leptocylindrus danicus*) и динофитовых (*P. cordatum*) водорослей. Из них наиболее сильным был весенний максимум. В случае теплой зимы позднелетний максимум по абсолютным величинам превосходил весенний.

Сезонная динамика фитопланктона СЗЧМ в 1973—1993 гг. отличалась от годовых изменений в 1950—1960-х годах. Согласно литературным данным (Иванов, 1967; Маштакова, Роухийнен, 1979), первый максимум биомассы фитопланктона образовывался в марте—апреле, второй — в июле—августе (рис. П.3.1). В летнем фитопланктоне уменьшилась роль диатомовых водорослей и возросла роль динофитовых. Вместе с тем диатомовые продолжали составлять основу 79,5 % биомассы. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в прибрежной зоне повторяла ход ее изменений, описанный ранее для северо-западной части моря.

Вертикальное распределение. Распределение фитопланктона по вертикали в СЗЧМ находится в тесной зависимости от факторов, определяющих развитие одноклеточных водорослей. Основная масса фитопланктона в теплое время года, когда вспышки развития отдельных видов происходят наиболее часто, занимает верхний слой (0—10 м) пелагиали. Значительно реже, при общем снижении численности или при смене доминирующих видов, фитопланктон распределялся равномерно до глубины 10 м, на мелководье — до самого дна. Резкие колебания этого показателя от 1 до 4 порядков отмечены в зонах влияния речного стока во время «цветения» воды. Различия в численности между поверхностным и придонным горизонтами возрастают от весны к лету и сокращаются осенью. Часто, особенно в зоне влияния пресных вод с возрастанием глубины, можно наблюдать послойное распределение отдельных видов, характерных для разных районов северо-западного шельфа. В приустьевых пространствах Днепровско-Бугского и Днестровского лиманов в поверхностном слое концентрируются пресноводные синезеленые и зеленые водоросли, в зоне влияния вод р. Дунай — пресноводные диатомовые и зеленые, в то время как в придонном слое фитопланктон представлен морским комплексом видов. В зоне влияния вод Дуная, вместе с которыми в море поступает большое количество минеральной взвеси, скопления клеток фитопланктона часто наблюдаются в придонном слое. Минеральная взвесь оказывает механическое и экранирующее влияние на пелагические клетки, способствует их осаждению (Иванов, 1967; Нестерова, Иванов, 2001). В районах моря, где влияния речного стока ослабевает, наблюдалось послойное распределение морского комплекса видов. Так, в сентябре 1973 г. в поверхностном слое отмечены скопления клеток *P. cordatum*, формировавшие явление «красного прилива» (Нестерова, 2001). В то же время в нижележащей водной толще интенсивно развивались диатомовые — *P. seriata*, *C. caspia*, *S. costatum*. В апреле 1983 г. в поверхностном слое моря преобладали динофитовые (*H. triquetra*,

Gyrodinium adriaticum), а в водной толще — динофитовые (*H. triquetra*) и диатомовые (*S. costatum*, *Nitzschia closterium*).

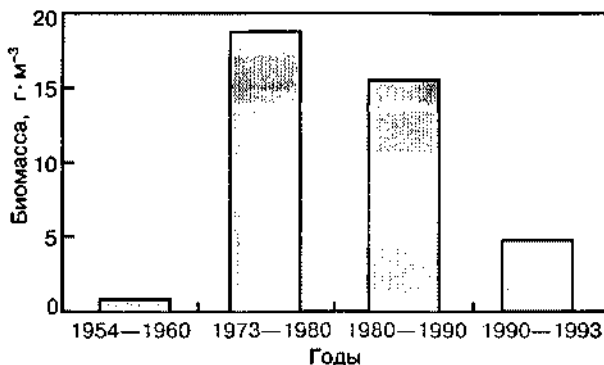
Пространственное распределение. Пространственное распределение фитопланктона СЗЧМ, как и вертикальное, меняется в зависимости от сезона года и всплеск развития отдельных видов. При значительной вариабельности численности и биомассы наиболее высокие количественные показатели фитопланктона, составлявшие миллиарды клеток в 1 м³ и граммы в 1 м³ соответственно, отмечались в зонах влияния речного стока. В этих районах происходило частое и сильное «цветение» воды, за пределами которого численность и биомасса резко уменьшалась (Black Sea, 1998). Весной скопления фитопланктона, образованные за счет интенсивного развития диатомовых морского (*S. costatum*, *P. seriata*) и пресноводного (*S. hantzschii*, *M. granulata*, *O. kisselevii*) генезиса, наблюдались в локальных районах, расположенных возле устьев рек. В летний период во время постоянного «цветения» воды повышенные концентрации фитопланктона зафиксированы на значительной части моря, расположенной между устьями Днепровско-Бугского лимана и р. Дунай. Пространственное распределение численности и биомассы, обусловленное развитием разноразмерных видов фитопланктона, не всегда совпадает. Так, в августе 1991 г. максимальное количество выявлено возле устья Днепровско-Бугского лимана, в районе которого происходило «цветение» воды, сформированное диатомовыми (*S. costatum*, *N. closterium*) и синезелеными. В зоне влияния вод Дуная и в районе Одессы это явление формировали *C. pelagica*, что привело к увеличению биомассы (Нестерова, Теренько, 1992а). Осенью площадь интенсивного развития фитопланктона, по сравнению с летним периодом, уменьшается. Вместе с тем в случае затяжного осеннего периода, как это наблюдалось в октябре 1985 г., повышенные концентрации численности и биомассы зафиксированы от устья Днепровско-Бугского лимана до устья р. Дунай.

Интенсивность развития фитопланктона в разных частях северо-западного шельфа, различающихся между собой гидрологическим и гидрохимическим режимом и влиянием материкового стока (см. ч. I, гл. 3), неодинакова. Наиболее сильное и частое «цветение» воды, сформированное *P. costatum*, *C. pelagica* (Нестерова, 2001), происходило в зоне влияния вод р. Дунай — основного источника эвтрофирования Черного моря (Зайцев и др., 1989). Показатели численности и биомассы фитопланктона в этом районе часто бывают выше (Нестерова, Теренько, 1992), чем в других районах северо-западной части моря.

В мелководных Ягорлыцком, Гендровском и Каркинитском заливах, фитопланктон которых содержит многочисленные случайно-планктонные и бентосные виды диатомовых водорослей, он развивается не столь интенсивно, как в СЗЧМ (Нестерова, 1982; Нестерова, Василенко, 1986). Следует отметить, что в Гендровском заливе усиление развития фитопланктона, предстательного пресноводными *Peridinium cinctum*, *Monoraphidium arcuatum* и *Gleocapsa minor*, наблюдалось в зоне выпуска пресных вод рисовых полей.

Межгодовые изменения. В разные периоды исследований количественные показатели развития фитопланктона СЗЧМ были неодинаковы. Наибольшая биомасса фитопланктона отмечена в 1973—1980 гг. (рис. П.3.2),

РИС. П.3.2. Динамика биомассы фитопланктона в 1954—1960 (Иванов, 1967) и 1973—1993 гг.



когда под влиянием эвтрофирования в его структуре и развитии наблюдались изменения (Нестерова, 1987), а средняя биомасса по сравнению с 1950—1960 гг. (Иванов, 1967) возросла в 17 раз. Именно в эти годы в его составе появились новые виды динофитовых (*G. comutum*, *G. adriaticum*), криптофитовая *H. fusiformis*, в число массовых вошли *H. triquetra*, *S. trochoidea*. Зарегистрировано самое большое количество (53) случаев «цветения» воды, распространявшегося более чем на половину площади СЗЧМ. Среди видов — возбудителей «цветения» воды наиболее сильными были вспышки развития *P. cordatum*, которая в сентябре 1973 г. вызывала появление на морской поверхности нового для северо-западной части моря явления «красного прилива». В этот же период впервые для данной части моря отмечено «цветение» воды, сформированное *C. pelagica* и *E. huxleyi* (Нестерова, 2001).

С 1981 по 1993 г. биомасса фитопланктона стала постепенно уменьшаться. В 1981—1990 гг. отмечено меньшее количество (44) случаев «цветения» воды, также уменьшились площадь распространения и интенсивность развития отдельных видов (*P. cordatum*, *C. pelagica*). Вместе с тем среди возбудителей «цветения» воды появились мелкоклеточные синезеленые водоросли (*Myrocystis pulverea*, *Gleocapsa minima* и др.). В 1990—1993 гг. интенсивность развития фитопланктона уменьшилась, что отразилось на средней величине биомассы, которая была минимальной. Кроме того, именно в эти годы усилилась вегетация *S. costatum*, отнесенной к индикаторам гиперэвтрофных вод (Нестерова, 2003).

В последние десятилетия подробно исследовали фитопланктон мелководной Жебриянской бухты, находящейся под влиянием вод р. Дунай (Нестерова, 1998; Нестерова, Иванов, 2001). Анализ полученных данных показал, что в бухте с конца 1980-х годов по 2003 г. происходило уменьшение биомассы и увеличение численности фитопланктона (рис. П.3.3). В его составе доминировали мелкоклеточные виды (*S. costatum*, *C. socialis*, *M. granulata*). Уменьшение биомассы фитопланктона и усиление развития

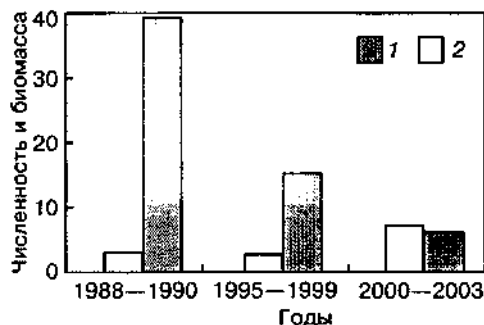


РИС. П.3.3. Динамика численности (1, 10^9 кл. · м⁻³) и биомассы (2, г · м⁻³) фитопланктона Жебриянской бухты в разные периоды исследований

S. costatum отмечено и для фитопланктона Одесского региона (Нестерова, 2003).

Таким образом, согласно данным, полученным в 1973—2003 гг., видовое разнообразие фитопланктона СЗЧМ возросло. В настоящее время он представлен 627 видами и внутривидовыми таксонами водорослей, которые относятся к 11 систематическим отделам. В составе фитопланктона появились представители новых отделов водорослей, а именно криптофитовые, пранизофитовые и воротничково-жгутиковые. Наиболее заметные изменения видового разнообразия отмечены среди диатомовых, представленных 222 видами и внутривидовыми таксонами, и динофитовых водорослей, включающих 196 видов и внутривидовых таксонов. Интенсивнее всего фитопланктон развивался в 1970-х годах, когда были отмечены максимальные значения биомассы и наиболее сильные вспышки развития отдельных видов, формировавших «цветение» воды на значительной части северо-западного шельфа.

С 1980-х годов до настоящего времени наблюдается постепенное уменьшение биомассы, сокращение случаев «цветения» воды и территорий, охваченных этим явлением, что может служить показателем ослабления влияния эвтрофирования на экосистему северо-западной части Черного моря. Вместе с тем его последствия продолжают отражаться на популяционном уровне (Нестерова, 2003а).

3.2. Прибрежная зона

Изучение состояния фитопланктона мелководных прибрежных акваторий Черного моря, а также изменений, происходящих в структуре этого сообщества, позволяют определить степень антропогенного влияния на него в настоящее время.

Материалом для анализа современного состояния фитопланктона прибрежной зоны послужили живые и фиксированные пробы, собранные в Одесском заливе и прилегающей акватории Черного моря с 1995 по 2003 г.

Видовое разнообразие. Исследования фитопланктона Одесского залива, проводившиеся в начале XX в. (Теренько, 2001; Нестерова, 2003), были продолжены в прибрежной зоне в 1960-х (Нестерова, 1974), а затем в 1980—1990-х годах (Нестерова, Теренько, 1991, 1992; Теплинская и др., 1995). В результате исследований, проведенных в 1970—1994 гг. в районе Одесского залива, выявлено 111 видов водорослей. Впоследствии изучение фитопланктона в этом районе проводили эпизодически, преимущественно в теплый (май—сентябрь) период года (Нестерова, Теренько, 2000). Общее количество его видов, отмеченных в Одесском заливе в 1994—1998 гг., составляет 195 видов и разновидностей из 6 отделов водорослей (табл. II.3.3).

При составлении современного списка микроводорослей украинского шельфа СЗЧМ были учтены современные номенклатурные изменения для многих видов с использованием известных флористических сводок (Прил. I, табл. 1.2).

В результате исследований в прибрежной зоне Одесского залива обнаружено 414 видов и 477 внутривидовых таксонов микроводорослей, включая содержащие номенклатурный тип вида, и относящихся к 8 отделам, 13 классам, 35 порядкам, 61 семейству, 141 роду (табл. II.3.4). Наибольшее ко-

ТАБЛИЦА II.3.3. Видовой состав фитопланктона прибрежной зоны Одесского залива в разные периоды исследований

Отдел	Количество видов			
	1918—1921 ^{*1)}	1954—1960 ^{*2)}	1970—1994 ^{*3)}	1994—1998 ^{*4)}
Bacillariophyta	154	69	40	59
Dinophyta	—	17	33	81
Chrysophyta	—	3	—	13
Chlorophyta	9	3	19	29
Cyanophyta	7	8	7	12
Euglenophyta	—	1	—	1
Varia	—	0	12	—
Всего	170	101	111	195

*1) Аксентьев, 1926. *2) Иванов, 1967. *3) Нестерова, 1995. *4) Нестерова, Теренько, 2000.

ТАБЛИЦА II.3.4. Систематический состав фитопланктона прибрежной зоны СЗЧМ

Отдел	Количество				
	классов	порядков	семейств	родов	видов (ввт ^{*2)}
Cyanophyta	2	<u>3</u> ^{*1)}	<u>6</u>	<u>10</u>	<u>25(28)</u>
		8,6	9,8	7,1	6,0
Chrysophyta	1	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>18</u>	<u>31(33)</u>
		8,6	6,6	12,8	7,5
Bacillariophyta	3	<u>14</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>129(158)</u>
		40,0	32,8	28,4	31,2
Cryptophyta	1	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>5</u>	<u>6(6)</u>
		2,9	3,3	3,5	1,4
Dinophyta	2	<u>8</u>	<u>19</u>	<u>33</u>	<u>148(159)</u>
		22,9	31,1	23,4	35,6
Euglenophyta	1	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>2</u>	<u>5(5)</u>
		2,8	3,3	1,4	1,2
Chlorophyta	2	<u>4</u>	<u>7</u>	<u>32</u>	<u>69(87)</u>
		11,4	11,5	22,7	16,7
Raphidophyta	1	<u>1</u>	<u>1</u>	<u>1</u>	<u>1(1)</u>
		2,8	1,6	0,7	0,2
Всего	13	<u>35</u>	<u>61</u>	<u>141</u>	<u>414(477)</u>
		100	100	100	100

*1) Над чертой — количество таксонов каждого отдела, под чертой — % общего количества обнаруженных таксонов микроводорослей.

*2) Внутривидовых таксонов.



личество таксонов зафиксировано у Dinophyta — 148 (159) и Bacillariophyta — 129 (158), что составило 35,6 и 31,2 % общего количества всех видов микроводорослей.

Наиболее объемными родами среди Bacillariophyta являлись Chaetoceros (32 вида и 7 разновидностей), среди Dinophyta — Gymnodinium (26 и 1), Protoperdinium (18 и 1) и Amphidinium (13 видов). Список содержит 105 видов, впервые указываемых для СЗЧМ, из них 49 — новые для всего Черного моря. Наибольшее их количество отмечено среди динофитовых водорослей — 37 видов и 5 разновидностей.

Массовые виды фитопланктона (доминанты и субдоминанты) во многом определяют структуру морских планктонных сообществ, уровень их продуктивности и отражают качество вод. На основе долгопериодных наблюдений (1995—2003) рассмотрена сезонная сукцессия в сообществе фитопланктона и выделены комплексы доминирующих и субдоминирующих видов (табл. П.3.5).

ТАБЛИЦА П.3.5. Видовой состав комплексов фитопланктона прибрежной зоны Одесского залива

Сезон	Соленость, ‰	Доминанта	Вид-субдоминанта
Пресноводный и пресноводно-солонатоводный комплекс			
Зима—весна	6,2—12,0	<i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Stephanodiscus socialis</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>Chaetoceros karianus</i>	<i>Chaetoceros fallax</i> , <i>C. muelleri</i> , <i>C. heterovalvatus</i> , <i>C. wighamii</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. granulata</i> var. <i>angustissima</i> , <i>Diatoma elongatum</i> , <i>D. vulgare</i> , <i>Monoraphidium arcuatum</i> , <i>Scenedesmus quadricauda</i> , <i>Euglena viridis</i>
Лето—осень	9,1—13,4	<i>Chaetoceros subtilis</i> var. <i>abnormis</i> f. <i>simplex</i> , <i>Oscillatoria kisselevi</i> , <i>Spirulina laxissima</i>	<i>Cyclotella kuetzingiana</i> , <i>C. meneghiniana</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Chaetoceros muelleri</i> , <i>Nitzschia holsatica</i> , <i>Monoraphidium arcuatum</i> , <i>Kirchneriella lunaris</i> , <i>Oocystis borgeri</i> , <i>Scenedesmus quadricauda</i> , <i>Anabaena aphanizomenoides</i> , <i>A. spiroides</i> , <i>Spirulina tenuissima</i> , <i>Merismopedia minima</i> , <i>Gleocapsa minima</i>
Морской и солонатоводно-морской комплекс			
Зима—весна	14,0—17,8	<i>Skeletonema costatum</i> , <i>Chaetoceros simplex</i> var. <i>calci-trans</i> , <i>C. rigidus</i> , <i>Heterocapsa triquetra</i> , <i>Eutreptia lanowii</i> , <i>Thalassiosira nordenskioldii</i>	<i>Chaetoceros simplex</i> , <i>C. similis</i> f. <i>solitarius</i> , <i>C. socialis</i> , <i>Ditylum brightwellii</i> , <i>Licmophora ehrenbergii</i> , <i>L. dalmatica</i> , <i>Cylindrotheca closterium</i> , <i>Cyclotella caspia</i> , <i>Thalassiosira parva</i> , <i>T. baltica</i> , <i>Amphidinium acutissimum</i> , <i>Protoperdinium bipes</i> , <i>P. pellucidum</i> , <i>Ebria tripartita</i>
Лето—осень	14,0—17,4	<i>S. costatum</i> , <i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Pseudonitzschia seriata</i> , <i>Leptocylindrus danicus</i> , <i>Cerataulina pelagica</i> , <i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>P. micans</i> , <i>Gymnodinium sanguineum</i> , <i>Emiliania huxleyi</i>	<i>Heterocapsa triquetra</i> , <i>Leptocylindrus minimus</i> , <i>Cylindrotheca closterium</i> , <i>Thalassiothrix mediterranea</i> , <i>Rhizosolenia fragillissima</i> , <i>Pseudosolenia calcaravis</i> , <i>Gyrodinium cornutum</i>

При этом показан диапазон колебаний солености в различные сезоны года, так как их сезонная смена прежде всего связана с гидрологическими факторами — изменениями солености и температуры. В Одесском заливе в течение года функционируют два типа пресноводного и пресноводно-солонатоводного, а также морского и солонатоводно-морского комплексов — холодноводный (зима—весна) и тепловодный (лето—осень). Для каждого из указанных комплексов характерны свои доминирующие виды, которые часто являются возбудителями «цветения» воды в различные сезоны года.

Основу холодноводного пресноводного и пресноводно-солонатоводного сообществ составляет комплекс мел ко клеточных центрических диатомовых — *Skeletonema subsalsum*, *Stephanodiscus socialis*, *S. hantzschii*, часто вызывающих «цветение» воды в зимний и ранневесенний периоды. Заметим, однако, что состав преобладающих видов по годам может меняться. Так, в феврале 1995 г. «цветение» воды вызывали *Chaetoceros rigidus* ($13,0 \cdot 10^6$ кл. дм^{-3}), в феврале 1998 г. — *Skeletonema costatum* ($50,6 \cdot 10^6$ кл. $\cdot \text{дм}^{-3}$), в феврале 2000 г. — *S. socialis* ($5,9 \cdot 10^6$ кл. $\cdot \text{дм}^{-3}$). Доминирующими видами морского и солонатоводно-морского комплексов (лето—осень) являются *S. costatum*, *Leptocylihdms danicus*, *Prorocentmm cordatum*, *Emiliania huxleyi* и др. (табл. П.3.5). Однако в июле 1998 г. среди массовых видов регистрировались *S. costatum* ($36,6 \cdot 10^6$ кл. $\cdot \text{дм}^{-3}$) и *P. cordatum* ($1,0 \cdot 10^6$ кл. $\cdot \text{дм}^{-3}$), а в июле 1999 г. — *L. danicus* ($4,9 \cdot 10^6$ кл. $\cdot \text{дм}^{-3}$) и *E. huxleyi* ($0,9 \cdot 10^6$ кл. $\cdot \text{дм}^{-3}$).

За период наблюдений 26 видов микроводорослей, относящихся к 4 разным отделам, регистрировались в числе видов, которые вызывают «цветение» воды в Одесском заливе (табл. П.3.6). Степень доминирования видов составляла 27,0—98,8 % общей численности и 23,2—91,1 % общей биомассы фитопланктона. Высокие показатели доминирования на фоне относительно низких значений суммарной численности фитопланктона отмечены у *Chaetoceros similis* f. *solitarius* — 27,1 %, *C. simplex* var. *calcitrans* — 30,3, *C subtilis* var. *abnormis* f. *simplex* — 32,5, *Cylindrotheca closterium* — 46,6, *Leptocylihdms minimus* — 53,5 %.

Таким образом, состав массовых видов водорослей, а также уровень их количественного развития определяет величину биомассы фитопланктона в целом и отражает трофический статус водных масс. Установлено, что в эвтрофных и гиперэвтрофных водах доминирует комплекс мелких центрических диатомовых водорослей (*S. subsalsum*, *S. costatum*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Chaetoceros socialis*, *C rigidus*).

Известно, что с возрастанием степени эвтрофирования и загрязнения вод повышается роль видов, способных к миксотрофному или гетеротрофному питанию и имеющих высокую скорость роста при отсутствии биогенного или органического лимитирования. Следует отметить, что в последние годы в прибрежной зоне все чаще наблюдается массовое развитие миксотрофных (*Gymnodinium sanguineum*, *Ceratium furca*) и гетеротрофных (*Gyrodinium comutum*, *Polykrikos schwartzii*) видов динофлагеллят, что является показателем высокого органического загрязнения данной акватории (Теренько, Курилов, 2001).



ТАБЛИЦА II.3.6. Доминирующие виды фитопланктона, вызывающие «цветение» воды в Одесском заливе Черного моря

Вид	Дата	N , 10^6 кл. · дм ⁻³	B , г · м ⁻³	t , °C	S , ‰
Bacillariophyta					
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cl.) Hendeу	VIII.1998	1,7	16,0	22,2	14,2
<i>Chaetoceros karianus</i> Grun.	V.1998	2,5	0,1	13,6	8,3
<i>C. simplex</i> var. <i>calcitrans</i> Pauls.	VIII.1999	1,2	0,2	23,0	12,5
<i>C. rigidus</i> Ostf.	II.1995	13,0	7,8	3,0	14,9
<i>C. socialis</i> Pr.—Lavr.	IX.1999	0,45	0,4	20,6	16,0
<i>C. subtilis</i> var. <i>abnormis</i> f. <i>simplex</i> Pr.—Lavr.	VI.1999	6,0	0,9	24,0	13,4
<i>Cyclotella caspia</i> Grun.	VI.1999	4,4	2,9	24,0	13,8
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reim. et Lew.	VI.1999	0,59	0,4	24,0	13,8
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cl.	VI.1998	2,5	2,3	20,5	12,9
<i>L. minimus</i> Gran	X.1998	0,5	0,2	16,5	11,6
<i>Pseudonitzschia delicatissima</i> (Cl.) Heiden	VIII.1998	0,57	0,1	23,2	15,0
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schul.) Sandstrom	VI.1998	0,41	57,2	20,5	12,9
<i>Rhizosolenia fragilissima</i> Bergon.	VI.1998	12,2	60,3	20,5	12,9
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev) Cl.	II.1998	50,6	24,3	4,0	12,5
	VII.1998	25,8	8,0	25,4	11,9
<i>S. subsalsum</i> (A. Cl.) Bethge	XI.1998	1,2	0,5	5,8	10,0
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	V.1998	0,93	1,5	15,2	7,0
<i>Stephanodiscus socialis</i> Makar. et Pr.—Lavr.	II.2000	4,9	6,9	2,0	7,5—
<i>Thalassiosira nordenskioldii</i> Cl.	III.1999	0,46	0,9	5,0	6,2
Dinophyta					
<i>Prorocentrum micans</i> Ehr.	IX.1999	15,4	135,6	20,8	15,1
<i>P. cordatum</i> (Ostf.) Dodge.	VI—VII.1998	5,6	10,6	22,0— 27,0	10,6
<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Stein	IV.1999	1,3	13,5	14,0	13,0
<i>Gymnodinium sanguineum</i> Hirasaka	X—XI.2000	0,78	70,0	25,0— 26,0	9,7
<i>Gyrodinium cornutum</i> (Pouch.) Kof. et Sw.	VI.1998	0,5	0,5	20,5	12,9
<i>Lingulodinium polyedrum</i> (Stein) Dodge	X.1999	0,9	41,1	20,8	14,8
Chrysophyta					
<i>Emiliania huxleyi</i> (Lohm.) Hay et Mohler	VII.1999	0,86	0,1	26,0	17,2
Euglenophyta					
<i>Eutreptia lanowii</i> Steuer	IV.1999	1,1	2,0	9,0	11,0

Примечание. N — численность, B — биомасса вида, t — температура морской воды, S — соленость.

За период исследований в Одесском заливе и прилегающей акватории отмечено 34 случая «цветения» воды, вызванных 26 видами микроводорослей. Анализируя изменение количества возбудителей этого явления в многолетнем аспекте, можно отметить его возрастание. Так, в 1960-х годах «цветение» воды в СЗЧМ формировали 14 видов (Иванов, 1967, 1982), в 1970-х - 20, в 1980-х - 24 (Нестерова, 2001), а в 1990-х - 26 видов микроводорослей. Такие виды, как *S. socialis*, *Chaetoceros subtilis* var. *abnormalis* f. *simplex* (Bacillariophyta), *Heterocapsa triquetra*, *G. sanguineum* (Dinophyta), *E. huxley* (Chrysophyta) ранее не отмечались среди массовых. В то же время с 1970-х к 1990-м годам частота «цветения» уменьшилась вдвое, а также значительно снизилась интенсивность вспышек развития отдельных видов фитопланктона.

Таким образом, изменения, отмеченные в фитопланктоне Одесского залива за последние годы, в значительной степени обусловлены антропогенным эвтрофированием вод, а частое ранневесеннее «цветение» воды в исследуемой акватории связано с влиянием опресненного гидрофронта Днепровско-Бугского лимана.

Сезонные изменения. Диатомово-динофитовый комплекс доминировал во все сезоны года, и только в отдельные весенние месяцы возрастало количество зеленых и синезеленых водорослей. Анализ соотношения численности систематических групп фитопланктона за период исследований показал, что зимой и весной доминировали диатомовые водоросли — 87—94 и 61—74 % соответственно (табл. II.3.7). Значительную часть планктона в весенний период составляли золотистые (23 %) и динофитовые (16 %). Летом на фоне массового развития диатомей (57—85 %) зеленые, синезеленые и эвгленовые (15 %) несколько уступали динофитовым, доля которых достигала 21 % общей численности всех микроводорослей. В осеннее время роль динофитовых в фитопланктоне возрастала до 15 %, золотистых — до 11—35, зеленых, синезеленых и эвгленовых — до 19 %.

ТАБЛИЦА II.3.7. Сезонная динамика (% общего фитопланктона) показателей развития диатомовых и динофитовых водорослей

Год	Зима		Весна		Лето		Осень		Среднее значение	
	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>
<i>Численность</i>										
1986	—	—	81,65	0,60	65,30	5,00	—	—	73,48	2,80
1998	86,95	1,33	61,39	7,81	68,85	21,10	65,08	15,40	70,57	11,41
1999	92,48	1,52	66,82	15,64	84,85	8,49	88,54	5,73	83,17	7,85
2001	93,82	1,55	73,89	10,99	57,06	3,63	40,52	3,71	66,32	4,97
<i>Биомасса</i>										
1986	—	—	21,70	7,0	80,10	31,00	—	—	50,90	19,00
1998	98,00	1,96	38,33	27,32	66,91	29,89	20,10	64,56	55,84	30,93
1999	87,95	10,34	24,04	75,36	72,58	23,03	73,01	14,88	64,40	30,90
2001	69,54	28,23	25,46	70,15	23,04	25,53	45,11	41,61	40,79	41,38

Примечание. *B* — диатомовые, *D* — динофитовые водоросли. Тут и в табл. II.3.8, II.3.13: (—) — определение не проводилось.

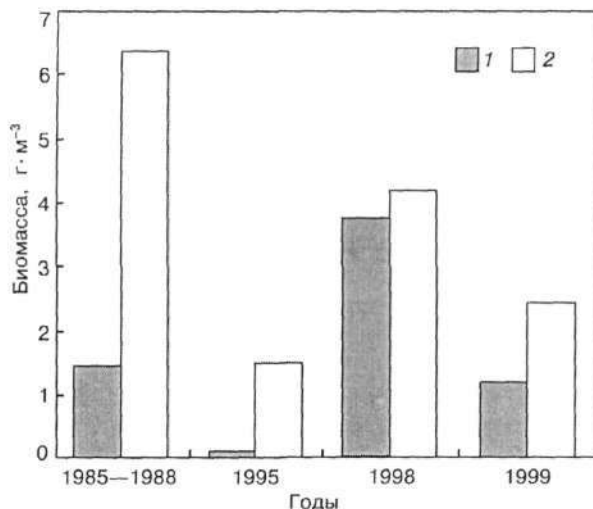


РИС. П.3.4. Динамика биомассы фитопланктона в Одесском заливе весной (1) и осенью (2) 1985-1988 гг. (по данным Д.А. Нестеровой и Л.М. Теренько), 1995 г. и 1998—1999 гг. (собственные данные)

В зимний период доминирование биомассы диатомовых (более 90 %) было значительным. Летом доля динофитовых составляла около 30 % общей биомассы фитопланктона. Также наблюдалось увеличение их биомассы в весенний (до 75 %) и осенний (до 65 %) периоды. Осенью в фитопланктоне доля золотистых водорослей возрастала до 11—35 %.

Анализируя вклад динофитовых водорослей в общую численность и биомассу фитопланктона прибрежной зоны Черного моря, можно отметить значительное увеличение их роли в последние годы, по сравнению с 1980-ми годами, в весенний (57,6 %) и осенний (40,35 %) периоды и уменьшение — в летний (26,15 %). Это связано со сменой доминирующих видов динофлагеллят. Так, если в предыдущие годы преобладала *P. cogdatum* (лето), то в настоящее время — *H. triquetra* (весна и осень) и *G. sanguineum* (осень).

Сравнительная характеристика структурных показателей сообществ прибрежного фитопланктона свидетельствует о тенденции снижения биомассы с середины 1980-х к концу 1990-х годов практически в 2 раза (рис. П.3.4).

Таким образом, сообщество прибрежного фитопланктона современного периода характеризуется частой сменой доминирования видов, изменением соотношения крупно- и мелкоклеточных форм в сторону увеличения доли последних, наличием зимних «цветений» микроводорослей, повышением частоты колебаний количественных показателей. Изучение количественных параметров развития всего фитопланктона, а также отдельно взятых индикаторных видов микроводорослей показало, что прибрежная зона в последние годы характеризуется как эвтрофная, имеет устойчивые тенденции к стабилизации и снижению трофности. Уменьшение биомассы прибрежных планктонных сообществ свидетельствует о позитивной тенденции восстановления их естественных сукцессионных процессов.

3.3. Функциональные показатели

Особенности гидрологической структуры СЗЧМ (см. ч. I, гл. 2) определяют как количественное развитие, так и физиологическое состояние фитопланктонных сообществ. Наиболее значимым интегральным показателем функциональной активности фитопланктона является уровень первичной продукции (ПП) (Морозова-Водяницкая, 1950; Пицык, 1954; Сорокин, 1962, 1964; Иванов, 1967; Финенко, 1967, 2001).

3.3.1. Первичная продукция

Первые исследования, проведенные в 1960-е годы, показали, что более половины органического вещества в Черном море синтезируется в прибрежных районах, в том числе и в северо-западной части (около 16 % площади). Согласно данным Ю.И. Сорокина и 3.3. Финенко, ПП в этом районе достигает $1-2 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Сорокин, 1960, 1964; Финенко, 1967). На основе теоретических расчетов Л.К. Грузов и Г.П. Маштакова ретроспективно проследили годовую динамику ПП в 1960—1980-е годы. На хронограмме выделен высокопродуктивный период в середине 1960-х годов с максимальными для СЗЧМ величинами ПП ($1-5 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). С начала 1970-х годов уровень первичного продуцирования существенно снижается, но в феврале 1976—1979 гг. отмечены мощные вспышки фотосинтетической активности. В 1975—1980 гг. продукция оценивается в $100-500 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сезон}^{-1}$ (сезон — 212 дней, с февраля по декабрь) (Грузов, Маштакова, 1983). По результатам, полученным в ходе последующих крупномасштабных комплексных съемок, ПП в 1980-е годы в глубоководных районах СЗЧМ составляла $100-150 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Закономерности пространственного распределения ПП, при значительных колебаниях во времени, в целом не претерпевают существенных изменений. Ю.И. Сорокин, отмечая недостаточное изучение этого показателя в Черном море, ввел ряд поправок в данные, полученные разными авторами, и показал, что значение ПП должно быть в 1,5—1,7 раза больше приведенных в литературе (около $200-250 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$). Если же принять во внимание рост в эти годы биомассы фитопланктона, то средним значением ПП открытой части Черного моря следует считать не менее $200 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, а в СЗЧМ — как минимум $300 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Суточные значения ПП для СЗЧМ и районов высокой продуктивности при этом оценивались в диапазоне $0,7-3,0 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Сорокин, 1982). Результаты свидетельствовали об интенсификации в 1980-е годы процессов продуцирования фитопланктона и эвтрофировании данного района.

Данные, полученные в начале 1980-х годов ОФ ИнБЮМ, позволяют указать среднее значение ПП в осенне-весенний период, которое при колебаниях от 0,05 до 7,0 составляет $0,5 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Максимальное значение ПП в этот период зафиксировано в приустьевой зоне р. Дунай — $7,0 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Начатые в 1989 г. систематические измерения уровня ПП в Одесском регионе выявили некоторый рост средних величин, который можно отне-



сти как за счет более полного массива полученных данных, так и за счет непосредственного роста этого показателя в исследованных акваториях. Значение ПП в период с 1989 по 1999 г. находилось в диапазоне 0,05—9,9, в среднем около $1,8 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. В целом прослеживается тенденция к увеличению ПП во всех изучаемых районах в 1980—1990-х годах с дальнейшей стабилизацией этого показателя к концу исследуемого периода (табл. II.3.8).

Динамика показателей продуктивности определяется как сезонной изменчивостью функциональной активности, так и неоднородностью пространственного распределения фитопланктона. Для первой характерно весеннее, летнее и осенне-зимнее повышение продукции. Однако учитывая то, что популяции фитопланктона имеют сложную структуру с постоянной сменой фаз развития, сезонные исследования, проведенные в зависимости от календарных сроков, не всегда четко отражают динамику их физиологического состояния и продукционный статус. Отклонения от указанной схемы наблюдаются в аномальные по погодным условиям годы. Так, в 1998—1999 гг. наибольшее значение ПП зафиксировано в конце июля — начале августа. На возможность подобных сдвигов в пиках продуктивности указывалось и ранее. В начале 1980-х годов было показано, что в случае теплой зимы возможно круглогодичное «цветение» фитопланктона с наиболее высокой биомассой летом (Нестерова, 1990).

Теоретически обосновано, что в летний период при высоких температурах и инсоляции мелководный северо-западный шельф должен быть значительно продуктивней, чем в осенние месяцы (Ведерников, 1989).

Пространственное распределение ПП в эти годы характеризуется достаточно однородными величинами валовой продукции при относительно высоких значениях чистой продукции в открытых частях Одесского района (рис. II.3.5). Средние показатели за весь период исследований выше на станциях в открытых частях исследуемого района, хотя максимальные значения регистрируются на прибрежных станциях, где внутрисезонная динамика и годовой уровень ПП не ограничены биогенным питанием. Вне зависимости от наметившейся положительной тенденции глубоководные акватории Одесского района по характеру функционирования продолжают сохранять черты, свойственные эвтрофным экосистемам (Скрипник,

ТАБЛИЦА II.3.8. Динамика первичной продукции ($\text{г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) в СЗЧМ

Район	Период		
	1981 г., весна	1990—1995, весна	1995—1999, весна
Станции			
прибрежные	0,7—1,5	0,1—4,8	0,05—5,0
мористые	0,36—0,40	0,2—5,4	0,5—4,7
Приустьевые районы			
р. Дунай	1,1—7,0	2,5—3,0	5,0—9,9
р. Днепр	1,5	—	—
р. Днестр	0,8	0,8—1,5	2,0

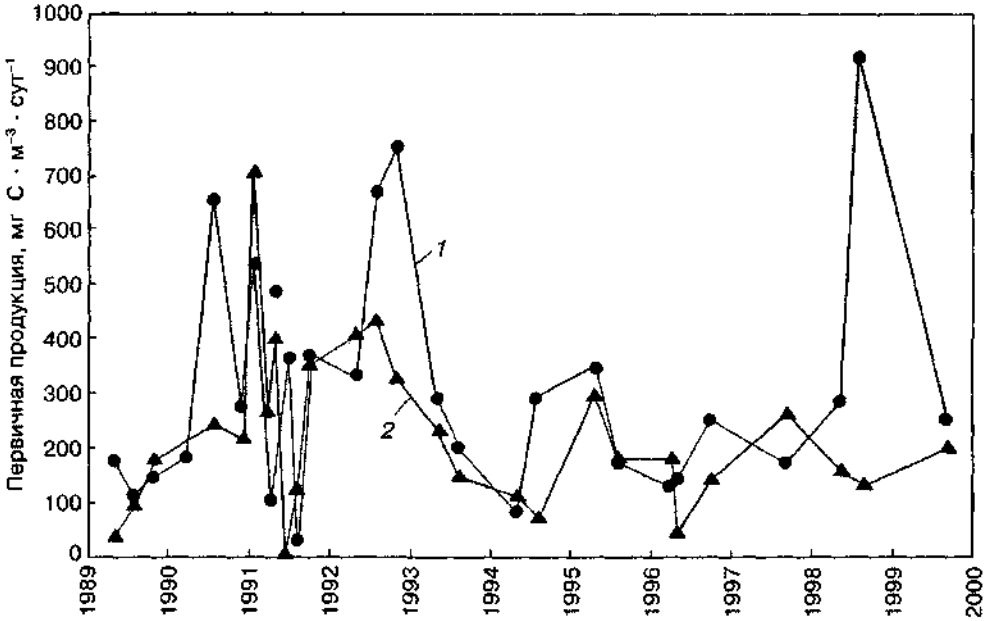


РИС. П.3.5. Динамика средней суммарной валовой первичной продукции за весь период исследований (январь 1989—1999 гг.). Горизонт: 1—поверхностный; 2—придонный

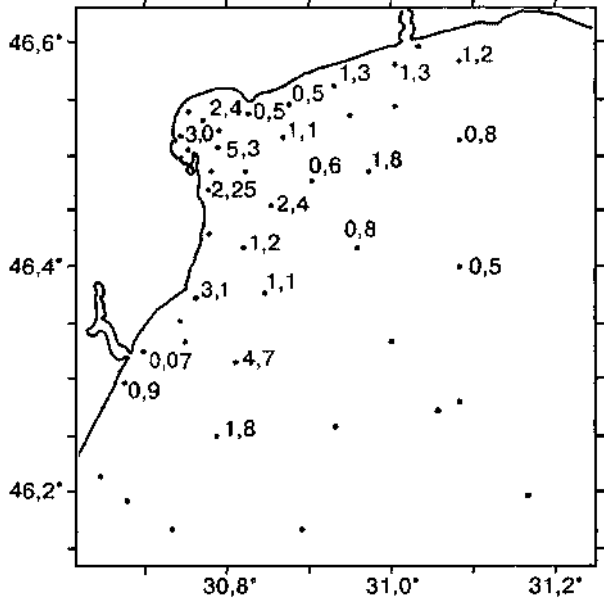


РИС. П.3.6. Пространственное распределение валовой первичной продукции ($г\ C\ м^{-2} \cdot сут^{-1}$) в Одесском районе СЗЧМ (весенние съемки) в 1995—1998 гг.

2000). В прибрежной зоне Одесского залива, особенно на участках, отделенных берегозащитными сооружениями, на фоне высоких значений валовой ПП в целом, летом, при большом притоке аллохтонного органического вещества, наблюдается нарушение баланса процессов продукции и деструкции. В ряде случаев ПП не регистрировалась аналитическим методом,

который мы применяли, хотя определяемые концентрации хлорофилла «а» указывали на высокую биомассу фитопланктона.

Максимальные концентрации кислорода, связанные с продуцирующей деятельностью фитопланктона, отмечены в поверхностном слое. Это, как и динамика средней суммарной продукции по горизонтам, указывает на ослабление фотосинтеза в придонном горизонте из-за характерной для СЗЧМ мутности вод (рис. П.3.6). Резкое пространственное снижение продуктивности обусловлено береговыми точечными источниками загрязнения.

Сравнительный анализ корреляции уровня ПП и факторов среды указывает на то, что до 1997 г. наибольшие величины отрицательной корреляции связывали ПП и БПК (-0,41), ПП и Си (-0,39), ПП и Cd (-0,36), ПП и Ni (-0,22). В 1998—2000 гг. ПП изменяется в том же направлении, что и концентрации реактивных форм азота и фосфора в воде. Отмечена достоверная корреляция ПП и температуры (+0,32), а также ПП и солености (-0,13), снижающей скорость минерализации органического вещества и, следовательно, оборачиваемость биогенных элементов, что в целом сказывается на видовой структуре фитопланктона. Исходя из показателей ПП, можно говорить об увеличении толерантности тотального фитопланктона к действию тяжелых металлов. На некоторых станциях регистрируются как высокие концентрации металлов, в частности меди, так и высокие показатели продукции. Механизм влияния меди в этих случаях соответствует действию микроэлементов. Лишь на нескольких точках, где локально наблюдается постоянно высокое загрязнение Си²⁺ и Cd²⁺, сохраняется тенденция прежних лет. В целом для годового формирования ПП в последнее время показано ослабление роли антропогенных составляющих средовых воздействий, обусловленное снижением антропогенной нагрузки на северо-западный шельф в конце 1990-х годов.

Таким образом, в настоящее время средний уровень ПП в исследованном районе приближается к $2,25 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, с характерным для его динамики смещением сезонных пиков в отдельные годы. К наметившейся в последнее время положительной тенденции в формировании ПП следует отнести увеличение чистой продукции фотосинтеза в открытых частях Одесского района СЗЧМ. Вне зависимости от положительных тенденций процесса ПП северо-западная часть моря и в особенности Одесский район по характеру функционирования фитопланктонных сообществ сохраняет негативные черты, свойственные эвтрофным экосистемам.

Авторы выражают благодарность Н.Г. Волошиной, Е.Ю. Михалечко, С.А. Саркисовой, которые в разные годы работали над этой тематикой.

3.3.2. Пространственно-временная характеристика хлорофилла «а»

Изучение фотосинтетических пигментов фитопланктона в СЗЧМ было начато в 1960-х годах на основании результатов 18 экспедиций, проведенных в этом районе с 1979 по 1989 г. Выявлено, что средние сезонные значения хлорофилла «а» варьируют от 0,6 до 23,5 при зафиксированном максимуме $62,9 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (приустьевое взморье Днепровско-Бугского лимана,

ТАБЛИЦА П.3.9. Концентрация хлорофилла «а» ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) в различных районах

Сезон	Район			
	Приднестровский	Придунайский	Приднепровско-Бугский	Дунай-Днестровское междуречье
Весна	0,45 — 46,5	1,3 — 41,2	0,75 — 59,0	0,2 — 24,2
	23,5	20,2	11,3	6,1
Лето	0,66 — 18,6	1,3 — 34,7	0,39 — 62,9	0,08 — 41,6
	5,0	12,1	10,3	5,3
Осень	0,1 — 25,0	0,1 — 4,3	0,2 — 22,2	0,1 — 15,4
	10,3	2,1	7,1	2,4

Примечание. Над чертой — диапазон, под чертой — среднее значение.

июнь 1989 г.). Максимальные концентрации хлорофилла «а» характерны для контактных зон — поверхностного микрослоя, зон гидрофронтон. По мере удаления от берега они уменьшаются на 1–2 порядка.

Существенное влияние на распределение хлорофилла «а» в СЗЧМ оказывают речные системы. В результате стимулирования продукционного процесса биогенными веществами речного стока в приустьевых зонах этой части моря наблюдается повышенная концентрация фотосинтетических пигментов. Наибольшие среднегодовые концентрации хлорофилла «а» отмечены для приднестровского и придунайского районов (табл. П.3.9). Район Дунай-Днестровского междуречья находится за пределами прямого влияния речного стока и характеризуется более низкими (в среднем в 2 раза) значениями.

С учетом особенностей многолетней динамики фотосинтетических пигментов для СЗЧМ можно выделить три периода эвтрофирования. На протяжении первого (1960-е годы) средние значения концентрации хлорофилла «а» соответствуют мезотрофным водам. Отмечено наличие четко выраженных максимумов весной и поздней осенью. Период 1980-х годов характеризуется повышением среднегодовых значений концентрации хлорофилла «а». Максимальные величины отмечены в весенний и позднелетний периоды ($6,3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в мае и $7,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в сентябре). В связи со значительным увеличением его концентрации летом исчезли четко выраженные весенний и осенний пики. Начиная с середины 1990-х годов до настоящего времени отмечена тенденция к снижению концентрации хлорофилла «а», а также возврат к двухвершинной сезонной динамике, свойственной периоду 1960-х годов.

3.3.3. Морфофункциональные показатели фитопланктона

Начавшиеся в 1970-е годы исследования взаимосвязей морфологических, структурных и функциональных параметров водорослей макрофитобентоса и фитопланктона (Sournia, 1982; Хайлов, Парчевский, 1983; Миничева, 1989, 1991; Хайлов и др., 1992; Никонова, 1996) способствовали развитию морфофункционального направления в изучении закономерно-



стей организации водной растительности. На основе этих исследований был разработан комплекс морфофункциональных характеристик одноклеточных и многоклеточных водорослей (Миничева и др., 2003). Один из ключевых показателей этого комплекса — удельная поверхность (S/W). Удельная поверхность клетки характеризует взаимосвязь морфологии и функции водного растения, использующего поверхность в качестве биогеохимического контура трансформации вещества. Показатели удельной поверхности популяций (видов) $(S/W)_n$ и таксономических отделов $(S/W)_m$ фитопланктона указывают на экологическое разнообразие морфофункциональных параметров этих таксономических единиц, присущее району и периоду исследований. Морфофункциональным показателем, характеризующим интенсивность потока вещества и энергии, который проходит через автотрофное сообщество в 1 м^3 водной толщи, является индекс поверхности сообщества (ИП_с) (Миничева и др., 2003). Приведенные в данном разделе результаты исследований $(S/W)_u$ и $(S/W)_{тo}$ получены для северо-западной части моря и прилегающих водоемов в период с 1999 по 2004 г. Показатели ИП_с и ИП_{тo} анализируются для прибрежной зоны Одессы с 2000 по 2001 г.

Значения удельной поверхности $(S/W)_n$ разноразмерных популяций фитопланктона в районе исследований изменялись от $157,1 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$ у динофитовой *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka до $5804,4 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ у синезеленой *Merismopedia minima* G. Beck. В табл. П.3.10 приведены морфофункциональ-

ТАБЛИЦА II. 3.10. Внутрипопуляционная изменчивость удельной поверхности ($\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) доминирующих видов фитопланктона СЗЧМ и прилегающих водоемов

Вид	$(S/W)_n$	$(S/W)_{\max}$	$(S/W)_{\min}$	$(S/W)_{\max}/(S/W)_{\min}$
Bacillariophyta				
<i>Bacillaria paradoxa</i> Grmel	873,8	1470,5	374,0	3,9
<i>Pseudonitzschia delicatissima</i> Cl. Heiden.	1758,2	3871,6	959,0	4,0
<i>Navicula pennata</i> A.S. var <i>pontica</i> Mer.	732,7	1398,8	277,8	5,0
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schul.) Sandstrom	362,1	738,4	139,5	5,2
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reimanet Lewin	2209,1	5094,5	588,0	8,6
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl.	1416,7	5000,0	444,4	11,2
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cl.) Hendey	510,1	1413,3	65,9	21,4
Dinophyta				
<i>Prorocentrum micans</i> Ehr.	290,2	650,0	174,9	3,7
<i>Gymnodinium sanguineum</i> Hirasaka	157,0	379,7	87,4	4,3
<i>Diplopsalis lenticula</i> (Bergh.) Schill.	274,6	535,7	113,0	4,7
<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Stein	386,0	838,5	149,4	5,6
Chlorophyta				
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berk.) Kom-Legn.	2808,5	6004,8	1072,2	5,6
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb.	720,8	1600,0	282,3	5,6
Цианопхита				
<i>Oscillatoria</i> sp.	1667,1	2857,1	800,0	3,5
<i>Merismopedia punctata</i> Meyen B	2698,1	4285,7	1200,0	3,5

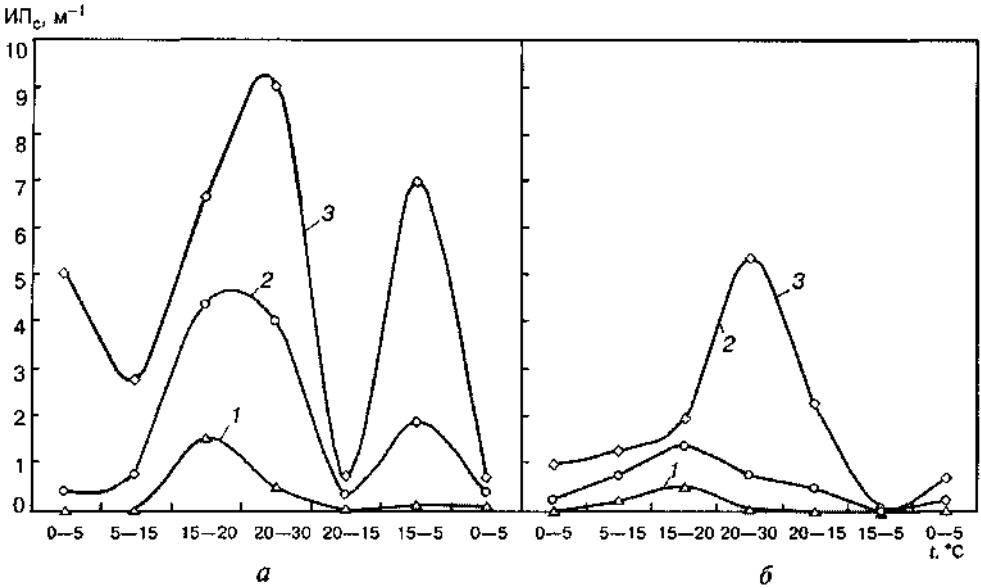


Рис. П.3.7. Сезонная динамика индекса поверхности сообщества фитопланктона прибрежной зоны Одессы (в районе 8-й станции Большого Фонтана) в 2000 (а) и 2001 (б) гг.
Значение: 1 — минимальное; 2 — среднее; 3 — максимальное

ные характеристики 15 видов фитопланктона. В соответствии с возрастанием удельной поверхности доминирующие в районе исследований таксономические отделы фитопланктона, к которым относятся данные виды, можно расположить в следующем порядке: динофитовые (Dinophyta), диатомовые (Bacillariophyta), зеленые (Chlorophyta), синезеленые (Cyanophyta) (табл. П.3.11).

Исследования связи индексов поверхности сообществ фитопланктона с валовой первичной продукцией и концентрацией хлорофилла «а» выявили линейную зависимость между данными показателями, характеризующуюся высокими значениями коэффициентов корреляции (0,87 и 0,7 соответственно). Это позволяет рассматривать ИП_с в качестве характеристики продукционных параметров фитопланктонного сообщества.

В 2000 г. среднее значение ИП_с в прибрежной зоне Одессы составило 1,52, что в 3 раза выше такового (0,51) в 2001 г., в связи с чем динамика среднесезонных значений этого показателя имеет различный характер. В 2000 г.

ТАБЛИЦА П.3.11. Характеристика удельной поверхности ($m^2 \cdot \mu g^{-1}$) таксономических отделов фитопланктона СЗЧМ и прилегающих водоемов

Таксон	$(S/W)_{\text{ср}}$	$(S/W)_{\text{max}}$	$(S/W)_{\text{min}}$	$(S/W)_{\text{max}}/(S/W)_{\text{min}}$
Dinophyta	316,38	1262,64	41,64	30,32
Bacillariophyta	944,04	8951,13	59,72	149,88
Chlorophyta	1519,59	6004,80	247,02	24,30
Cyanophyta	2552,79	12 000,00	281,69	42,60

отмечалось два пика ИП_с: в летний (15–20 °С и 20–30 °С) и позднесенный (5–15 °С) периоды (рис. 11.3.7); среднесезонные значения составляли соответственно 4,37 и 1,83. В 2001 г. динамика ИП_с имела вид одновершинной кривой. Максимальное значение этого показателя (1,39) зафиксировано в начале лета (15–20 °С), а позднесенный период характеризовался наиболее низким (0,02) значением ИП_с.

Использование комплекса морфоструктурных показателей расширяет возможности исследований фитопланктона, позволяя оценивать интенсивность функционирования сообществ на основании морфометрических параметров составляющих их клеток.

3.4. Экотоксикологические исследования

Исследование влияния ксенобиотиков на экосистему СЗЧМ в основном касается веществ, загрязнение которыми носит глобальный характер. Немногочисленные работы по изучению влияния активных окислителей посвящены санитарно-гигиеническим аспектам проблемы в этом регионе (Mokienko et al., 1989; Strikalenko et al., 1989; Мокиенко, 1992; Мокиенко, Сиденко, 2000). Экологическая опасность вследствие применения активных окислителей обусловлена тенденцией увеличения сброса хлорированных сточных вод в морские водоемы с очистных сооружений крупных городов и ростом сбросов с локальных источников, в частности с судов. Проведенные в ряде стран исследования показали, что применение активного хлора и его производных оказывает резко негативное воздействие на морские экосистемы.

3.4.1. Кинетика активного хлора в морской среде

Химический состав хлорированных пресных вод интенсивно изучался с начала XX в. и хорошо представлен в литературе (Brook, Vacer, 1972). Попытка описать поведение активного хлора в морской воде выявила существенные отличия механизмов и кинетики от аналогичных процессов в пресных водах (Duursma, Parsi, 1972; White, 1972; Wickins, Helm, 1981; Garrett, Laylor, 1995).

Специфичность поведения хлора в морской воде связана, в первую очередь, со значительным количеством в ней бромид-ионов, а также отличием состава органических веществ от гумуса пресных вод (Рясинцева и др., 1984). Строгое описание кинетики превращений хлора затруднено ввиду многообразия его реакций с минеральными и органическими веществами морской воды и отсутствием констант скоростей их распада. Ряд авторов предложили упрощенную схему для морских вод, не включающую подробного описания процессов взаимодействия галогенов с органическими веществами, которая в общем виде дает представление о протекающих процессах. В морских водах кроме смеси хлора, хлорноватистой кислоты, гипохлорит-иона, неорганических и органических хлораминов и других веществ, характерных для пресных вод, в качестве окислителя во всех видах соединений может выступать и бром (Sugam, Helz, 1983). Неорганические и органические вещества, присутствующие в морской воде, способны

участвовать в восстановлении добавленного в воду хлора, приводя к явлению, известному как «хлоропоглощаемость» («хлороемкость»), которая представляет собой разность между количеством добавленного остаточного хлора на определенный момент реакции. Деграция этого элемента на практике определяется как исчезновение аналитического указания на остаточный хлор. Существует мнение, что для морских вод более корректным при определении совокупности анализируемых соединений является термин «остаточные окислители». Кинетику связывания хлора описывают две фазы — быстрая, которая протекает в момент разбавления хлора и далее в течение минут, и медленная, развивающаяся в течение часов-дней (Рясинцева и др., 1984). Органические реакции замещения протекают медленнее, чем аналогичные реакции с неорганическими компонентами среды. В присутствии органических веществ период полураспада хлора варьирует от 0 до 15 ч. Возможно образование устойчивого хлорфенола. При хлорировании эстуарных вод, богатых коллоидным органическим веществом, основным процессом в механизме хлорпотребления является образование CO_2 . Длительное пополнение CO_2 происходит в результате гидролиза первичных продуктов окисления, так как через час свободный или высокоактивный хлор отсутствует. В экспериментах с водой разной степени солености зафиксирован более высокий выход галоформ при средней солености (Brook, Bacer, 1972; Duursma, Parsi, 1976; Wong, 1980).

3.4.2. Воздействие хлора на фитопланктон

Кинетика активного хлора определяет экологический риск при попадании его в морские воды. Основная часть работ по экотоксикологии хлора посвящена изучению воздействия этого элемента на рыб. Исследование влияния хлора на другие объекты морских экосистем немногочисленны и фрагментарны. Отмечен рост токсичности хлора при повышении уровня организации обитателей моря. Наибольшая чувствительность к токсическому воздействию наблюдается у неподвижных беспозвоночных и молоди рыб (Sugam, Hels, 1983).

Исследование воздействия активного хлора и его производных на черноморских гидробионтов начато с изучения реакций фитопланктонных сообществ СЗЧМ. Выбор в качестве объекта исследований фитопланктона обусловлен автотрофным характером его жизнедеятельности, который напрямую зависит от абиотических факторов среды (Рясинцева и др., 1981; Скрипник, 1985; Саркисова, Скрипник, 1987, 1988). Мы рассмотрели механизм воздействия на массовые виды черноморских планктонных микроводорослей как собственно активного хлора при изменяющейся освещенности, температуре и содержании основных биогенных элементов, так и комплексно с веществами, постоянно загрязняющими локальные акватории СЗЧМ.

Для решения единой задачи эксперименты проводили в следующем иерархическом порядке: серии однофакторных и факторных исследований видовой чувствительности к хлору в условиях разной освещенности и тем-

пературы. Использовали генетически гетерогенные, альгологически чистые культуры микроводорослей, выделенные из Одесского залива. Оценивали реакцию видов, принадлежащих к основным таксономическим классам черноморского планктона: *Dytilum brightwellii* (West) Gran, *Skeletonema costatum* (Grev) (Bacillariophyta); *Prorocentrum micans* Ehrenberg, *P. cordata*, *Gyrodinium fissum* (Dinophyta); *Nephrochloris salina* Cart (Xanthophyta). Эксперименты *in situ* проводили в пластиковых шарах емкостью 1 м³, размещенных в прибрежной зоне Одесского залива (Саркисова, Скрипник, 1988).

Использовали стандартные методы исследования фитопланктона, интегрально описывающие его функционирование (Унифицированные методы..., 1972; Руководство по методам..., 1980). Сложный характер физико-химической трансформации хлора в морской воде и отсутствие чувствительных методов определения продуктов его превращений обусловили то, что интегральный токсический эффект отнесен к разбавлениям от начальной суммарной концентрации свободного хлора, которая составляет 3,7 мг • дм⁻³.

Видовая чувствительность морских микроводорослей. Экспресс-оценка видовой чувствительности и динамики развития токсикоза проведена методом флуоресцентного анализа микроводорослей, выделенных из СЗЧМ (Саркисова и др., 1984; Скрипник, 1986). Известно, что несмотря на сложную связь между флуоресценцией и фотосинтезом, одновременно пропорционально в количественном отношении выходу флуоресценции соответствует и выход фотосинтеза (Рубин, 2000). Принималось, что оптические свойства суспензий клеток определяются как показателями суспензии в целом (плотность, толщина исследуемого слоя, соотношение живых и мертвых клеток), так и показателями, характеризующими состояние отдельных клеток, т. е. качество и состав пигментных систем (Карнаухов, Яшин, 1980; Марценюк, 1980; Тарасевич и др., 1983; Скрипник, 1986). Анализ спектров флуоресценции клеток исследуемых видов в контроле и при воздействии хлора в широком диапазоне концентраций дал возможность выявить первичные механизмы токсичности. В высоких концентрациях свободный хлор по прошествии нескольких минут проникает в клетку, окисляет клеточные структуры, обесцвечивает пигмент и вызывает ее гибель. Динамика развития токсикоза позволяет отнести свободный хлор к структурно-специфическим агентам, поражающим в первую очередь пигментные системы клеток. В целом анализ спектров флуоресценции клеток при различных волнах возбуждающего света описывает все стадии проявления токсикоза в диапазоне действующих концентраций. Это принципиально важно, так как оценка может быть проведена задолго до того, как результат воздействий проявляется в изменении формы и задержке роста клеток, уменьшении численности популяции и общей биомассы, которые определяют конечный эффект воздействия (Саркисова, Скрипник, 1988). С помощью данного метода была оценена «норма реакции» для всех исследованных видов на воздействие активного хлора.

В этом диапазоне действующие концентрации (LC_{50} , BC_{III}) уменьшаются, а чувствительность к воздействию активного хлора растет в ряду исследованных форм в следующем порядке: желтозеленые — динофитовые — диатомовые. Внутри классов показана меньшая токсичность хлора для мел-

коклеточных форм. Летальной (LC_m) для всех изученных групп является концентрация хлора $37 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ (разбавление 100).

К наиболее чувствительным относятся крупноклеточные диатомовые водоросли. Мелкоклеточные диатомеи (*S. costatum*) более устойчивы к воздействию. Разбавление 1000 от начальной концентрации хлора $3,7 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, угнетающее жизнедеятельность крупных форм, не вызывает падения численности *S. costatum* в сравнении с контролем, а при высокой численности клеток оказывает достоверное стимулирующее воздействие.

Крупные формы динофитовых (*P. micans*, *G. fissum*) более устойчивы к действию хлора, чем крупные диатомеи. При действии хлора в разбавлении 1000 и 2000 наблюдается достоверная стимуляция роста. В хроническом (10 сут) эксперименте зафиксировано увеличение интенсивности фотосинтеза и численности клеток указанных видов. Их реакция на воздействие схожа, а реакция мелкоклеточной *P. cordata* приближается к таковой желтозеленых водорослей.

Пластичность последних по отношению к факторам среды определяет наибольшую устойчивость этого класса к воздействию хлора. Для *N. salina* пороговым, вызывающим снижение численности на 30–40 %, было разбавление 200. При разбавлении 500, 1000 и 2000 наблюдали стимуляцию роста водорослей (табл. 11.3.12). Обесцвечивание клеток водорослей, в сравнении с контролем, отмечено во всех разбавлениях хлора, кроме 2000. Морфологических изменений не наблюдали. В 1-е сутки опыта основная масса мертвых клеток подвергается окислению и распаду.

Реакция клеток на активный хлор — функция не только концентрации, но и времени. Показано, что реакция на воздействие хлора проявляется в первые минуты экспериментов. Изменения фотосинтетической активности и скорости деления клеток, являясь инерционными процессами, происходят в течение первого часа эксперимента. Учитывая кратковременность существования в морской воде исходных форм галогенов (гидродинамические расчеты и кинетические кривые), оценка зависимости концентрация-время позволяет считать последующие изменения популяционных характеристик результатом действия продуктов хлорирования (табл. 11.3.12).

Резистентность к хлору желтозеленых водорослей и мелких форм других исследованных классов дает возможность предположить, что одним из существенных факторов устойчивости является размер клеток. Преимущество мелких форм фитопланктона определяется высокими адаптационными способностями видов. К разряду таких следует отнести и способность за счет накапливаемой биомассы выводить вместе с мертвыми клетками часть активного хлора в первые часы опыта. Незатронутые или резистентные клетки восстанавливают исходную численность. Не рассматривая вопрос о проницаемости оболочек исследуемых видов, следует указать, что чувствительность водорослей к воздействию хлора определяется в основном популяционными характеристиками — исходной численностью и биомассой клеток в исследуемом объеме. Для крупных видов, не создающих в короткое время плотных популяций с большой биомассой, эта зависимость не всегда соблюдается. Изменение их начальной биомассы в сторону увеличения происходит в диапазоне, не достигающем минимальной резистентной биомассы, согласно терминологии (Troter et al., 1979). При общей



согласованности выбранных критериев токсичности следует отметить большую чувствительность процесса фотосинтеза. Как правило, эффекты воздействия активного хлора при оценке интенсивности фотосинтеза проявляются контрастней, чем при оценке ростовых процессов.

Реакция на воздействие при изменяющихся условиях среды (освещенность, температура). Реакции клеток всех исследованных классов, с учетом высоких адаптационных показателей мел ко клеточных видов, достоверно отличаются в условиях различной освещенности и температуры. Это можно связать как с изменением интенсивности фотосинтеза, так и с изменением скорости деградации активного хлора. Исчезновение остаточных окислителей в морской воде (сумма активного хлора и брома) является функцией экспозиции при солнечном свете (Brook, Vasce, 1983). При оценке воздействия температуры и освещенности описано ограничивающее действие температурозависимых процессов на темп деления клеток водорослей, которые не подвергались влиянию хлора. В диапазоне температур 5–25 °С, при высокой интенсивности света и низкой температуре (5–10 °С) главным

ТАБЛИЦА II.3.12. Динамика интенсивности фотосинтеза (% контроля) водорослей при воздействии активного хлора

Вид	Разбавление хлора	Время контакта, мин			
		1	20	40	60
<i>Ditylum brightwellii</i>	Контроль	100	100	100	100
	10	6,4	17,6	0	0
	100	15,0	37,6	6,4	0
	200	35,0	21,0	10,0	0
	1000	40,1	69,8	80,3	85,0
	2000	79,5	71,2	75,0	101,0
<i>Skeletonema costatum</i>	Контроль	100	100	100	100
	10	3,5	3,6	7,5	0
	100	36,3	66,9	20,5	0
	200	95,6	70,5	32,0	0
	1000	154,6	184,8	176,2	147,6
	2000	166,6	106,0	282,2	178,7
<i>Prorocentrum micans</i>	Контроль	100	100	100	100
	10	23,6	13,7	0	0
	100	22,4	28,0	12,0	0
	200	44,0	75,5	66,6	0
	1000	126,5	169,2	258,0	108,5
	2000	172,5	104,4	220,9	120,4
<i>Nephrochloris salina</i>	Контроль	100	100	100	100
	10	35,5	30,9	25,8	0
	100	40,6	35,8	30,9	10,9
	200	45,7	45,9	40,9	60,8
	1000	120,8	120,8	260,8	200,6
	2000	200,9	250,9	270,8	280,6

Примечание. Здесь и в табл. II.3.13: 0 — 100%-я летальность.

ТАБЛИЦА II.3.13. Динамика продукционных характеристик *Nephrochloris salina* под воздействием хлора в лабораторных условиях

Освещенность, Дж · см ⁻² × мин ⁻¹	Разбавление	Продукция					
		1-е сутки		3-и сутки		5-е сутки	
		% контроля	% варианта с высокой освещенностью	% контроля	% варианта с высокой освещенностью	% контроля	% варианта с высокой освещенностью
Высокая (0,202)	Контроль	100	—	100	—	100	—
	10	0	—	0	—	0	—
	100	12,0	—	35,8	—	15,6	—
	200	46,0	—	72,5	—	72,2	—
	1000	121,0	—	153,3	—	91,5	—
Средняя (0,050)	Контроль	100	36,0	100	82,19	100	72,2
	10	0	0	0	0	0	0
	100	15,6	45,5	10,0	8,5	10	46,15
	200	58,0	33,3	25,0	11,9	25,0	25
	1000	77,0	23,0	83,3	44,6	83,3	65,8
Низкая (0,011)	Контроль	100	8,25	100	7,3	100	6,4
	10	0	0	0	0	0	0
	100	76,0	6,3	50,0	3,8	48,6	20,2
	200	86,0	8,5	64,0	4,8	62,0	10,1
	1000	116,0	7,9	74,0	3,5	73,9	5,2
2000	116,0	32,6	148,0	5,6	148,3	10,9	

фактором, лимитирующим скорость всего процесса у исследованных видов, являются реакции, контролируемые температурой. Температурный коэффициент Q_{10} может достигать высоких значений (около 4,7). В диапазоне 10—15 °C повышение температуры на 10 °C не столь эффективно, и Q_{10} падает до 2,0. При низкой интенсивности света $Q_{10} = 1$ независимо от температуры, так как скорость фотосинтеза в данном случае контролируется фотохимическими реакциями. Интенсивность фотосинтеза *N. salina*, наиболее устойчивого из испытываемых видов, при низкой освещенности составляет всего 5—20 % аналогичного варианта при высокой освещенности (табл. II.3.13). Показана температурная зависимость токсических свойств хлора для крупных форм диатомовых и динофитовых водорослей. При повышении температуры от 12 до 24 °C наблюдается усиление токсичности хлора для диатомей. В целом любое отклонение от температурного оптимума у исследуемых классов усиливает токсичность хлора (Скрипник, 1985).

С учетом тесной взаимосвязи процессов потребления биогенных элементов с освещенностью и температурой оценивали изменение влияния активного хлора на двух уровнях содержания этих элементов в разных ус-

ловиях. Полученные коэффициенты регрессии показали, что устойчивость к воздействию высокой концентрации хлора (разбавление 200) слабо зависит от уровня биогенного питания.

При сравнительной оценке токсичности свободных и связанных форм хлора выявлена высокая токсичность первых, что определяется выраженной окислительной способностью, а также иным, по сравнению со связанными формами, механизмом действия. В малых концентрациях хлориды лишь незначительно влияют на гетеротрофный рост, увеличивая прирост биомассы всего на 17 %, тогда как скорость автотрофных процессов возрастает в 4 раза.

Реакция на воздействие в условиях фонового загрязнения нефтепродуктами и металлами. Принимая во внимание, что в природе фитоценозы подвергаются действию не индивидуальных загрязняющих веществ, а многокомпонентных смесей, для изучения ситуаций, которые возникают при воздействии хлора на морскую среду, проведена оценка вклада фонового загрязнения в лабораторных условиях и *in situ*. Мы моделировали ситуацию, когда в воды Одесского залива, содержащие металлы и нефтепродукты, поступают хлорированные сточные воды. При этом оценивали воздействие реально существующих фоновых загрязнений СЗЧМ. Показано, что наибольшей чувствительностью, как и при воздействии активного хлора, обладают крупные формы диатомовых водорослей. Мелкоклеточные виды, подвергшиеся влиянию относительно невысоких концентраций меди и ртути ($20,1 \text{ мкг} \cdot \text{дм}^{-3}$), восстанавливают свои функции на 3–5-е сутки, а к концу опыта наблюдается стимуляция как темпа деления, так и интенсивности фотосинтеза. Видовая чувствительность зависит от условий эксперимента. Содержание ртути в среде культивирования в одних опытах изменяется медленно и незначительно, в других ее концентрация в момент внесения снижается до 20–30 % начальной, а затем уменьшение ртути в растворе происходит так же медленно. Различие достоверно связано с количеством взвешенных коллоидных частиц органического и минерального происхождения, которые содержатся в морской воде, взятой для экспериментов. Спустя 5–7 сут после начала опыта ртуть в растворах не определяется (Скрипник и др., 1982). Полученные результаты согласуются с данными о том, что высшие и низшие водные растения (живые и мертвые) обладают большой катионной емкостью, накапливают и выводят из активной среды тяжелые металлы в количестве, зависящем от их концентрации, плотности популяций и видовой принадлежности водорослей (Спозито, 1993; Prosi, 1996). Хотя концентрация является основным фактором, определяющим токсичность исследуемых металлов, устойчивость к действию тяжелых металлов мелкоклеточных форм водорослей (*N. salina*) напрямую связана с плотностью образуемых ими популяций. Изменение начальной плотности клеток исследуемых видов и продолжительности контакта так же, как и в экспериментах с активным хлором, может привести к изменению не только силы, но и знака реакции на воздействие. Способность к быстрому наращиванию биомассы за счет интенсификации продукционных процессов определяет то, что незатронутые действием металлов и резистентные клетки восстанавливают продукционные характеристики до уровня контроля.

При хроническом (более 10 сут) действии ионов ртути и меди в концентрациях, не подавляющих интенсивность фотосинтетических процессов, уменьшаются размеры клеток устойчивых видов, появляется большое количество деформированных клеток. В экспериментах *in situ* при воздействии металлов в концентрациях, близких к ПДК, диатомовые сменяются синезелеными и желтозелеными водорослями. Подобная смена видового состава микроводорослей происходит в изолированных фитоценозах даже при неизменных интегральных характеристиках тотального фитопланктона. Толерантность к тяжелым металлам внутри видов, подвергающихся воздействию, — результат физиологических и (или) генетических адаптации (Raven, 1995; Скрипник, 2000).

Токсическое действие нефтепродуктов (дизельного топлива) проявляется при воздействии концентрации $5 \text{ мкг} \cdot \text{дм}^{-3}$. Этот эффект возрастает пропорционально вносимым концентрациям дизельного топлива. LC_{50} исследуемых видов водорослей колеблется в широком диапазоне. При низких концентрациях дизельного топлива ($0,5 \text{ мкг} \cdot \text{дм}^{-3}$) наблюдается стимуляция ростовых процессов. Необходимо отметить пролонгированность действия дизельного топлива: наибольший токсический эффект отмечается на 3-й сутки проведения эксперимента. Механизм влияния нефти можно установить при изучении спектров флуоресценции культур водорослей, подвергнутых воздействию. Резкое уменьшение максимума флуоресценции суспензии на 2-е сутки объясняется как собственно летальностью клеток, так и, в большей степени, изменением переноса энергии в белок-пигмент-липидном комплексе. Эти изменения напрямую связаны с механизмом воздействия нефтепродуктов вообще и дизельного топлива в частности. Показано, что несмотря на высокие концентрации хлорофилла в клетках и возможность взаимодействия молекул друг с другом, самотушения флуоресценции не происходит вследствие влияния липидов.

Интерпретация данных о токсическом эффекте того или иного вещества в условиях морской среды осложнена рядом побочных факторов. Однако их трактовка еще более затрудняется при изучении совместного действия нескольких соединений. Результаты, полученные в лабораторных условиях, позволили сравнить действие исследуемых веществ на двух уровнях концентраций и эффект их сочетанного влияния. Указанные выше вещества в исследуемом диапазоне концентрации вызывают снижение уровня фотосинтеза и уменьшение численности водорослевых клеток в сравнении с контролем, что согласуется с однофакторными экспериментами. Разница в токсическом действии невелика и коррелирует с начальной биомассой изучаемых водорослей, выводящей избыточные дозы токсикантов. При общей согласованности изменений в численности клеток и интенсивности фотосинтеза происходит их некоторый временной сдвиг, что можно связать с инерционностью процесса деления. Результаты, полученные в опытах по воздействию смеси этих токсических веществ в концентрациях, реально наблюдаемых в СЗЧМ, подтверждают фундаментальные положения о том, что прямой зависимости между концентрацией вещества в смеси и вероятностью его отрицательного действия на организмы, скорее всего, не существует (Дрегольская, 1987). При сочетанном воздействии хлора и ртути, а

также хлора, дизельного топлива и ртути наблюдается достоверное снижение токсичности собственно хлора и ртути. Существуют данные о том, что бром участвует в выведении ртути из организма, поэтому, учитывая его химическое родство с хлором, можно предположить тот же эффект в присутствии последнего. Функционирует ли этот механизм в растительной клетке, пока неясно, однако полученные данные — еще одно подтверждение того, что абсолютное количество играет менее важную роль, чем соотношение токсикантов и их концентраций. В вариантах хлор—дизельное топливо наблюдается более высокая интенсивность фотосинтеза при верхнем уровне концентраций испытываемых веществ. Руководящую роль во взаимовлиянии играет хлор. Если судить по величинам продукции во всех комбинациях и учесть, что она наиболее высока в варианте с высокими концентрациями обоих элементов, можно предположить существование антагонистических взаимодействий этих веществ в среде и (или) в клетке. При воздействии дизельного топлива и ртути отмечено усиление токсического влияния первого. Стимулирующий эффект при концентрации дизельного топлива $0,25 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ можно объяснить его собственным стимулирующим действием. При наличии дизельного топлива токсическое действие ртути ниже, чем собственно ртути. Известно, что в форме водных растворов соли многих тяжелых металлов оказывают бактерицидное действие, которое связано со степенью электролитической диссоциации, так как в форме масляной взвеси они не бактерицидны (Мсорбяну, 1964). Учитывая одноплановость бактерицидного и альгицидного действия, в комбинации ртуть—дизельное топливо наблюдается аналогичное ослабление токсичности ртути. В смесях дизельное топливо—ртуть—хлор выделить фактор, оказывающий решающее влияние на продуктивность, в диапазоне исследуемых концентраций не представляется возможным, так как коэффициенты в уравнениях регрессии незначимы.

В экспериментах, изучающих совместное действие веществ, наблюдается некоторое расхождение в численности клеток и интенсивности фотосинтеза. При анализе динамики их численности можно предположить, что решающим является первоначальный токсический эффект, определяемый дозой вещества. Этот эффект обнаруживается преимущественно в комбинациях, где на фоне низких значений других компонентов концентрация одного из испытываемых токсикантов высока. Когда часть их подвергается химическим превращениям и выходит из сферы потребления с отмершими клетками, интенсивность фотосинтеза у резистентных клеток возрастает. При рассмотрении удельной величины фотосинтеза (в пересчете на клетку) эффект стимуляции проявляется контрастной. Разграничить процесс собственно токсического действия и вторичный процесс — влияние на плотность культуры, когда создаются более благоприятные условия для фотосинтеза отдельной клетки, — крайне тяжело. Существует мнение, что наблюдаемая стимуляция обусловлена преимущественно вторичным процессом (Альберт, 1989; Андруз и др., 1995; Raven, 1995). Следует отметить, что видовая чувствительность к токсическому воздействию сохраняется и при проведении факторных экспериментов. Результаты как факторных, так и однофакторных исследований находятся в прямой зависимости от сезона

их постановки и физиологического состояния клеток в культуре (Скрипник, 1985).

Оценка воздействия в экспериментах *in situ*. Для адекватной оценки воздействия хлора в СЗЧМ были проведены эксперименты *in situ*. С учетом общей согласованности полученных в лаборатории и *in situ* результатов выявлено, что в ряде случаев, действуя *in situ*, хлор и исследуемые токсиканты оказывают более сильное токсическое воздействие на природные популяции диатомовых и динофитовых водорослей. При этом изменяется структура фитоценоза и перераспределяется продуктивность видов: преимущество получают мелкие конкурентноспособные виды с высокой удельной скоростью фотосинтеза, которые могут за короткое время создать плотные популяции. Этими же факторами обусловлена высокая степень зависимости токсичности сопутствующих веществ, в частности исследуемых металлов, от факторов среды. Динамика концентрации ртути в ходе экспериментов *in situ* определяется скоростью минерализации сорбированной на взвешенном веществе ртути и высвобождением ее в растворенную фазу из металлоорганических комплексов. Менее выражен этот эффект и при воздействии меди. Включение меди в биохимические процессы клетки превращает ее в органическую форму, нетоксичную (в отличие от органических форм ртути) для гидробионтов (Патин, Морозов, 1981). В противовес острому действию ртути медь хронически подавляет (пропорционально концентрации) продукционные свойства микроводорослей, что вполне соответствует механизму ее действия (Скрипник, 2000).

Влияние изучаемых концентраций нефтепродуктов приводило к увеличению численности клеток и интенсивности фотосинтеза природных популяций, несколько превышающих таковые в лабораторных условиях. При воздействии смесей веществ чувствительность фитоценозов определяется соотношением концентраций и взаимовлиянием исследуемых соединений, в целом согласуясь с результатами, полученными в лабораторных экспериментах. Увеличение органической составляющей среды в вариантах с нефтепродуктами приводит к связыванию части хлора и выведению его из сферы потребления. Галлоидное замещение или окисление металлов может способствовать как высвобождению их из коллоидных комплексов, так и его пополнению.

3.4.3. Экологические последствия применения хлора

Известно, что обработка сточных вод хлором — наиболее простой, достаточно эффективный и относительно дешевый технологический способ их обеззараживания. Однако при отведении хлорированных сточных вод, в частности с судов, в СЗЧМ возможно поступление значительных концентраций хлора (Мокиенко, Сиденко, 2000). Результаты, которые мы получили, позволяют отнести активный хлор к разряду особо опасных для морских экосистем веществ. В лабораторных экспериментах и *in situ* выделены факторы, в разной степени определяющие его токсичность:

- концентрация;
- продолжительность контакта;

- параметры среды (в это понятие включается биомасса и численность водорослевых клеток).

По механизму действия в сублетальных и летальных концентрациях хлор является структурно-специфическим агентом, который с высокой скоростью проникает в клетку и окисляет фотосинтетические пигменты. Резкое изменение пигментного состава клеток в первые минуты воздействия свидетельствует о высокой реакционной способности хлора и определяет скорость токсического эффекта. Увеличение уровня освещенности приводит к снижению, а отклонение от температурного оптимума для микроводорослей — к усилению токсического действия хлора.

Отмечена большая чувствительность к воздействию природных популяций микроводорослей СЗЧМ в сравнении с лабораторными культурами, что закономерно зависит от состава природных морских вод и применяемых питательных сред, обогащенных биогенными элементами и органическими веществами. Выраженная зависимость степени токсичности хлора от уровня продуктивности и содержания взвешенного органического вещества *in situ* повышает чувствительность к этому элементу природных фитоценозов СЗЧМ в низкопродуктивных водах, что определяет особую опасность хлорного загрязнения в малопродуктивные сезоны года.

Высокая вариабельность результатов, получаемых при изучении воздействия хлора в условиях изменяющихся параметров внешней среды, позволяет рекомендовать флуоресцентный анализ в качестве метода первичного скрининга его действия на фитопланктон. Реально природные экосистемы подвергаются воздействию сублетальных концентраций хлора, поэтому следует отметить, что основной негативный экологический эффект определяется перестройкой водорослевых ценозов в сторону преобладания мелких видов фитопланктона. Это удлиняет пищевую цепь, вследствие чего экосистема производит меньше первичной продукции, чем при доминировании крупных видов, образующих короткие пищевые цепи. Указанная перестройка представляет особую экологическую опасность в современных эвтрофных условиях функционирования экосистемы СЗЧМ.

ГЛАВА

Макрофитобентос

4.1. Эколого-флористическая характеристика

Исследования макрофитобентоса СЗЧМ были начаты в 1930-е годы проф. И.И. Погребняком (Погребняк, 1965) и затем продолжены его учениками, в том числе Т.И. Еременко (ОФ ИнБЮМ НАН Украины), изучающей закономерности динамики макрофитобентоса и другие эколого-флористические вопросы с 1960-х годов по настоящее время (Еременко, 1977, 1998 и др.).

Структура и динамика макрофитобентоса СЗЧМ, как показала автор, заметно отличаются от других частей Черного моря (Еременко, 1967). Растительность опресненных и эвтрофированных акваторий Дунай-Днепровского междуречья характеризуется обедненностью видового состава макрофитов и своеобразием флористической композиции фитоценозов (Прил. I, табл. 1.5). Флора этого района по количеству видов почти в 4 раза беднее Черного моря в целом (табл. П.4.1). Здесь ведущую роль играют Chlorophyta и Rhodophyta как по количеству видов, так и по биомассе, в отличие от Каркинитского залива, где первое место принадлежит Rhodophyta, а влияние Phaeophyta значительно возрастает. По мере повышения солености, прозрачности и среднегодовой температуры воды количество этих видов увеличивается, при этом процент Chlorophyta снижается. Как показали многолетние исследования, эта всеобщая закономерность резко выражена в северо-западной части моря.

Несмотря на морской генезис существенной особенностью флоры районов СЗЧМ, отличающихся более низкой и колеблющейся соленостью воды, является доминирование в Дунай-Днепровском междуречье солоноватоводно-морской группы макрофитов в отличие от Ягорлыцкого и Тендровского заливов, а также крымских и кавказских берегов, где ведущая роль принадлежит морским водорослям-полигалабам (табл. 11.4.2). В уело-



ТАБЛИЦА II.4.1. Флористический состав высших водорослей СЗЧМ

Отдел	Количество видов ^{*1)}					
	Одесский залив ^{*2)}	Морские акватории от Дуная до Днепра	Ягорлыцко-Тендровско-Джарылгачский залив	Каркинитский залив	Всего	
					в СЗЧМ	в Черном море (Калугина, 1979)
Chlorophyta	$\frac{35}{48,6}$	$\frac{36}{43,0}$	$\frac{29}{27,1}$	$\frac{34}{25,4}$	51	85
Charophyta	—	—	$\frac{8}{7,5}$	$\frac{8}{5,9}$	8	—
Phaeophyta	$\frac{11}{15,3}$	$\frac{16}{19,0}$	$\frac{26}{24,3}$	$\frac{35}{26,1}$	38	77
Rhodophyta	$\frac{26}{36,1}$	$\frac{32}{38,0}$	$\frac{44}{41,1}$	$\frac{57}{42,6}$	71	142
Всего	72	84	107	134	168	304

*1) В Одесском заливе, начиная с 1930-х годов, всего известно 85 видов макрофитов.

*2) Здесь и в табл. II.4.2: над чертой — количество видов, под чертой — %; (—) — определение не проводилось.

виях СЗЧМ тысячелетиями проходил жесткий отбор не только эвригалинных и эвритермных видов, но и тех, которые интенсивнее развиваются в водах с повышенным содержанием выносимых реками биогенных и органических веществ. Другой особенностью макрофитобентоса СЗЧМ является тот факт, что процент условных полисапробионтов в его эколого-флористической структуре в 2 раза выше, а олигосапробионтов — в 2 раза ниже,

ТАБЛИЦА II.4.2. Распределение экологических

Район	Количество						
	Альгогалобы				Альгосапробы		
	морские	солонатоводно-морские	солонатово-водные	пресноводно-солонатово-водные	олигосапробионты	мезосапробионты	полисапробионты
Морские акватории от Дуная до Днепра	$\frac{26}{30,9}$	$\frac{45}{54,8}$	$\frac{5}{6,0}$	$\frac{7}{8,3}$	$\frac{24}{28,6}$	$\frac{44}{52,4}$	$\frac{16}{19,0}$
Ягорлыцко-Тендровско-Джарылгачский залив	$\frac{51}{47,7}$	$\frac{43}{40,2}$	$\frac{5}{4,7}$	$\frac{8}{7,4}$	$\frac{55}{51,4}$	$\frac{39}{36,4}$	$\frac{13}{12,2}$
Каркинитский залив	$\frac{77}{57,5}$	$\frac{46}{34,3}$	$\frac{3}{2,2}$	$\frac{8}{6,0}$	$\frac{74}{55,2}$	$\frac{44}{32,8}$	$\frac{16}{12,0}$

чем в Черном море в целом. Примечательно, что исчезли и стали редкими в первую очередь олигосапробионтные и некоторые мезосапробионтные формы. В то же время ряд условных полисапробионтов и мезосапробионтов обнаружили заметную тенденцию к повышению биомассы, численности и расширению ареалов.

В зонах наибольшего влияния эвтрофированных речных вод и предустьевых морских акваториях соотношение групп следующее: полисапробионты — 37,7 %, мезосапробионты — 59,4, олигосапробионты — 2,9 %. У Одесского побережья увеличивается количество мезосапробионтов, в Ягорлыцком и Тендровском заливах — олигосапробионтов, в Одесском и Ильичевском портах — полисапробионтов.

В результате сопоставления сапробионтной и галобионтной структуры макрофитобентоса были обнаружены существенные для наиболее импактных и опресненных акваторий особенности. Первая — наличие в структуре сообществ сопряженных тенденций возрастания роли эвригалинных солонатоводно-морских видов, относящихся к условным полисапробионтам, частично — к р-мезосапробионтам. Вторая особенность — резкое сокращение олигосапробионтов и некоторых А,-мезосапробионтов, являющихся одновременно полигалобами или солонатоводно-морскими видами с более узкими спектрами галотолерантности. Таким образом, в специфических условиях СЗЧМ в процессе антропогенной сукцессии последних десятилетий ужесточается отбор доминантов с одновременно выраженными свойствами эвригалинности и эврисапробионтности.

Третьей важной особенностью флоры макрофитов СЗЧМ является более узкий набор фитогеографических групп, причем массовые формы водорослей Каркинитского залива относятся к нижнебореальной группе, а Дунай-Днепровского междуречья — к широкобореальной (табл. П.4.2). Такая эколого-флористическая структура района представляет собой результат длительной и сложной геологической истории Черноморского бассейна.

групп высших водорослей по районам СЗЧМ

видов								
Фитогеографическая группа								
аркто-бореальная	широко-бореальная	верхнебореальная	нижнебореальная	бореально-тропическая	тропическая	космополитическая	эндемическая	среднебореальная
$\frac{10}{11,9}$	$\frac{26}{30,9}$	$\frac{4}{4,8}$	$\frac{15}{17,9}$	$\frac{17}{20,2}$	—	$\frac{12}{14,3}$	—	—
$\frac{8}{7,5}$	$\frac{37}{34,6}$	$\frac{3}{2,8}$	$\frac{23}{21,5}$	$\frac{24}{22,4}$	—	$\frac{8}{7,5}$	$\frac{4}{3,7}$	—
$\frac{8}{5,9}$	$\frac{42}{31,3}$	$\frac{4}{3,0}$	$\frac{33}{24,7}$	$\frac{30}{22,4}$	$\frac{1}{0,8}$	$\frac{12}{8,9}$	$\frac{3}{2,2}$	$\frac{1}{0,8}$

Флора Черного моря формировалась в своеобразных условиях чередования осолонения и опреснения, изоляции и соединения со Средиземным морем. Так, в миоцене растительность Сарматского бассейна, происходившая еще от растительности древнего Тетиса, постепенно то вымирала, то снова восстанавливалась, обогащаясь морскими видами вследствие связи с океаном.

В следующие геологические эпохи сообщение с океаном вновь прекращается и возникает почти пресное Понтическое озеро-море со слабосоленатоводной растительностью и космополитами. Пышного развития достигли представители харовых водорослей, клодофор, энтероморф, уроспоры и др. В наше время потомки представителей понтической флоры живут в приустьевых акваториях современного моря.

Флора последующих Чаудинского и Древнеевксинского бассейнов предположительно также была понтического типа. Но на следующем этапе геологической истории образуется Дарданелльский пролив и устанавливается связь со Средиземным морем. Естественно, что в образованном Карангатском море с более высокой соленостью, чем в современном Черном море, развивалась морская флора средиземноморского типа с преобладанием цистозир, кораллин, филофор и др. При этом солоноватоводная флора была оттеснена в опресненные лиманы и устья рек. На следующем этапе геологических преобразований, связанных с изоляцией моря от океана, через сотню тысяч лет понтические виды заселяют море. «Понтическое царство» длится до образования связи со Средиземным морем и Атлантическим океаном через Босфор и Дарданеллы. В результате постепенное повышение солености вод бассейна позволило средиземноморской флоре проникнуть в Древнечерноморский бассейн и вытеснить понтическую флору. Последняя, как уже бывало на протяжении длительной геологической истории, отступила в опресненные районы. Пониженная соленость и термический режим вод Черного моря обусловили формирование современной черноморской флоры. Те обстоятельства, что за последние 100 лет (XX в. н. э.) она потеряла несколько субтропических и тропических видов и приобрела целый ряд холодноводных форм, а также очень низкий процент эндемиков свидетельствуют о молодости черноморской альгофлоры и о том, что в своем развитии она претерпевает большие изменения, в том числе и антропогенного характера.

Таким образом, альгофлора СЗЧМ имеет атлантическое происхождение. Путь продвижения атлантической флоры в Черное море пролегает через Средиземное море, поэтому черноморская альгофлора в целом представляет собой обедненную средиземноморскую, но при этом отличается определенным своеобразием, особенно флора СЗЧМ. Так, по фитогеографическому составу современная флора этого района заметно отличается от средиземноморской и приближается к флоре Северного побережья Франции и Великобритании (Зинова, Калугина-Гутник, 1974).

Многолетние исследования показали, что растительность всей северо-западной части может рассматриваться как самостоятельный геоботанический, или фитоценотический, округ. Другим самостоятельным округом такого типа в Черном море является бентосная растительность северо-кавказского шельфа.

СЗЧМ делится на флористические районы.

1. Морские акватории от Дуная до Днестра с подрайонами: морское побережье Дунай—Днестр; Ильичевско-Одесско-Николаевское побережье (от м. Санжийский до м. Карабуш); Аджиасско-Очаковский.

2. Тендровский и Ягорлыцкий заливы.

3. Скаловый пояс Каркинитского залива.

4. Филлофорное поле Зернова.

5. Остров Змеиный.

Анализ наших многолетних исследований и литературных данных показал, что для периода антропогенной сукцессии 1960—1970-х годов характерны изменения структуры фитоценозов, т. е. флористическая деградация — исчезновение и изменение встречаемости многих видов макрофитов. Прежде всего это относится к *Cystoseira barbata* f. *hoppii* (Ag.) I. Ag., которая до 1960-х годов была доминантом растительных сообществ прибрежной зоны моря и определяла физиономичность подводного растительного покрова у морского побережья от Дуная до Днестра. Ее заросли не имели промыслового значения, но сам доминант ассоциации играл важнейшую биоценотическую роль. Деградация, а затем и полное исчезновение цистозир в 1970-е годы — проявление глубокого экологического кризиса в экосистеме СЗЧМ. Вместе с цистозирой исчезли также ее эпифиты — стилофора, дилофус и др. На смену цистозировым сообществам в процессе антропогенной сукцессии в Дунай-Днепровском междуречье пришли фитоценозы с такими доминантами: *Ceramium*, *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Porphyra*. К причинам деградации можно отнести эвтрофикацию, противоположные гидротехнические преобразования берегов с кардинальными изменениями каменистого грунта и другие антропогенные воздействия.

Экологическая нагрузка легла не только на прибрежные фитоценозы, но также и на растительность Филлофорного поля Зернова, которое находится на грани исчезновения. Как известно, 50—80 лет назад оно занимало площадь 11 тыс. км², а запасы филлофоры, по расчетам А.А. Калугиной, достигали 4,1 млн т. Первые признаки гибели филлофоры в 1974 г. обнаружил К.М. Каминер. Согласно его "данным, на Филлофорном поле Зернова от прежних запасов осталось всего 420 тыс. т, а за Бакальской косой Каркинитского залива — 70 вместо 326 тыс. т в 1964 г. Освободившаяся экологическая ниша заселяется малоценной мезосапробной водорослью *Polysiphonia elongata*. Причина таких колоссальных изменений — эвтрофирование водных масс (заморы, заиление, гипоксия и аноксия у дна), вызывающее интенсивное развитие фитопланктона и снижение прозрачности воды до 0,5 м.

В прибрежной зоне СЗЧМ в начале 1990-х годов зафиксированы первые признаки следующего этапа антропогенной сукцессии: выявлен новый для этого района вид бурой водоросли *Punctaria latifolia* (Kutz), а затем — новый для южных морей вселенец *Desmarestia viridis* (Mull.) Lam., также представитель Phaeophyta. У Одесского побережья появляются и дают вспышки развития редкие для СЗЧМ *Striaria attenuata* (Ag.) Grek, *Petalonia zosterifolia* (Rienke) Kuntz., *Polysiphonia sanguinea* (Ag.) Zanard. Последняя

стала массовой у берегов Одессы в весенне-летний период и доминировала в растительном обрастании бетонных сооружений (траверсов и волноломов). В 1992—1993 гг. после длительного 30-летнего отсутствия зафиксировано массовое развитие *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. на всем протяжении Одесского побережья.

Таким образом, в настоящее время наблюдается едва заметный процесс расширения флористического состава макрофитов за счет бурых и красных водорослей, что свидетельствует о некотором снижении уровня антропогенной эвтрофикации СЗЧМ.

4.2. Параметры поверхности макрофитов

Особое место в методическом арсенале исследования макрофитобентоса занимают показатели, связанные с поверхностью водорослей. В конце 1980-х годов на основе параметров поверхности был разработан комплекс показателей, предназначенный для расширения возможности структурно-функциональной оценки макрофитобентоса (Миничева, 1987, 1989). Дальнейшее развитие морфофункциональной экологии водной растительности позволило не только упростить и автоматизировать методы расчета показателей поверхности (Миничева и др., 2003), но и найти прогностические закономерности формирования морфофизиономических особенностей сообществ в зависимости от факторов, определяющих интенсивность продукционного процесса (Миничева, 1998а).

Поверхность низших водных растений выполняет функцию контура, через который осуществляется углеродный обмен между водной средой и бентосным автотрофным звеном. Интенсивность функциональных процессов у водорослей тесно связана с показателем их удельной поверхности S/W , т. е. отношением площади поверхности слоевища к его массе. Данный параметр одновременно отражает форму строения талломов и их потенциальную возможность участия в продукционном процессе. Удельную поверхность можно использовать для оценки интенсивности процессов, протекающих в различных участках слоевища, в целом талломе или же интегрально в популяции или фитоценозе. В результате применения S/W показано, что в экосистеме при увеличении продукционного процесса, который вызван эвтрофикацией или рядом других факторов, определяющих автотрофную функцию, преимущество развития получают мелкие, сильноразветвленные, короткоциклические виды, характеризующиеся высокими значениями коэффициента S/W .

Удельная поверхность и биомасса популяций или фитоценозов являются основой расчета индексов поверхности (ИП) макрофитобентоса, с помощью которых можно оценивать степень продукционных возможностей вида или сообщества в условиях экосистемы. Эти показатели характеризуют площадь альгоповерхности, которая развивается на 1 м^2 субстрата. Величины ИП макрофитобентоса имеют прямо пропорциональную зависимость от интенсивности факторов, определяющих продукционный про-

цесс. В холодноводных олиготрофных экосистемах, как правило, значения ИП гораздо ниже по сравнению с тепловодными и эвтрофными.

Таким образом, оценивая динамику S/W и ИП фитоценозов (ИПф), на основе морфофизиономии бентосной растительности можно косвенно охарактеризовать особенности и интенсивность автотрофного процесса, определяемого природными и антропогенными факторами.

4.2.1. Пространственная гетерогенность

Интенсивность освещенности различных горизонтов, прибойность и общий характер гидродинамики, температурный режим, фоновая и локальная концентрации питательных веществ, наличие соответствующих биотопов — вот те основные факторы, которые определяют пространственные различия условий среды, непосредственно отражающихся на структуре и функционировании фитобентоса. Характер изменчивости этих факторов обуславливает мелко- и крупномасштабную неоднородность морфофункциональной физиономии растительности. К мелкомасштабной пространственной гетерогенности могут быть отнесены особенности организации сообществ, связанные с вертикальным распределением, наличием и характером природного или антропогенного субстрата, действием локальных источников загрязнения. Крупномасштабное распределение растительности зависит, в первую очередь, от комплекса таких важных географо-климатических составляющих, как расположение в определенной температурной зоне, наличие стока крупных рек, геологический характер береговой линии, особенности водообмена между шельфовой и глубоководной зонами. В связи с тем, что черноморская береговая линия Украины имеет значительную протяженность (1628 км), а прибрежная зона моря характеризуется достаточно разнородными природными условиями (мелководный северо-западный шельф и Крымское побережье с резким свалом глубин), в распределении прибрежной растительности можно обнаружить закономерности как мелко-, так и крупномасштабной пространственной неоднородности.

Характер вертикального распределения фитобентоса в СЗЧМ определяет низкая прозрачность водных масс и связанная с ней плохая освещенность бентали, которая наблюдается вследствие влияния вод Днепра, Днестра и Дуная. Самые высокие значения ИПф (350 ед.) зафиксированы в наиболее освещенной супралиторальной зоне. Для нее характерны виды с очень высокой функциональной активностью, такие как *Urospora penicilliformis* ($120 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$), *Ulotrix tenuissima* ($175 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$), *U. implexa* ($320 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$). Высокими значениями ИПф (60—100 ед.) характеризуется горизонт 1 м. По мере увеличения глубины значения индексов резко снижаются, и на глубине 10—15 м при наличии твердого субстрата на 1 м^2 бентали развиваются водоросли, площадь поверхности которых составляет не более нескольких квадратных метров. На берегоукрепительных конструкциях Одесского побережья вертикальное распределение фитоперифитона носит еще более резко выраженный характер: на протяжении 3—4 м вертикальной поверхности траверса или волнолома ИПф могут снижаться от 100 до 0 ед. На рис. П.4.1 представлена типичная картина вертикального распределе-

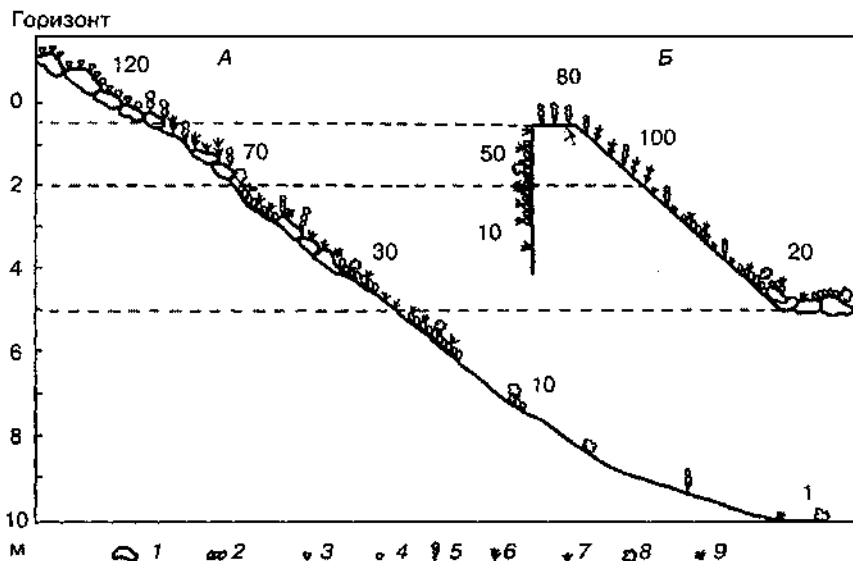


РИС. II.4.1. Характер вертикального распределения индекса поверхности фитобентоса на Одесском побережье:

Л — профиль естественного мыса; Б — профиль берегоукрепительной конструкции — волнолома; 1 — камни; 2 — мидии; 3 — Urospora; 4 — сообщества диатомовых; 5 — Enteromorpha; 6 — Cladophora; 7 — Ceramium; 8 — Polysiphonia; 9 — Bryopsis

ния альгоповерхности по профилям ненарушенного участка берега и искусственных гидротехнических конструкций, которые расположены у берегов Одессы. Искусственный угол световой экспозиции на вертикальных и отвесных стенах антропогенных конструкций еще более усиливает вертикальную зональность и создает большую гетерогенность по сравнению с естественными субстратами.

Кроме освещенности, определяющей вертикальное распределение фотосинтезирующей поверхности, еще одним фактором, который влияет на мелкомасштабную неоднородность пространственного распределения, являются источники локальной эвтрофикации. Приведем несколько примеров, подтверждающих возможность выявления локальных очагов повышения трофности вод по характеру морфоструктуры растительности. В районе Одесского побережья были обследованы два мидийных коллектора, расположенных на расстоянии 150 м друг от друга и в 600 м от берега. Растительные обрастания на канатах данных коллекторов находились в одинаковых условиях, за исключением того, что поток канализационного сброса омывал канаты первого коллектора раньше, а второй коллектор находился в экранированном положении. Доминантная роль в растительном обрастании первого коллектора принадлежала высокофункциональным видам *Polysiphonia denudata* ($S/IV_v = 60 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) и *Callithamnion corymbosum* ($S/W_n = 160 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$). Доминантами второго каната были виды со значительно более низкими коэффициентами — *Ceramium ruhrum* ($S/W_n = 26 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) и *Enteromorpha intestinalis* ($S/W_n = 36 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$). Вследствие большого количества питательных

РИС. П.4.2. Различия структурно-функциональных параметров сообществ фитообрастания, обусловленные степенью влияния локального источника эвтрофирования:

/ — субстрат, омываемый сточными водами; 2 — экранированный субстрат

веществ, поступающих к первому коллектору, здесь сформировалось растительное сообщество с высокой функциональной активностью и, несмотря на меньшие значения биомассы, в конечном итоге образовалась, соответственно, и большая площадь биологической поверхности (рис. П.4.2).

Другой аналогичный пример

был зафиксирован на участке экотона река—море, где наблюдается естественно-природный эффект разбавления. Растительность отбирали в одном из протоков дельты р. Дунай, на месте выхода речных вод и на некотором удалении в море. Средняя величина S/W видов растительных сообществ на трех данных точках составила 296,6, 104,5 и 60,2 $\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$, ИПф — 232,0, 76,43 и 40,5 ед. соответственно. Пропорция разбавления соединений азота и фосфора, выносимых речным стоком, была в этих точках примерно одинакова. Мелкомасштабная пространственная неоднородность в структурно-функциональной организации сообществ макрофитов также может наблюдаться при создании в определенных прибрежных участках моря специфических условий, непосредственно влияющих на первично-продукционный процесс. Например, искусственное насыщение водной среды твердым субстратом может послужить причиной локального увеличения трофности. В соответствии с этим повышение в 2 раза концентрации твердого субстрата на участках, расположенных на расстоянии не более 500 м, может приводить к аналогичному возрастанию значений ИП фитоперифитона.

Максимальная степень пространственной гетерогенности условий, влияющих на морфофункциональную организацию погруженной растительности, наблюдается в плавневых экосистемах. Высокая мозаичность биотопа — узкие протоки между зарослями тростника с застойными явлениями и открытые участки водного зеркала, на которых создается ветровое течение, — причина формирования на расстоянии 20—30 м фитоценозов, радикально различающихся функциональной активностью, которая проявляется в их морфофизиономии. Например, на участках первого типа к доминантам растительного сообщества относятся колониальные формы плавающих синезеленых водорослей, удельная поверхность которых достигает $800\text{--}1000 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ при ИПф 200—300 ед. При этом на расстоянии нескольких десятков метров, в условиях открытой воды, можно обнаружить чистые заросли харовых водорослей (*Chara foetidа*, *Ch. aspera*, *Nitelop-*

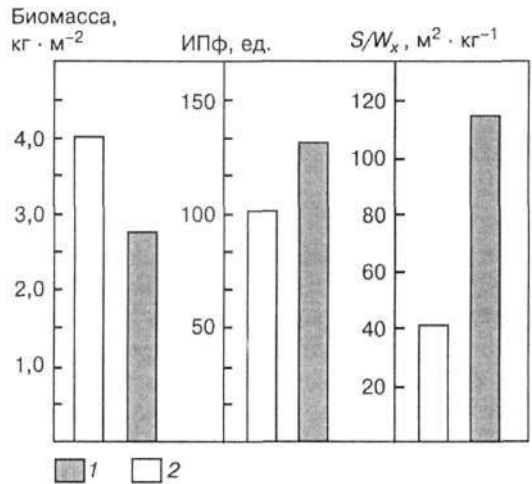




РИС. И.4.3. Современный уровень значений индекса поверхности фитобентоса СЗЧМ

sis obtusa) или цветковых макрофитов (*Ceratophyllum demersium*, *Najas marina*, *Potamogeton pectinatus*) без эпифитного обрастания, удельная поверхность которых составляет 20–30 м² кг⁻¹. Такие морфофункциональные «портреты» растительности, количественно выраженные в величинах активной поверхности, могут быть использованы для прямой экспресс-диагностики мелкомасштабной пространственной неоднородности экологических условий.

Для представления общей картины крупномасштабного распределения показателей, характеризующих современное морфофункциональное состояние прибрежного фитобентоса северо-западной части по сравнению с другими участками украинского побережья, необходимо усреднить величины, которые обуславливают вертикальную, локально-пространственную динамику и колебания, отражающие сезонные изменения интенсивности автотрофного процесса. На рис. И.4.3 представлен современный уровень средних значений ИПф для прибрежного фитобентоса СЗЧМ, а также погруженной растительности плавневых экосистем дельты Дуная и некоторых участков Крымского побережья. Значения площади альгоповерхности данных фитоценозов отражают различия не только природно-географических условий прибрежных экотонов, но и уровень антропогенной эвтрофикации шельфовой зоны. Согласно трофосапробионтной классификации качества водной среды на основе морфофункциональных показателей донной растительности (Миничева, 19986), прибрежную зону украинской части Черного моря можно разделить на:

- район Крымского побережья и заливов северо-западной части со статусом мезотрофной зоны, ИПф 20–40 ед.;
- район Дунай-Днепровского морского междуречья и открытых лиманов со статусом эвтрофной зоны, ИПф 41–70 ед.;
- плавневые экосистемы дельты Дуная со статусом политрофной зоны, ИПф 71–120 ед.

Высокая чувствительность морфофункционального метода при определении реакций растительности на неоднородность условий среды позволяет использовать его в качестве диагностирующего инструмента при оценке экологического состояния водных экосистем.

4.2.2. Долговременная динамика

Как и в случае с пространственной неоднородностью, причиной временной динамики морфофункциональных параметров фитоценозов является изменение комплекса показателей, определяющих первично-продукционный процесс. При этом в зависимости от интенсивности и периода воздействия фактора структурно-функциональные реакции наблюдаются на всех уровнях организации фитобентоса. Незначительные по силе и непродолжительные по времени суточные колебания абиотического комплекса условий среды вызывают у водной растительности адекватные биохимические и физиологические реакции. Однако такой тип физиологических изменений на уровне клетки и ткани не попадает в поле зрения при рассмотрении вопросов динамики фитоценозов. Фиксация динамики морфофункциональных параметров начинается при изменении морфологии слоевища, структуры популяции, флористического состава.

Для фитобентоса структурно-функциональная перестройка, связанная с внутригодовыми изменениями условий произрастания, проявляется в сезонных изменениях. Колебания природно-климатических факторов и динамика интенсивности антропогенных процессов определяют межгодовые изменения и долгопериодную перестройку организации растительности.

Характер изменений ИПФ для сообществ макрофитов на протяжении года определяется ходом сезонной кривой радиационного баланса и температурного режима (рис. П.4.4). Суть сезонной динамики прибрежного фитобентоса состоит в том, что максимальные значения фотосинтезирующей поверхности в расчете на единицу субстрата отмечаются в весенне-летний период; в осенне-зимний период интенсивность автотрофного процесса минимальна.

Межгодовые и долгопериодные изменения структурно-функциональной организации прибрежного фитобентоса СЗЧМ можно рассмотреть на примере Дунай-Днепровского междуречья. Объем и качество стока четырех крупных

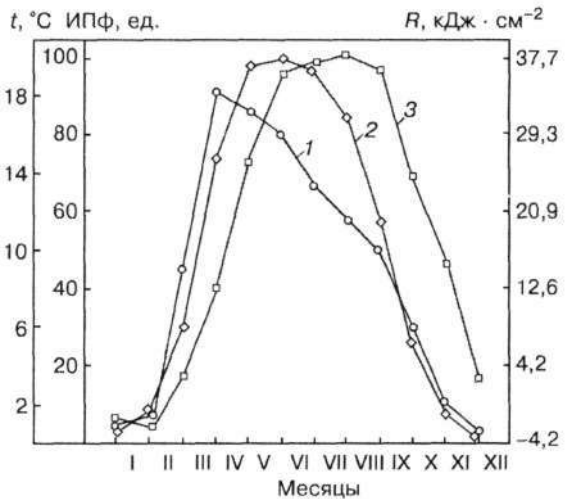


РИС. П.4.4. Соотношение сезонной динамики индексов поверхности макрофитобентоса Одесского залива (1), радиационного баланса (2) для 50° с.ш. степной зоны (Зубов, 1978; цит. по: Федоров, Гильманов, 1980) и температуры воды (3) (по данным Одесской гидрометеостанции)

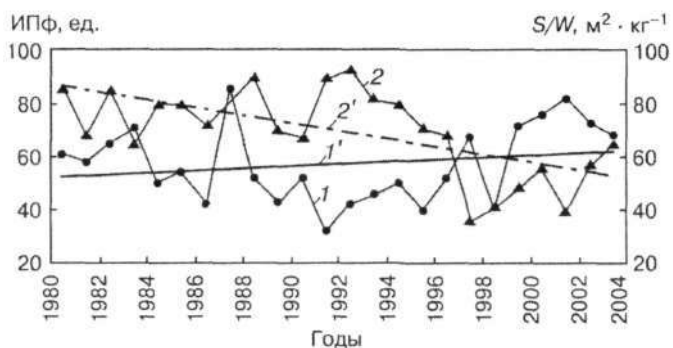


Рис. П.4.5. Межгодовая динамика функциональной активности флористического состава (1, 1') и интенсивности автотрофного процесса (2, 2') прибрежного фитобентоса Дунай-Днепровского междуречья

рек — Дуная, Днестра, Днепра и Южного Буга, непосредственно влияющего на биотический компонент северо-западного шельфа, — несут информацию как о межгодовых колебаниях природно-климатических условий, так и об интенсивности антропогенной деятельности на всем водосборном бассейне (см. ч. I, гл. 3).

Колебания структурно-функциональных показателей прибрежного фитобентоса, отмеченные за последние 25 лет, отражают изменения комплекса природно-антропогенных условий (температурный режим, фотосинтетически активная радиация, объем и качество речного стока и т. д.), которые действовали на протяжении данного периода в Дунай-Днепровском междуречье (рис. П.4.5, 11.4.6). Тренды межгодовой динамики этих показателей свидетельствуют о том, что за последние четверть века наиболее стабильным параметром была функциональная активность флористического состава, выражаемая средней величиной удельной поверхности растительных популяций региона. Для рассматриваемого региона тренд данного показателя практически не менялся в течение 1980—1990-х годов, и лишь за последние 5 лет наметились некоторые тенденции к увеличению положительного угла наклона (рис. И.4.5). Это означает, что если при изменении

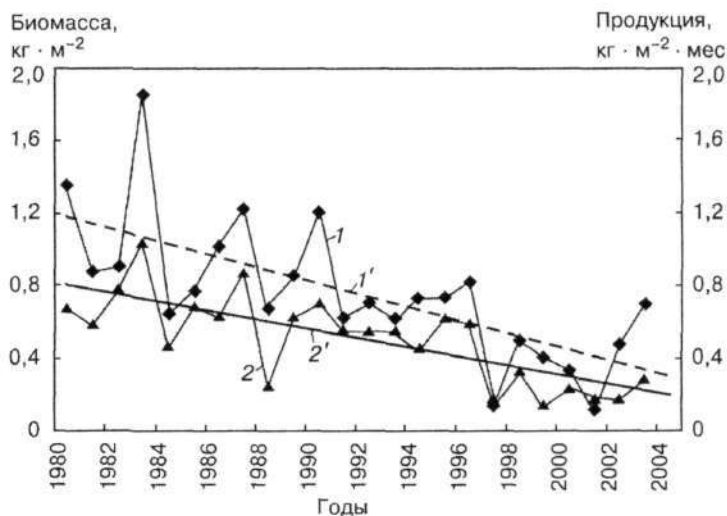


Рис. П.4.6. Межгодовая динамика биомассы (1, 1') и продукции (2, 2') прибрежного фитобентоса Дунай-Днепровского междуречья

флористического состава сообществ и происходила замена видов, то в функциональном отношении они были равнозначны. В отличие от функциональных свойств флористической структуры фитобентоса с 1990-х годов началось достоверное снижение интенсивности автотрофного процесса, обеспечиваемого прибрежной растительностью Дунай-Днепровского междуречья. Об этом свидетельствуют тренды средних значений ИПф (рис. 11.4.5), биомассы и продукции (рис. П.4.6), которые характеризуются отрицательным углом наклона. Данный процесс непосредственно связан с тенденцией к снижению уровня трофности района, которая определяется уменьшением интенсивности хозяйственной деятельности на территории водосборного бассейна Украины в связи с социально-экономическими переменами в 1990—2000-х годах.

Рассматривая тренды долгопериодных изменений, необходимо отметить особенности динамики последних нескольких лет, в частности 2003 г., связанные с резким возрастанием показателей биомассы, продукции и ИПф. Данный факт является наглядным примером новой тенденции. Аномальные климатические условия этого периода стали выступать в роли природного фактора, который в большей степени, чем прямое антропогенное воздействие, влияет на изменение структурно-функциональной организации сообществ фитобентоса. Так, самая холодная за последние 50 лет и самая снежная за последние 10 лет зима 2002—2003 гг. (Адобовский, Большаков, 2003) сдвинула известные закономерности сезонной динамики макрофитов рассматриваемого региона. До середины июля 2003 г. в прибрежной зоне Одессы наблюдалось интенсивное развитие таких зимних видов, как *Desmarestia viridis*, *Punctaria latifolia*, *Ectocarpus confervoides*. Одновременно с этим были зафиксированы нехарактерные для морского побережья высокие показатели биомассы и ИП для части массовых видов макрофитов. Например, в июне—июле на некоторых одесских пляжах данные параметры для *E. intestinalis* и *Cladophora laetevirens* составили соответственно 2,7 и 2,6 г · м⁻²; 107 и 98 ед. Такие факты требуют внимательного разграничения природных и антропогенных причин увеличения продуктивности автотрофных сообществ, которые не всегда можно объяснять только лишь с точки зрения антропогенной эвтрофикации. Очевидно, наметившаяся в последнее время тенденция периодического возникновения аномальных природно-климатических условий все чаще и чаще будет являться причиной нестандартных откликов в биоте морских прибрежных экосистем, в том числе и фитобентоса. При этом необходимо отметить, что они также возникают вследствие антропогенного воздействия, только глобального и опосредованного.

Анализируя в целом динамику структурно-функциональной организации фитобентоса за 25-летний период, можно отметить следующее. На протяжении 1960—1970-х годов в связи с началом эвтрофикации наметилась тенденция к повышению в прибрежных фитоценозах уровня автотрофного процесса. Однако на этом этапе сила воздействия, изменившая функциональные параметры макрофитов, не была достаточной для изменения коэффициента функциональной активности флористической структуры региона. Только в 1980-е годы повышение значений ИПф почти в 2 раза по

сравнению с уровнем 1960-х годов привело к их радикальной перестройке. Изменения флористического состава растительности в тот период развивались по двум основным направлениям. Первое — переход в угнетенное состояние, а затем полное исчезновение таких видов, как *Cystoseira barbata*, *Stilophora rhizoides*, *Dilophus fasciola* и др., S/W_n которых ниже $15 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$. Второе направление связано с увеличением показателей развития, а затем полным доминированием в фитоценозах *Ceramium elegans*, *C. rubrum*, *E. intestinalis*, *Cladophora vagabunda* и др. (S/W_n выше $30 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$). При общем уменьшении средней биомассы фитобентоса в результате замены сообществ крупного многолетнего вида *C. barbata* мелкими короткоциклическими видами из рода *Ceramium*, ИПФ тем не менее возросли вследствие более высокой функциональной активности новых доминантов фитоценозов. Общая интенсификация процессов в экосистеме в 1980-е годы, вызванная эвтрофикацией, послужила причиной адекватной реакции фитобентоса, которая выразилась в изменении следующих морфофункциональных параметров:

- увеличение площади поверхности фитоценозов бентосных водорослей с 20—30 до 50—60 м^2 в расчете на 1 м^2 субстрата;
- отсутствие длинноциклических видов, S/W_n которых ниже $15 \text{ м}^2 \text{ кг}^{-1}$;
- доминирование короткоциклических видов с S/W_n от 30 $\text{м}^2 \text{ кг}^{-1}$ и более;
- увеличение среднего значения S/W флористического состава района с 37 до 78 $\text{м}^2 \text{ кг}^{-1}$.

Последний 10-летний этап характеризуется тем, что в динамике ИПФ намечилось уменьшение среднегодовых значений, что свидетельствует о тенденции к снижению в прибрежной зоне Дунай-Днепровского междуречья продукционного процесса, а значит, и уровня эвтрофикации. При этом количественные показатели функциональной активности флористического состава пока стабильны, несмотря на то, что начиная с 1990-х годов в этом районе отмечались изменения видового состава, связанные с появлением вселенцев и видов, развитие которых не наблюдалось здесь в течение последних десятилетий. Например, в 1990 г. в черте одесских городских пляжей была обнаружена бурая пластинчатая водоросль *Punctaria latifolia* f. *angustifolia*, выявляемая до этого лишь у берегов Крыма и Румынии (Зинова, 1967). Морфометрические исследования показали, что удельная поверхность произрастающей в районе одесских берегов популяции составила $22,8 \pm 2,12 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$. Следовательно, функциональная активность данного вида позволяла ему войти в структуру автотрофных сообществ Дунай-Днепровского междуречья. В 1992 г. в этом же районе был обнаружен представитель арктобореальной флоры *D. viridis*. Необходимо отметить, что в определителе южных морей СССР (Зинова, 1967) семейство Desmarestiaceae (Thur.) Kjellm, вообще отсутствует как не характерное для южных вод. Наблюдения за развитием *D. viridis* в последующие годы свидетельствуют об успешном расселении этого вида в СЗЧМ. В течение последующих 5 лет в холодный период года при температуре до $10 \text{ }^\circ\text{C}$ у одесского побережья *D. viridis* отмечается как массовый вид. Удельная поверхность его популяции практически полностью совпадает со средним значением тако-

вой современного флористического состава данного района, которое составляет $77,8 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$. Это свидетельствует о том, что функциональная активность вида-вселенца соответствует современному уровню продукционного процесса в СЗЧМ. Кроме этого, начиная с 1992—1993 гг. в этой части моря отмечено массовое развитие таких видов, как *Polysiphonia sanguinea* ($S/W_n = 78,3 \pm 1,9 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) и *Pylaiella littoralis* ($S/W_n = 140,2 \pm 5,1 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$), которые были известны в данном районе (Погребняк, 1965; Еременко, 1967), однако на протяжении последних 20 лет не встречались. Таким образом, наблюдаемые с 1990-х годов изменения видового состава прибрежных фитоценозов происходят в рамках современной функциональной активности флористического состава, характерной для Дунай-Днепровского междуречья.

Радикальные изменения, которые произошли в структурно-функциональной организации фитобентоса данного междуречья в 1970—1980-х годах, — наиболее яркое проявление аналогичных процессов, которые в этот же период охватили всю прибрежную зону СЗЧМ. Уменьшение в Черном море биомассы и запасов *Phyllophora nervosa* и *C. barbata* соответственно в 10 и 0,6 раз сопровождалось увеличением в 3—16 раз этих показателей для зеленых водорослей из родов *Ulva*, *Enteromorpha*, *Cladophora* (Калугина-Гутник, 1987). Если учитывать, что удельная поверхность последних в 3—8 раз превышает таковую филлофоры и цистозиры, то становится очевидным, что характер долгопериодных изменений структуры фитобентоса, отмеченный в целом для Черного моря, полностью соответствует закономерностям морфофункциональной перестройки, которые произошли в его северо-западной части. Эти же закономерности подтверждают последние данные, полученные в международной экспедиции по проекту «Восстановление экосистемы Черного моря» (осень 2004 г., район Филлофорного поля Зернова). Впервые во флористической структуре сообществ филлофоры была обнаружена *P. sanguinea* ($S/W_n = 12,1 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$), которая активно начала замещать *Ph. nervosa* ($S/W_n = 10,40 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) и *Ph. brodiaei* ($S/W_n = 11,42 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$).

Анализ изменений морфофункциональной организации прибрежных фитоценозов украинского шельфа Черного моря свидетельствует о том, что начавшаяся в 1960-х годах эвтрофикация за 20-летний период привела к радикальной перестройке донной растительности. Увеличение суммарной площади поверхности фитоценозов сопровождалось угнетением, а в некоторых случаях полным исчезновением низкофункциональных видов (филлофора, цистозира) с параллельным развитием видов, имеющих высокую удельную поверхность (ульва, энтероморфа, кладофора, церамиум, полисифония). В 1980-х годах этот процесс стабилизировался. В 1990-х годах достоверные изменения, которые произошли в функциональных параметрах и начали развиваться во флористическом составе прибрежных фитоценозов, дают основания говорить о тенденции к снижению уровня продукционного процесса и эвтрофикации в прибрежной зоне украинского шельфа.