

582.26
Б 69 .

Е.И. Блинова

ВОДОРОСЛИ-МАКРОФИТЫ И ТРАВЫ МОРЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

флора, распространение, биология,
запасы, марикультура



Правительство Российской Федерации
Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству

Федеральное государственное унитарное предприятие
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «ВНИРО»)

Government of the Russian Federation
State Committee for Fisheries of the Russian Federation

Federal State Unitary Enterprise
«Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography» (FSUE «VNIRO»)



E.I. Blinova

**Seaweeds and seagrasses
of the European part of Russia
(flora, distribution, biology,
resources, mariculture)**

Moscow
VNIRO Publishing
2007

Е.И. Блинова

Водоросли-макрофиты и травы
морей европейской части России
(флора, распространение, биология,
запасы, марикультура)



Москва
Издательство ВНИРО
2007

Рецензент:

доктор биологических наук, профессор *А.Н. Камнев*

Reviewer:

Doctor of Biological Sciences, Professor *Kamnev A.N.*

Фото О.Ю. Вилковой, М.В. Переладова, В.А. Штрика

Блинова Е.И.

Б69 Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). — М.: Изд-во ВНИРО, 2007. — 114 с. + 16 с. вкл.

В книге описаны видовой состав, распространение, биология, запасы, культивирование водорослей-макрофитов и трав в прибрежных акваториях Баренцева, Белого, Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей.

Издание предназначено для широкого круга специалистов, альгологов, гидробиологов, сотрудников рыбохозяйственных организаций, аспирантов, студентов высших и средних учебных заведений.

Blinova E.I.

Seaweeds and seagrasses of the European part of Russia (flora, distribution, biology, resources, mariculture). — М.: Publishing House VNIRO, 2007. — 114 p. + 16 colored inserts.

Description is given of the species composition, distribution, biology, resources, cultivation of seaweeds and seagrasses in the coastal waters of the Barents, White, Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

The book is intended for a wide circle of specialists, algologists, hydrobiologists, fishery scientists, post-graduate students and students of universities and secondary educational institutions.

© Блинова Е.И., 2007

© Blinova E.I., 2007

© VNIRO Publishing, 2007

© Издательство ВНИРО, 2007

ПРЕДИСЛОВИЕ

Берега европейской части России омывают семь морей, в прибрежных водах которых развиваются мощные заросли водорослей-макрофитов, образующие настоящие подводные «леса» и подводные луга из морских трав. Бентосные водоросли в морях растут от зоны заплеска (супралитораль), в зоне прилива-отлива (литораль) и в сублиторали от нуля глубин и до глубины в основном 30–50 м. Ширина их зарослей колеблется от нескольких метров до нескольких километров.

Водоросли — одни из наиболее древних представителей растительного мира. Они играют важную роль в экологии морей, прежде всего в экологии прибрежной зоны. Водоросли являются продуцентами первичного органического вещества, используя растворенные в воде минеральные и органические вещества. От них прямо или косвенно зависит состояние прибрежных экосистем, биоценозов и существование всех живых организмов. Они служат пищей и укрытием для многочисленных беспозвоночных, рыб, особенно их молоди, субстратом для прикрепления кладок и многих сидячих животных. Большинство бентосных водорослей обитает на твердых грунтах, прикрепляясь к ним специальными органами (ризоидами, подошвами, присосками), реже на мягких илисто-песчаных грунтах, формируя пласты и скопления неприкрепленных водорослей.

Прибрежные заросли в умеренной зоне — а моря европейской части России расположены именно в этой зоне — формируются прежде всего за счет видов ламинариевых и фукусовых водорослей, которые являются наиболее крупными морскими растениями, определяют биономию фитоценоза и продуцируют основную биомассу. Под этим основным ярусом развиваются многочисленные более мелкие виды прежде всего зеленых, бурых, красных водорослей. Слоевица крупных водорослей основного яруса служат субстратом для прикрепления более мелких светлюбивых водорослей-эпифитов. Таким образом обычно формируются сложные, многоярусные фитоценозы, а

с учетом живущих в них беспозвоночных и рыб — сложные, разнообразные, высокопродуктивные биоценозы.

Водоросли имеют важное народнохозяйственное значение, так как они или продукты их переработки широко используются в промышленности, медицине, сельском хозяйстве, при изготовлении пищевых и диетических продуктов [Промысловые водоросли СССР: Справочник. 1971]. В морях европейской части России и отчасти в пределах бывшего СССР зарегистрировано порядка 500 видов бентосных водорослей-макрофитов (табл. 1) [Блинова, Возжинская, 1970].

Таблица 1

Количество видов водорослей-макрофитов в морях европейской части России

Море (районы)	Количество видов			
	всего	зеленые	бурые	красные
Баренцево				
Мурманское побережье	194	39	80	75
Юго-восточная часть	81	5	40	36
Новая Земля	158	38	68	52
Белое	191	45	84	62
Балтийское	98	48	28	22
Черное	277	77	71	129
Азовское	45	24	3	18
Каспийское	61	34	7	20

Основными промысловыми водорослями морей европейской части России являются ламинариевые и фукусовые, а также красные водоросли: анфельция, филлофора и фуруцеллярия и морская трава zostера [Киреева, 1962; 1965 а, б]. В этих морях обнаружено девять видов ламинариевых и девять видов фукусовых водорослей [Петров, 1974, 1975]. В Каспийском и Аральском морях ламинариевые и фукусовые водоросли отсутствуют. В Черном море растут только два средиземноморских вида фукусовых: *Cystoseira barbata*, *C. crinita*. Из-за низкой солености в Азовское море (к южному берегу) заходит лишь *C. barbata*. По этой же причине в Балтийском море у берегов бывшего СССР растут только два вида этой группы: *Chorda filum*, *Fucus vesiculosus* (табл. 2).

Водоросли порядка ламинариевых и фукусовых морей европейской части России [Петров, 1974, 1975]

Род, вид	Моря									
	Азовское (южный берег)	Черное (б. СССР)	Балтийс- кое (б. СССР)	Баренцево			Всё море	Белое	Карское	
				Кольский п-ов	Восточ- ная часть	Земля Франца- Иосифа			Юго-за- падная часть	Осталь- ная часть
<i>Saccorhiza dermatodea</i>	0	0	0	+	+	0	+	+	+	+
<i>Chorda filum</i>	0	0	+	+	+	0	+	+	0	0
<i>Ch. tomentosa</i>	0	0	0	+	+	0	+	+	0	0
<i>Laminaria solidungula</i>	0	0	0	+	+	0	+	+	0	+
<i>L. saccharina</i>	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. longicurvis</i>	0	0	0	0	0	+	+	0	0	0
<i>L. digitata</i>	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. hyperborea</i>	0	0	0	+	+	0	+	+	0	0
<i>Alaria esculenta</i>	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pelvetia canaliculata</i>	0	0	0	+	0	0	+	+	0	0
<i>Fucus spiralis</i>	0	0	0	+	0	0	+	+	0	0
<i>F. vesiculosus</i>	0	0	+	+	+	0	+	+	+	0
<i>F. serratus</i>	0	0	0	+	+	0	+	+	+	0
<i>F. distichus</i>	0	0	0	+	+	0	+	+	+	+
<i>Ascophyllum nodosum</i>	0	0	0	+	+	0	+	+	+	0
<i>Halidrys murmanica</i>	0	0	0	+	0	0	+	0	0	0
<i>Cystoseira barbata</i>	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. crinita</i>	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЗАПАСОВ МАКРОФИТОВ

Методы изучения экосистем рыбохозяйственных морских водоемов, сбора и обработки данных, исследований и оценки запасов донных водорослей морской прибрежной зоны обобщены Е.И. Блиновой, О.А. Прониной, В.А. Штриком [Блинова и др., 2005].

Работы по изучению распределения и запасов морских макрофитов можно разбить на три основных этапа: подготовительный — предварительный, экспедиционный, аналитический. Прежде чем приступить к изучению водорослей в море, необходимо собрать и изучить все имеющиеся опубликованные и архивные материалы по морским макрофитам, океанологическим, гидрологическим, гидрохимическим, экологическим условиям района исследования. Наметить, исходя из этих данных, стратегию экспедиционных работ и подготовить необходимое оборудование для их проведения.

Этап сбора фактического материала в полевых условиях является наиболее важным и ответственным. Как правило, исследования выполняются с судна при обязательном использовании маломерных плавсредств. Очень важно перед началом работ с плавсредств, иметь в своем распоряжении аэрофотоснимки или аэровизуальные наблюдения. Они помогут получить представление о расположении зарослей макрофитов, ширине зарослей, проективном покрытии дна водорослями, а в дальнейшем более правильно рассчитать площади, занятые водорослями, и их запасы.

Более дешевым, быстрым, менее трудоемким, не требующим идеальных погодных условий, по сравнению с аэрофотосъемкой, и достаточно результативным является метод аэровизуальных наблюдений. К сожалению, этот метод еще мало применяется при изучении распределения и запасов промысловых водорослей. Особенно важен этот метод в районах с постоянным сильным прибоем, так как здесь сложно, а часто и невозможно применять другие методы, предшествующие подводным работам. Аэровизуальные наблюдения являются важным этапом исследования промысловых водорослей, особенно в неизученных или

мало исследованных районах. Для этих целей пригодны небольшие и наиболее дешевые в эксплуатации самолеты и вертолеты. Облеты производятся на небольшой высоте, 200–250 м над уровнем моря, в тихую погоду. Во время облета на крупномасштабной карте-планшете с нанесенными изобатами на каждом участке отмечают наличие или отсутствие зарослей водорослей, их ширину, проективное покрытие дна водорослями. Одновременно желательно вести видеосъемку, давая комментарий с указанием района наблюдения и характера зарослей.

Аэрофотосъемка является весьма перспективным методом для оценки распределения и запасов водорослей. Этот метод позволяет быстро зафиксировать большой объем информации. Аэрофотосъемка, прежде всего, помогает в установлении границ зарослей, определении проективного покрытия дна водорослями и в расчете на их основе площадей, занятых водорослями, а в перспективе — определении видового состава и биомассы. Обработка полученных материалов заключается в дешифрировании аэроснимков визуально, а в дальнейшем с помощью специальной компьютерной программы.

В районах с хорошей прозрачностью воды, при слабом прибое, где основные промысловые заросли расположены на литорали и в сублиторали до глубины 10–15 м, следует осмотреть место работы с маломерного плавсредства в отлив, в середине дня, когда солнце высоко стоит над горизонтом и хорошо освещает морское дно. Наблюдатель стоит на носу медленно идущего плавсредства и на крупномасштабной карте-бланковке отмечает на основе визуальных наблюдений ширину зарослей, видовой состав и проективное покрытие дна водорослями. При небольшой ширине зарослей плавсредство идет вдоль берега. При наличии широких зарослей оно должно двигаться галсами от верхней до нижней их границы. Результаты наблюдения используются для планирования стратегии подводных работ, а в дальнейшем и при расчете запасов.

Большую помощь при изучении промысловых водорослей и их запасов оказывает гидроакустический метод с применением рыбопоисковых эхолотов. Гидроакустическая съемка помогает определить границы зарослей, их ширину, проективное покрытие дна водорослями, а в отдельных случаях по ним можно судить о видовом составе водорослей. В частности, эхограммы основных промысловых водорослей Белого и Баренцева морей — ламинарии сахаристой и ламинарии пальчаторассеченной различаются, и этот метод нашел достаточно широкое применение при изучении их запасов. Сравнение данных, полученных гидроакустическим и водолазным методами, позволяет установить корреляцию между характером эхограмм и данными о видовом составе, проективном покрытии дна водорослями, биомассе водорослей, полученными методом подводных исследований.

Гидроакустический метод с применением гидролокаторов бокового обзора может дать хорошие результаты при изучении пластообразую-

щих водорослей. Он был апробирован при исследовании пластообразующей красной водоросли филофора на Филлофорном поле Зернова в Черном море. Для большинства пластообразующих красных водорослей другие вышеописанные методы определения нахождения, площадей пластов и проективного покрытия ими дна неприемлемы из-за низкой прозрачности воды и достаточно больших глубин, на которых находится большинство пластов.

Зонам полного отражения сигналов (темные участки сонограмм) соответствуют грунты с различным содержанием крупнозернистых фракций, а зонам полного поглощения сигналов (светлые участки сонограмм) — чистые мелкодисперсные илы. Присутствие звукопоглощающих компонентов на песчано-ракушечных, песчаных, илесто-песчаных грунтах — а на таких грунтах обитают пластообразующие водоросли — свидетельствует о наличии скоплений водорослей. Чем крупнее размеры пласта и его толщина, тем ярче и больше должны быть светлые участки на сонограммах. Целесообразно использование этого метода и для других глубоководных водорослей.

Для изучения глубоководных зарослей и пластов водорослей в морях с низкой прозрачностью воды можно применять метод подводной телесъемки. Этот метод был использован при определении запасов и проведении мониторинга фурацеллярии в Балтийском море.

Важнейшей частью исследований является подводная водолазная съемка. На основании ранее полученных данных самим исследователем или другими специалистами, при использовании аэровизуальных наблюдений или аэрофотосъемки, гидроакустической съемки и других вышеописанных дистанционных методов, а также с учетом условий обитания, таких как степень прибойности, характер грунта, намечается сетка разрезов и количество водолазных станций.

Разрезы закладываются перпендикулярно к берегу. У однообразных по условиям обитания и с однородной растительностью участков разрезы располагаются равномерно. В заливах, губах, где условия обитания сильно различаются в их разных частях, разрезы следует планировать с учетом этих изменений. Число станций на разрезе зависит от ширины зарослей и характера распределения растительности. В широких зарослях и при низкой прозрачности воды станции располагают через одинаковые расстояния.

На каждой станции аквалангист должен зафиксировать глубину, характер грунта, среднее проективное покрытие дна всеми промысловыми и сопутствующими видами и каждым промысловым видом в отдельности. Здесь также закладываются количественные площадки, для наиболее крупных водорослей (ламинариевых) размер площадок 1 м^2 , для большинства других водорослей $0,25 \text{ м}^2$. Обычно на каждой станции берут по три количественных пробы. В случае если проективное покрытие дна водорослями в рамке меньше 100%, то указывается величина проективного покрытия в ней для расчетов средней биомассы

на станции, а в дальнейшем и запасов. Литоральные, прежде всего фукусовые, водоросли можно исследовать во время погружения с аквалангом на разных стадиях прилива-отлива, но желательно планировать работы на период отлива.

Местоположение разреза фиксируют по береговым ориентирам или с помощью GPS-приемника. Ширину узких зарослей определяют с помощью размеченного фала, широких — с помощью GPS, так же как и местоположение станций.

Оценка распределения и запасов пластообразующих, неприкрепленных красных водорослей и фуцеллярии в Балтийском море имеет свои особенности. Большинство дистанционных методов для их изучения не пригодны из-за больших глубин и малой прозрачности воды, за исключением гидроакустического метода и подводного телевидения. С помощью этих методов можно определить границы пластов и зарослей, проективное покрытие дна водорослями, толщину пласта. Сбор количественных проб на пластах можно вести двумя методами: сначала с помощью дночерпателя, а затем методом пробных площадок с применением акваланга.

При изучении пластообразующих водорослей разрезы и станции располагаются на одинаковом расстоянии друг от друга (выполняется сетка станций), что в дальнейшем облегчает подсчет средних биомасс и запасов пластообразующих водорослей. После установления корреляции между толщиной пласта и биомассой для ускорения работ на каждой станции проводят многократное измерение высоты пласта и более редко берут контрольные количественные пробы из рамки.

Первичная обработка собранного материала производится на судне или берегу как можно быстрее после взятия проб. Водоросли не должны подсыхать. Количественная проба разбирается по видам. Выделяются три группы водорослей: доминанты (промысловые), эпифиты и сопутствующие водоросли, растущие на грунте. Определяют видовой состав и биомассу (г/м^2 сырой массы) видов. Производится биологический анализ всей количественной пробы или ее части (50, 25%). Подсчитывается плотность (экз/м^2) слоевищ, их размеры, возрастной состав, наличие, количество и состояние органов размножения. Современное оснащение судов позволяет в настоящее время в экспедиционных условиях не только выполнять биоанализ собранного материала, но и обрабатывать полученные данные с использованием компьютерной техники. Одним из возможных этапов работы в экспедиции является занесение всех полученных в результате обработки проб показателей в электронные базы и их частичное использование для построения рабочих картосхем и первичного анализа состояния зарослей.

Результаты полевых исследований заносятся в электронные компьютерные базы и хранятся в них. Применение реляционных баз данных позволяет хранить данные разных категорий в разных таблицах, что дает возможность рационально использовать вычислительные ре-

сурсы и извлекать различную статистическую информацию из всего массива данных.

В общем виде запас (суммарная биомасса) водорослей рассчитывается как произведение средней биомассы при 100%-ном проективном покрытии, площади зарослей с учетом среднего проективного покрытия дна зарослями на изученном участке побережья.

Для промышленной добычи водорослей необходимо подготовить промысловые планшеты и определить общий допустимый улов (ОДУ) для каждого вида и района. ОДУ — научно обоснованная величина годового промыслового изъятия из единицы запаса, соответствующая ее текущему состоянию и принятой для этого запаса стратегии эксплуатации.

ОДУ базируется прежде всего на основных биологических показателях популяций промысловых видов: видовой специфике, репродуктивной активности, продолжительности жизненного цикла, скорости восстановления популяции после изъятия. С другой стороны, должны быть учтены характер промысла, используемые орудия добычи и промысловые характеристики зарослей.

БАРЕНЦЕВО МОРЕ

Баренцево море представляет собой эпиконтинентальный водоем арктического характера, полносоленого типа. Выгодное географическое положение моря позволяет проникать в столь высокие широты мощным струям теплых вод Северо-Атлантического течения и при активном световом режиме полярного лета приводит к существованию богатой растительности. Особая роль принадлежит прибрежным бентосным биоценозам, отличающимся высокой продуктивностью.

Баренцево море принадлежит к морям приливного типа. Приливы — правильные и неправильные полусуточные. Средняя величина прилива в разных частях моря колеблется от 2,2 до 3,7 м, а скорость приливных течений может достигать 0,6–1,0 узла, а скорость ветровых течений 0,8–1,0 узла. Активный ветровой режим и наличие значительных не защищенных от прибоя берегов приводят к появлению волн высотой более 3 м. На прибрежных мелководьях под воздействием приливных, ветровых, стоковых течений происходит активное перемешивание водных масс. Температура воды колеблется от 1 до 13 °С, а соленость вод — в пределах 34–35‰. У Мурманского побережья льдообразование наблюдается лишь в наиболее суровые зимы, а на севере и востоке Баренцева моря устойчивый ледовый припай устанавливается ежегодно, льдообразование чаще начинается уже в сентябре.

В последнее десятилетие к природным факторам, влияющим на развитие морских экосистем, добавилось и антропогенное воздействие, прежде всего за счет развития промышленного рыболовства, увеличения нагрузок на Севморпуть, технического гидростроительства, освоения нефтяных и газовых месторождений [Пельтихина, 2005].

Современные донные осадки прибрежной зоны представлены преимущественно терригенными отложениями, имеющими весь спектр гранулометрического состава от крупных валунов до песчано-глинистых алевроитов. В прибрежной зоне преобладают валунно-галечно-гравийные отложения и выходы скальных пород.

Флора водорослей Баренцева моря представляет собой обедненную видами североатлантическую флору [Зинова, 1953, 1955, 1974]. В пределах Баренцева моря можно выделить две фитогеографические зоны

(области): бореальную, к которой относится Мурманское побережье, и арктическую, к которой относится остальная часть моря. По данным А.Д. Зиновой [1974], флора Мурманского побережья насчитывает 194 вида, из них 39 видов зеленых, 80 бурых и 75 красных водорослей. У юго-восточного побережья Баренцева моря обнаружен 81 вид, из них 5 видов зеленых, 40 бурых, 36 красных водорослей, а у побережья Новой Земли соответственно 158, 38, 68 и 52 вида водорослей.

Западная часть Баренцева моря (Мурманское побережье Кольского п-ва) в результате воздействия Норвежского и Нордкапского течений богата ламинариевыми и фукусовыми водорослями. Здесь представлены все виды, растущие у северных берегов Норвегии и являющиеся европейскими (*Laminaria hyperborea*, *Pelvetia canaliculata*, *Halidrys murmanica*) или европейско-американскими элементами флоры (*Saccorhiza dermatodea*, *Chorda filum*, *Ch. tomentosa*, *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *Alaria esculenta*, *Fucus spiralis*, *F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. distichus*, *Ascophyllum nodosum*). В восточной части Баренцева моря, а также у Земли Франца-Иосифа, в Белом море число видов сокращается, остаются только европейско-американские, из их числа в Белом море исчезает *Fucus spiralis*. У Земли Франца-Иосифа растут *L. saccharina*, *L. digitata*, *A. esculenta*. У западных берегов Новой Земли появляется арктический вид *L. solidungula*. По направлению к Арктике особенно быстро сокращается численность фукусовых водорослей.

Мурманское побережье

Фитобентос литорали

Литораль Мурманского побережья Баренцева моря богата водорослями-макрофитами. Большая часть литорали занята несколькими видами фукусовых водорослей (рис. 1–4). В супралиторали и отчасти в верхней литорали преобладают зеленые мелкие нитчатки, а также багрянки *Bangia artopurpurea* (= *B. fuscopurpurea*) и *Porphyra umbilicalis*. В нижней части литорали образуют пояс красные водоросли: *Devalerea ramentacea* (= *Halosaccion ramentaceum*), *Palmaria palmata* (= *Rhodymenia palmata*), *Rhodomela lycopodioides* и зеленая *Acrosiphonia* sp. (рис. 5, 6).

Ниже приведены основные типы зарослей водорослей, выделенные на литорали Мурманска [Блинова, 1966].

Первый тип зарослей приурочен к кутовым частям хорошо защищенных губ, где отсутствует прибой. Грунт илисто-песчаный или песчаный с отдельными валунами, щебнем и галькой. В кутах губ всегда наблюдается опреснение. Верхняя граница произрастания водорослей проходит обычно в верхней части II горизонта литорали. Ширина за-

рослей достигает в кутах 200–500 м. Доминирующие виды *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*, образующие два верхних пояса макрофитов. Иногда они образуют смешанные заросли. Обилие фукоидов зависит от количества крупнообломочного материала. Эти два вида фукоидов занимают около 80% площади зарослей литорали. Следующий пояс образован *Fucus distichus* (8% от площади зарослей), а ниже идет пояс *Fucus serratus* (10% от площади зарослей). Нижний горизонт литорали занят багрянками, в основном *Palmaria palmata* и *Devalerea ramentacea*.

Фукусовые в первом типе зарослей составляют 95–99% от массы всех водорослей. Биомасса и площадь проективного покрытия дна водорослями испытывают сильные колебания в зависимости от характера грунта. Площадь покрытия дна в среднем равна 40–50%. Средняя биомасса — 4–5 кг/м² (с учетом площади покрытия). На больших участках илисто-песчаного грунта, лишенных фукоидов, обильно развивается целый ряд более мелких видов: бурые *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Pylaiella littoralis*, *Chordaria flagelliformis*, красные *Porphyra amplissima*, *P. laciniata*, *Dumontia incrassata*, зеленые *Monostroma fuscum* (= *Ulvaria obscura*), *Enteromorpha* spp., *Cladophora* spp.

Второй тип зарослей занимает средние части хорошо защищенных губ, а также наиболее защищенные участки открытых губ, что соответствует III и IV степеням прибойности. Степени прибойности приведены по данным Е.Ф. Гурьяновой, И.Г. Заркса, П.В. Ушакова [1930]. Литораль образована каменисто-валунными россыпями, реже скалами. Имеется некоторое опреснение.

Верхняя граница зарослей проходит в нижней половине I горизонта литорали или в верхней части II горизонта. Выше всех расположен узкий и разреженный пояс *Pelvetia canaliculata*, растущей на скалах вдоль щелей. Ниже идет тоже узкий пояс *Fucus spiralis*. Здесь, как и в первом типе зарослей, *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* являются наиболее массовыми видами, на которые приходится около 80% от массы всех водорослей и 75% площади зарослей. Эти два вида занимают II горизонт литорали.

В III горизонте развиваются *Fucus distichus* и *Fucus serratus*. Эти два вида фукусов или образуют самостоятельные пояса, или смешиваются. Глубже идет пояс багрянок. Доминирующие виды багрянок — *Palmaria palmata* и *Devalerea ramentacea*. Последняя в конце лета обильно обрастает *Elachista lubrica*. Багрянки занимают всего 4–5% площади зарослей.

Во втором типе зарослей наблюдается подъем на литораль ламинариевых, которые занимают самую нижнюю часть литорали от нуля глубин до +0,5...+0,3 м. Заросли литоральных ламинариевых состоят в основном из *Laminaria saccharina*, реже из *L. digitata*. Все шесть вышеперечисленных видов фукусовых редко встречаются все вместе на одном разрезе. Обычно происходит выпадение отдельных видов, ча-

ще отсутствуют *Fucus spiralis* и *Pelvetia canaliculata*. Всегда присутствует *Fucus vesiculosus*, хотя ширина пояса и занимаемый им горизонт литорали могут несколько меняться. Средняя биомасса водорослей в этом типе зарослей в летний период составляет 10 кг/м², средняя ширина зарослей 25 м, масса водорослей на километре береговой линии равна 250 т.

Третий тип зарослей приурочен к открытым и полузащищенным губам и к наружным частям хорошо защищенных губ. Литораль скалистая, реже каменистая. При II степени прибойности этот тип зарослей водорослей встречается на наклонных скалах и каменистых россыпях, при III степени прибойности — на обрывистых скалах, а при I степени прибойности — на отлогих скалах. В то время как на отлогой литорали при III степени прибойности развивается второй тип зарослей, на обрывистых скалах при I—II степенях прибойности — четвертый тип зарослей.

В третьем типе зарослей верхняя граница водорослей проходит в I горизонте литорали, а иногда в супралиторали. Выше фукоидов появляется пояс *Porphyra umbilicalis* + *Blidingia minima*. Биомасса водорослей этого пояса невелика и равна в среднем 0,1 кг/м². Облик литорали определяется прежде всего двумя видами фукусов — *Fucus vesiculosus* и *F. distichus*. Другие фукоиды или полностью выпадают (*Ascophyllum nodosum*), или оказываются редкими. Пояс *Fucus vesiculosus* занимает 20% от площади зарослей, частично во II и I горизонтах литорали.

Ниже, во II горизонте литорали, развивается пояс *Fucus distichus*. Этот вид наиболее характерен для третьего типа зарослей, на его долю приходится в среднем 30% от их общей площади. Иногда *F. distichus* в этом типе зарослей остается единственным видом фукусов.

III горизонт, а иногда нижнюю часть II, занимает пояс багрянок, который состоит из *Rhodomela lycopodioides*, *Polysiphonia urceolata*, *Devalerea ramentacea*, *Palmaria palmata*. Роль багрянок в этом типе зарослей, по сравнению с двумя предыдущими, возрастает. Пояс багрянок занимает 19% от общей площади зарослей вместо 4% в двух предыдущих типах. Возрастает значение ламинариевых, которые поднимаются на литораль до +0,7 м над нулем глубин, и на их долю приходится 10% площади зарослей, в то время как во втором типе заросли ламинариевых занимают 4% площади, а в первом типе отсутствуют. Здесь представлены все три основных вида ламинариевых Мурмана: *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *Alaria esculenta*. Средняя биомасса водорослей в этом типе зарослей равна 5,5 кг/м², средняя ширина зарослей 15 м, масса водорослей на 1 км береговой линии — 80 т.

Четвертый тип зарослей присущ наиболее открытым частям побережья с I и II степенями прибойности. Берега образованы отвесными или приближающимися к отвесным скалами. Опреснение отсутствует. Верхняя граница зарослей проходит в супралиторали, реже в I гори-

зонте литорали. Верхний пояс водорослей состоит из тех же видов (*Porphyra umbilicalis*, *Blidingia minima* и др.), что и в третьем типе, и имеет биомассу около 0,2 кг/м².

Ниже идет пояс разреженных фукоидов: *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*. Первый всегда растет выше второго. Фукоиды занимают всего 30% площади зарослей литорали и составляют около 30% от общей массы водорослей. Водоросли не образуют сомкнутых зарослей.

Ниже пояса фукоидов размещается пояс багрянок и зеленых водорослей, который образован *Polysiphonia urceolata*, *Palmaria palmata*, *Cladophora rupestris*, *Acrosiphonia* spp. и некоторыми другими. Этот пояс занимает около одной трети площади зарослей литорали. В зарослях этого типа багрянки достигают наиболее пышного развития. Характерным для этого пояса является и обильное развитие зеленых водорослей.

Заросли ламинариевых поднимаются на литораль на высоту до 1,0—1,5 м над нулем глубин, занимая 20% площади зарослей, и на них приходится около 40% от общей массы макрофитов литорали. Они представлены в основном молодыми растениями *Alaria esculenta* и в меньшем количестве *Laminaria digitata*. Происходит дальнейшее уменьшение роли фукоидов и увеличение значения багрянок и ламинариевых. Фукусы представлены часто единственным видом *Fucus distichus*. В этом типе зарослей самая низкая средняя биомасса (1,5 кг/м²), самая маленькая средняя ширина зарослей (5—8 м) и наименьшая масса водорослей на 1 км береговой линии (9 т).

Пятый тип зарослей встречается у открытых берегов западного. Мурман (п-ов Рыбачий, Айновские о-ва). Для этих участков побережья характерны I—II степени прибойности. Пологая литораль сложена плоскими скалами, часто имеющими ступенчатое строение, или каменистыми россыпями, которые образованы глинистыми сланцами и песчаниками.

Верхний пояс расположен в I горизонте литорали или в супралиторали и образован *Porphyra umbilicalis*, *Blidingia minima* и некоторыми другими видами. В этом типе зарослей имеется почти полный набор фукоидов, среди которых особенно велика роль *Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*. Более редкими, но имеющими достаточно широкое распространение являются *Fucus distichus*, *F. spiralis*. На фукоиды приходится 78% площади зарослей и 86% от общей массы водорослей.

Пояс багрянок занимает частично II и III горизонты литорали и представлен в основном *Rhodomela lycopodioides*, *Cystoclonium purpureum*, *Corallina officinalis*. К багрянкам в значительном количестве примешиваются зеленые водоросли — *Spongomorpha* spp.

Заросли ламинариевых поднимаются на литораль до 0,5 м над нулем глубин и представлены чаще всего *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *Phyllaria lorea*, *Alaria esculenta*. Средняя ширина зарослей этого типа равна 30 м, средняя биомасса — 8 кг/м², а средняя масса во-

дорослей на 1 км береговой линии — 240 т. Высокая средняя биомасса водорослей литорали в пятом типе зарослей при наличии сильного прибоя объясняется отлогим строением литорали.

Основные характеристики типов зарослей литорали Мурмана приведены в табл. 3 [Блинова, 1966].

Количественные характеристики поясов водорослей литорали Мурмана приведены в табл. 4.

Таблица 3

**Характеристики основных типов зарослей литорали Мурмана
[Блинова, 1966]**

Основные характеристики литорали	Типы зарослей литорали				
	I	II	III	IV	V
Дно	Илисто-песчаное с отдельными валунами, щебнем и галькой	Каменно-валунное, реже скалистое	Скалистое или каменно-валунное	Скалистое	Скалистое, реже валунное
Общий уклон дна литорали	Отлогая	Слабонаклонная	Наклонная	Отвесная, обрывистая	Слабонаклонная
Степень прибойности	IV—V	IV—III	III—I	II—I	II—I
Соленость	Наибольшее для побережья Мурмана опреснение	Небольшое опреснение	Небольшое опреснение	Опреснение почти отсутствует	Небольшое опреснение
Верхняя граница зарослей макрофитов (горизонты)	II	II, реже I	I, иногда супралитораль	Супралитораль, иногда I	I или супралитораль
Поясообразующие виды фукоидов	<i>Fucus vesiculosus</i> , <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>Fucus distichus f. latifrons</i> , <i>Fucus serratus</i>	<i>F. vesiculosus</i> , <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>Fucus distichus f. latifrons</i> , <i>Fucus serratus</i>	<i>Fucus distichus f. edentatus</i> , <i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Fucus distichus f. edentatus</i> , <i>Fucus vesiculosus</i>	<i>F. vesiculosus</i> , <i>F. serratus</i> , <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>F. distichus f. edentatus</i> , <i>F. spiralis</i>
Поясообразующие багрянки	<i>Palmaria palmata</i>	<i>Palmaria palmata</i> , <i>Devalerea ramentacea</i>	<i>Rhodomela lycopodioides</i> , <i>Polysiphonia urceolata</i> , <i>Devalerea ramentacea</i> , <i>Palmaria palmata</i>	<i>Polysiphonia urceolata</i> , <i>Palmaria palmata</i>	<i>Rhodomela lycopodioides</i> , <i>Cystoclonium purpureum</i> , <i>Corallina officinalis</i>
Поясообразующие зеленые	—	—	—	<i>Cladophora rupestris</i> , <i>Acrosiphonia</i> spp.	<i>Spongomorpha</i> spp.

Основные характеристики литорали	Типы зарослей литорали				
	I	II	III	IV	V
Пояс <i>Porphyra umbilicalis</i> + <i>Blidingia minima</i> +...	Отсутствует	Отсутствует	Развит	Хорошо развит	Развит
Горизонт, занятый поясом багрянок	III	III	III и частично II	II и III	Частично II и III
Средняя высота поднятия ламинариевых на литораль	Отсутствуют	+0,4 м	+0,7 м	+1,5 м	+0,5 м

Таблица 4

Количественные характеристики доминирующих поясов водорослей литорали Мурмана [Блинова, 1969]

Пояс водорослей	Средняя летняя биомасса, кг/м ²			Средняя длина таллома, см			Вертикальное распределение, горизонты литорали			Процент занимаемой площади зарослей литорали		
	О*	II	З	О	II	З	О	II	З	О	II	З
<i>Porphyra umbilicalis</i>	0,2	0,1	—	—	—	—	I	I	—	20	10	—
<i>Fucus vesiculosus</i>	1,5	6,5	9,0	15–20	30	40–50	I–II	II	II	10	20	40
<i>Ascophyllum nodosum</i>	—	9,0	11,0	—	50–60	60–80	—	II	II	Редко	10	35–40
<i>Fucus distichus</i>	1,5	6,5	10,0	8–15	30–50	30–50	I–II	II	III	20	30	5–10
<i>Fucus serratus</i>	—	10,0	10,0	—	40–60	50–70	—	III	III	—	5	10
<i>Fucus spiralis</i>	3,5	7,0	—	—	15–20	—	I	I	—	Встречается редко		
<i>Pelvetia canaliculata</i>	—	0,25	—	—	5	—	—	I	—	Встречается редко		
Багрянки + зеленые	1,5	2,5	2,5	5–10	10–15	—	II–III	III	III	20–30	15–20	4–5
Литоральные ламинариевые	3,0	12	10	—	—	—	II–III	III	III	20	10	4

*Побережье: О — открытое, II — полузащищенное, З — защищенное

Запасы литоральных водорослей

Запасы литоральных, преимущественно фукусовых, водорослей Мурмана были определены К.Л. Виноградовой [1964] не менее чем в 100 тыс. т, а запасы водорослей в 19 исследованных губах составляли 28 тыс. т.

По данным Е.И. Блиновой [1969], общие запасы литоральных водорослей Мурмана достигают 200–210 тыс. т, из них 180 тыс. т приходится на фукусовые и 30 тыс. т на другие водоросли — литоральные ламинариевые и багрянки. Запасы водорослей в различных типах зарослей литорали приведены в табл. 5.

Таблица 5
Запасы водорослей литорали Мурмана [Блинова, 1969]

Основные количественные показатели	Типы зарослей водорослей литорали				
	I	II	III	IV	V
Средняя биомасса водорослей, кг/м ²	4,5	10,0	5,5	1,5	8,0
Средняя ширина зарослей, м	55	25	15	6	30
Длина береговой линии, км	542	437	326	138	
Масса водорослей на 1 км береговой линии, т/км	250	80	9	240	
Запасы, т	135500	35000	3000	33000	

Основные запасы литоральных водорослей сосредоточены на защищенном от прибоя побережье и равны 135 тыс. т. Запасы водорослей на полузащищенном от прибоя побережье (III тип), на п-ове Рыбачий и Айновских о-вах (V тип) соответственно были определены в 35 и 33 тыс. т. На всем открытом прибое побережье Мурмана запасы водорослей в летний период составляют около 3 тыс. т.

Ниже приведены запасы доминирующих водорослей на литорали Мурмана (табл. 6).

Таблица 6
Запасы доминирующих видов водорослей литорали Мурмана [Блинова, 1969]

Вид	Запасы, т	Процент от общих запасов
<i>Fucus vesiculosus</i>	70000	34
<i>Ascophyllum nodosum</i>	60000	29
<i>Fucus distichus</i>	27000	13
<i>Fucus serratus</i>	20000	10
<i>Phodophyta</i>	10500	5
<i>Laminariaceae</i>	18000	9

Как следует из табл. 6, более 60% от общих запасов литоральных водорослей приходится на *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*. Литоральные багрянки составляют всего 5%, а литоральные ламинариевые 9% от общих запасов водорослей литорали.

Фитобентос сублиторали

Основными видами водорослей сублиторали Мурмана, образующими высокую биомассу, являются представители семейства ламинариевых. Ширина зарослей ламинариевых водорослей у побережья Мурмана колеблется от 1 м до 1–1,5 км. Они растут от нижнего горизонта литорали, или от нуля глубин, до глубины 5–15 м, редко опускаясь глубже. Ламинариевые составляют не менее 95% от запасов всех сублиторальных водорослей и наряду с зарослями фукусовых литорали играют основную роль в создании органического вещества в прибрежье Мурмана.

Доминирующими, широко распространенными видами ламинариевых на Мурмане являются: ламинария сахаристая — *Laminaria saccharina* (рис. 7), ламинария пальчаторассеченная — *L. digitata* (рис. 8), алария съедобная — *Alaria esculenta* (рис. 9). Красные водоросли в сублиторали Мурмана формируют самостоятельный фитоценоз на глубине 10–25 м и более, но не образуют больших биомасс и промыслового значения в настоящее время не имеют [Блинова, 1964 а, б].

На основании особенностей распределения макрофитов, их видового состава и количественных показателей в сублиторали Мурмана было выделено четыре типа растительности [Блинова, 1964 а].

Первый тип растительности встречается в хорошо защищенных губах или в кутовых частях менее защищенных губ, для которых характерны слабый прибой или почти полное его отсутствие, илесто-песчаные, реже песчаные грунты со щебнем, галькой или отдельными валунами. Количество грубообломочного материала сильно колеблется в разных районах и на разных глубинах. Здесь наблюдается некоторое опреснение, наибольшие для Мурмана годовые, сезонные и суточные колебания температуры и солености воды. Если валунов и щебня много, то заросли водорослей покрывают 100% площади дна. При небольшом их количестве площадь дна, покрытая водорослями, может уменьшаться до 10–15%, а при отсутствии валунов и щебня заросли ламинариевых исчезают.

Основными представителями флоры этого типа растительности являются *Laminaria saccharina f. membranacea*, *L. digitata f. cucullata*, *Alaria esculenta* и *Desmarestia aculeata*. Ламинариевые водоросли растут на глубине от 0 до 5–7 м, а десмарестия опускается до 20–30 м. Ширина зарослей сильно варьирует и в основном зависит от уклона дна. Средняя биомасса водорослей этого типа растительности зависит от характера грунта, степени его заиления. Чем меньше валунов и щеб-

ня, чем больше заиление, тем меньше биомасса. При 100%-ной площади проективного покрытия дна водорослями средняя биомасса ламинариевых летом в этом типе растительности сублиторали — 5–6 кг/м².

Самой широко распространенной водорослью, доминантой первого типа растительности, является *Laminaria saccharina* f. *membranacea*, которая произрастает на глубине от 0 до 5–7 м и имеет широкую (50–70 см) и очень ломкую пластину. В верхней части зарослей к *L. saccharina* примешивается *L. digitata* f. *cucullata*, которая иногда образует пятна почти чистых зарослей и преимущественно встречается на глубине 1–3 м. С увеличением глубины основным сопутствующим видом зарослей ламинарии сахаристой становится *Desmarestia aculeata*, развивающаяся в виде неприкрепленной массы перепутанных талломов. На глубине 5–7 м и глубже она становится доминирующим, а иногда и единственным видом.

Второй тип растительности встречается в слабо защищенных губах или в наиболее открытых частях хорошо защищенных губ. Для сублиторали с данным типом растительности характерны прибой, скалистые грунты, имеющие сравнительно небольшой угол наклона (5–25°), или каменисто-валунные россыпи. Колебания солености и температуры значительно ослаблены.

Доминирующими видами данного типа зарослей являются *Laminaria digitata*, *Alaria esculenta*, *L. saccharina* f. *saccharina*, *Desmarestia aculeata* и *D. viridis*. *Laminaria saccharina* образует узкий пояс в самой верхней части сублиторали до глубины 1 м, реже 2 м. Основные заросли состоят из *L. digitata*, среди которой вкраплены отдельные экземпляры и пятна *Alaria esculenta*. Ширина зарослей изменяется на разных участках побережья от 3–5 до 100 м и более, составляя в среднем около 15 м. Средняя биомасса водорослей летом равна 12 кг/м². На *Laminaria digitata* приходится 70%, на *Alaria esculenta* — 25%, а на *L. saccharina* — 5% от массы ламинариевых. Ниже зоны ламинариевых самостоятельный пояс образует *Desmarestia aculeata*.

К этому же типу растительности относятся заросли п-ова Рыбачий, Айновских о-вов, о-ва Кильдина. Эти участки побережья отличаются иным характером грунта (сланцевая пологая плита или каменисто-валунные россыпи), сильным прибоем (I–II степени прибойности) и пологим дном. Ширина зарослей колеблется от 10 до 200–1000 м. Средняя ширина 50–60 м. Биомасса ламинариевых составляет 9–10 кг/м².

Третий тип растительности приурочен к открытому побережью Мурмана, подвергающемуся сильному прибою (I, реже II степень прибойности). Грунты, как правило, скалистые, сложенные гранитами, гнейсами, базальтами. Скалы имеют большой угол наклона от 20–30° до отвесных. Соленость воды высокая, колебания температуры и солености слабые. Ширина зарослей небольшая и равна в среднем 3 м. Некоторое расширение зарослей происходит у мысов или в небольших бухтах. Биомасса высокая и равна 12 кг/м². Основными представителями

этого типа растительности являются *Laminaria digitata*, на которую приходится 75%, и *Alaria esculenta* — 25% всей биомассы ламинариевых. *L. saccharina* встречается в виде отдельных экземпляров.

Ниже (табл. 7) приводятся данные о запасах ламинариевых водорослей в различных районах Мурмана [Блинова, 1964 б].

Таблица 7

Запасы ламинариевых водорослей Мурмана [Блинова, 1964 б]

Районы	Средняя биомасса, кг/м ²	Средняя ширина зарослей, м	Длина береговой линии, км	Масса водорослей на 1 км берега, т	Запасы, т
Губа Вайда	12	200	7	2400	16800
Кийский рейд	7	40	10	280	2800
Айновские о-ва	10	50	10	500	5000
Губа Скорбеевская	10	50	20	500	10000
П-ов Средний	4	20	10	80	800
Губа Большая Волоковая	7,5	20	21	152	3200
О-в Кильдин	8,5	150	45	1275	57400
Губы:					
Дальнезедленецкая	—	—	—	—	1000
Порчниха-Южная-Захребетная	—	—	—	—	2500
О-ва Семь островов	14	15	17	210	3570
Семиостровский рейд (материковый берег)	12	20	12	240	2880
Лицкие о-ва	14	10	10	140	1400
Губы:					
Мертвецкая	10	3	15	30	450
Корабельная	6,5	20	1,5	130	200
Дворовая	15	15	2	225	450
Дроздовка (кутовая часть)	5	—	—	1200	20000
Дроздовка (более открытая часть)	10	6—7	14	65	900
Ивановка (1-й бассейн)	6	200	—	1200	6600
Ивановка (ковш)	4,5	—	—	—	6500
Ивановка (лагуна)	10	—	—	—	12500
Всего					154950

На большей части побережья Мурмана ширина зарослей не превышает 10–50 м, а средняя для побережья биомасса ламинариевых составляет 10 кг/м². Наибольшие скопления сублиторальных водорослей обнаружены в трех пунктах побережья: у п-ова Рыбачий, о-ва Кильдин, в губах Ивановка и Дроздовка. Общие запасы сублиторальных ламинариевых водорослей на обследованных участках побережья были определены в 155 тыс. т [Блинова, 1964 б]. Сюда не вошли запасы ламинариевых многочисленных мелких губ Мурмана, губ Кольского залива, а также зарослей ламинариевых у открытых скалистых берегов. В зарослях первого типа запасы ламинариевых водорослей достигают 50 тыс. т, а в зарослях сублиторали второго типа — 187 тыс. т. В зарослях третьего типа запасы ламинариевых водорослей установлены в 12,8 тыс. т.

Самым широко распространенным видом сублиторали Мурмана является *Laminaria digitata*. У открытых и полузащищенных берегов на этот вид приходится 70–75% от общей массы ламинариевых, а у защищенных от прибоя участков побережья — 11%. Средняя биомасса этого вида равна 10 кг/м².

Laminaria saccharina встречается у всего побережья Мурмана. У открытых и полузащищенных берегов растет *f. saccharina*, которая образует узкий пояс в нижней литорали и в верхней сублиторали и составляет 5% от общей массы ламинариевых, несмотря на высокую среднюю биомассу (13 кг/м²). У защищенного от прибоя побережья на глубине 0–7 м доминирует *f. membranacea*, на которую приходится 83% от запасов ламинариевых в этих условиях. Средняя биомасса этого вида при 100%-ной площади проективного покрытия дна равна 5 кг/м².

Alaria esculenta лучше развивается в прибрежных водах открытых и полузащищенных берегов, где на нее приходится 25% от общей массы ламинариевых, а в сублиторали на защищенных от прибоя участках побережья — 6%. Средняя биомасса аларии равна 2 кг/м².

Глубже пояса ламинариевых вдоль всего побережья Мурмана доминирует *Desmarestia aculeala*.

Запасы сублиторальных водорослей

Общие запасы ламинариевых водорослей сублиторали Мурмана (без Кольского залива) оценены в 250 тыс. т. Из них 146 тыс. т приходится на *Laminaria digitata*, 51 тыс. т — на *L. saccharina* и 53 тыс. т — на *Alaria esculenta* [Блинова, 1965 а, б].

В 1984–1985 гг. были проведены исследования запасов ламинариевых водорослей на большей части побережья Мурмана. Запасы ламинариевых водорослей в результате этих работ были определены (табл. 8) в 183 тыс. т [Сорокин, Пельтихина, 1987, 1991]. Специалистами ПИНРО даны также рекомендации по изучению запасов и рациональной эксплуатации промысловых водорослей Баренцева моря [Сорокин, Ванюхин, Пельтихина, 1985; Сорокин, Ванюхин, Кильдюшевский, Гуревич, 1987; Сорокин, Ванюхин, Пельтихина и др., 1988, 1989].

**Запасы промысловых ламинариевых водорослей Мурмана
[Сорокин, Пельтихина, 1987, 1991]**

Район	Биомасса, кг/м ²	Запасы, т	Виды, ламинария	Количество, %
Айновские о-ва	<u>1,5–6,0*</u>	1090	Алярия съедобная	48
	3,0		пальчаторассеченная	27
			сахаристая	25
Кийский рейд	<u>1,9–9,6</u>	11500	сахаристая	30–35
	3,9		пальчаторассеченная	30–35
			Алярия съедобная	30
Губа Большая Волоковая	<u>1,9–11,0</u>	5600	пальчаторассеченная	65
	5,4		Алярия съедобная	30
			сахаристая	5
Губа Вайда	<u>0,3–6,4</u>	1200	пальчаторассеченная	65
	2,7		Алярия съедобная	30
			сахаристая	5
Губа Зубовская	<u>0,8–11,0</u>	7020	Алярия съедобная	72
	4,4		пальчаторассеченная	25
			сахаристая	3
Губа Цып-Наволок	<u>7,0–20,0</u>	3560	пальчаторассеченная	80
	8,4		Алярия съедобная	82
Бухта Озерко	<u>0,2–3,2</u>	67	сахаристая	95
	1,2			
Губа Эйна	<u>6,0–8,8</u>	390	Алярия съедобная	40
	4,9		пальчаторассеченная	30
			сахаристая	30
Губа Вичаны	<u>6,0–8,2</u>	124	пальчаторассеченная	30–35
	5,2		сахаристая	30–35
			Алярия съедобная	30–35
О-в Кильдин	<u>5,0–9,0</u>	28854	пальчаторассеченная	30–35
	5,9		сахаристая	30–35
			Алярия съедобная	30–35
Губа Медвежья	<u>12,0–16,0</u>	4432	пальчаторассеченная	60
	12,2		Алярия съедобная	35
			сахаристая	5
Район о-ва Малый Олений	<u>13,0–19,0</u>	13800	пальчаторассеченная	80
	14,9		Алярия съедобная	10–15
			сахаристая	5
Губа Малая Шарковка	<u>4,0–15,0</u>	18	пальчаторассеченная	90
	13,0		Алярия съедобная	10
Участок побережья между губами Малая Шарковка и Зеленая	<u>8,0–15,0</u>	7100	Алярия съедобная	100
	9,0			

Район	Биомасса, кг/м ²	Запасы, т	Виды, ламинария	Количество, %
Участок губы Териберской	<u>0,5–7,5</u>	6930	пальчаторассеченная	60
	4,6		Алярия съедобная	25
			сахаристая	15
Губа Ярнышная	<u>2,5–5,0</u>	12765	сахаристая	50
	3,3		пальчаторассеченная	33
			Алярия съедобная	17
Район о-ва Большой Олений	<u>0,3–5,0</u>	11926	пальчаторассеченная	35
	4,0		Алярия съедобная	25–30
			сахаристая	35
Губа Вяжино	<u>6,0–8,0</u>	130	пальчаторассеченная	60
	5,2		Алярия съедобная	40
Губа Кекурская	<u>9,0–13,0</u>	390	пальчаторассеченная	65
	7,3		Алярия съедобная	35
Семиостровский рейд	<u>2,5–10,0</u>	19400	Алярия съедобная	50–75
	6,7		сахаристая пальчато- рассеченная	15–25
				10–25
Губа Золотая	<u>2,8–7,2</u>	198	пальчаторассеченная	60
	4,5		Алярия съедобная	35
			сахаристая	5
Губа Захребетная	<u>10,0–14,0</u>	272	пальчаторассеченная	65
	11,3		Алярия съедобная	30
			сахаристая	5
Губа Мертвецкая	<u>2,9–10,0</u>	72	сахаристая	30–35
	5,4		пальчаторассеченная	30–35
			Алярия съедобная	30–35
Губа Дворовая	<u>7,0–20,0</u>	255	пальчаторассеченная	30–35
	9,9		сахаристая	30–35
			Алярия съедобная	30–35
Губа Дроздовка	<u>4,0–20,0</u>	17852	сахаристая	95
	10,6		пальчаторассеченная	2
			Алярия съедобная	3
Губа Ивановская	<u>5,0–16,0</u>	19802	сахаристая	80
	11,1		пальчаторассеченная	10
			Алярия съедобная	10
Губа Шурицкая	<u>2,0–14,0</u>	5120	сахаристая	35
	11,9		пальчаторассеченная	35
			Алярия съедобная	30
Губа Безымянная	<u>9,0–16,0</u>	710	сахаристая	30–35
	8,5		пальчаторассеченная	30–35
			Алярия съедобная	30–35
Губа Савиха	<u>9,0–16,0</u>	540	пальчаторассеченная	60
	10,3		Алярия съедобная	40

Район	Биомасса, кг/м ²	Запасы, т	Виды, ламинария	Количество, %
Участок меду губами Безьямная и Савиха	9,0–13,0	685	пальчаторассеченная	50
	9,8		сахаристая Алярия	5
			съедобная	45
Губа Орловская	4,0–8,5	4360	пальчаторассеченная	70
	7,6		Алярия съедобная	25
			сахаристая	5
Губа Гоголина	5,0–13,4	7600	пальчаторассеченная	70–80
	8,0		сахаристая	5–10
			Алярия съедобная	15–20

*Здесь и далее: в числителе — предельные значения, в знаменателе — средняя величина

Т.С. Пельтихина [2005] приводит данные, полученные ПИНРО в период с 1981 по 1999 г., по изучению видового состава, распределения, ширины зарослей, проективного покрытия, биомассы ламинариевых водорослей в большинстве губ и у островов Мурманского побережья.

Наиболее мощные промысловые скопления ламинариевых обнаружены в районе п-ова Рыбачий, о-вов Кильдин и Малый Олений, Семиостровского рейда, в губах Дроздовка и Ивановская. Промысловые запасы макрофитов на этих участках составляют 130 тыс. т. Данные о запасах ламинариевых водорослей, полученные в 60 и 80-х гг. прошлого века и позже, близки и составляют в среднем 200–250 тыс. т.

Для организации промысла ламинариевых водорослей в прибрежной зоне Мурмана рекомендовано 10 наиболее перспективных районов, где сосредоточено до 80% их промыслового запаса [Пельтихина, 2005]. В зависимости от степени защищенности от волнения и величины запасов водорослей эти районы можно разделить на следующие группы. Губы, сравнительно защищенные от волнения, глубоко вдающиеся в берег, удобные для промысла: Дроздовка, Ивановка, Ярнышная. Районы открытых участков побережья, где добыча водорослей зависит от гидрометеорологических и геоморфологических условий побережья: Кийский рейд, о-ва Кильдин, Большой и Малый Олений, губы Большая Волоковая, Териберская, участок побережья между губами Малая Шарковка и Зеленая. Для этих районов приведены данные о глубине распространения зарослей, их ширине, типе грунтов, соотношении (в %) видов в зарослях, запасах и общем допустимом улове (ОДУ). ОДУ в вышеприведенных районах достигает 16 тыс. т. В остальных многочисленных губах и заливах Мурманского побережья запасы ламинариевых водорослей изменяются от 70 до 400 т, и добычу здесь можно вести в небольшом объеме и ручным способом.

Остров Новая Земля

Баренцевоморское побережье о-ва Новая Земля изрезано множеством заливов и губ. Рельеф дна сложный, район изобилует мелководьями. Донные отложения у выходов из губ и бухт представлены алевритами, ближе к вершинам они сменяются галькой, гравием и песком. Многочисленные отмели сложены скальными породами. Твердые грунты и заросли сосредоточены на внешних частях губ и мелководных банках.

Неподвижный ледовый покров образуется к ноябрю, кроме того, много льда нагоняет из Карского моря. Торосистые льды фрагментарно выплывают заросли до глубины 6 м. Акватория очищается от льда только в конце июня. Принесенные из Карского моря прибрежным течением Литке холодные воды имеют высокую прозрачность, что дает возможность водорослям распространяться до больших глубин.

Коллекции водорослей макрофитов, собранные у архипелага Новая Земля в начале XX в., были обработаны Е.С. Зиновой [1929]. В этой работе приводится 123 вида водорослей с указанием местообитания и распространения. Первые специальные работы по изучению фитобентоса в Баренцевом море у о-ва Новая Земля приходится на 30-е гг. XX в. [Флеров, 1932; Флеров, Корсакова, 1932]. Супралиторальная растительность, как правило, слабо развита. На литорали были обнаружены мелкие фукусы — *Fucus distichus*, *Pylaiella littoralis*, *Sphacelaria cirrhosa* и зеленые — *Spongomorpha*, *Enteromorpha*, *Urospora*, *Rhizoclonium*, *Cladophora*.

Характерной особенностью сублиторальной зоны, отличающей ее от литоральной, является большое богатство водорослей, как в видовом, так и количественном отношении. В этой зоне, наряду с представителями типичной сублиторальной флоры, встречаются виды, которые в других регионах растут на литорали. В верхней сублиторали на глубине 0–2 м развивается сообщество фукусов — *Fucus distichus* и *F. serratus* на каменистом дне и нитевидные бурые водоросли (*Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Chorda* spp.) на песчано-хрящеватом дне.

На глубине 2–12 м растет фитоценоз ламинариевых водорослей (*Laminaria* spp., *Alaria* spp.), *Desmarestia aculeata* и большое количество сопутствующих видов. Еще глубже (12–26 м) доминирует фитоценоз багрянок, прежде всего виды родов *Ptilota*, *Polysiphonia*, *Delesseria*, *Odonthalia*, *Phyllophora* и некоторые другие. Растительность становится более разреженной в губах при наличии опреснения и преобладании мягких грунтов. В районах с подвижным ледовым покровом водоросли, прежде всего многолетние, исчезают на литорали и в верхней сублиторали.

В 1965 г. были проведены исследования сублиторальных водорослей у Новой Земли в районе Карских ворот, в том числе в губах Ло-

гинова, Никольский шар, бухте Русанова [Гемп, Бызова, 1970]. Лами-
нариевые водоросли в перечисленных районах имеют промысловое
значение, и их запасы составляют 13,5 тыс. т. Запасы ламинариевых
водорослей были также изучены у юго-западного побережья Новой
Земли: мыса Саханыха (5,8 тыс. т), о-ва Потыч (2,9 тыс. т), о-ва Плос-
кий и прилегающих мелководий (13,3 тыс. т), о-вов Большой и Малый
Саханий (2,8 тыс. т), о-ва Журавлев (2,0 тыс. т).

В 1988 г были проведены исследования запасов ламинариевых водо-
рослей у южного побережья, которые дополнили список изученных
районов (губы Строганова, Кабанья, Саханыха). Запасы водорослей в
этих районах определены в 55 тыс. т, из них 38 тыс. т приходится на
район губы Строганова [Сорокин, Пельтихина, 1991; Пельтихина,
2005]. Заросли ламинариевых водорослей сосредоточены преимущест-
венно на глубине 1–9 м у внешних частей губ и заливов, островов и
на мелководных банках. Доминирующими видами являются *Laminaria*
digitata, *L. saccharina* и *Alaria dolichorhachis*.

Остров Вайгач

Остров Вайгач имеет сильно изрезанные скалистые берега. Лед на-
блюдается с ноября по июнь. В летние месяцы северо-восточными
ветрами нагоняется лед из Карского моря. Изучено распределение
водорослей в губе Долгая, бухтах Варнека и Лямчина. Прибрежные
воды острова бедны водорослевыми ресурсами, за исключением губы
Долгая, запасы водорослей в которой оценены в 1,1 тыс. т, а на при-
легающем к ней островном участке — в 1,5 тыс. т. [Пельтихина,
2005].

Юго-восточная часть Баренцева моря

Юго-восточную часть Баренцева моря отличают преобладание мяг-
ких грунтов и не защищенных от прибоя участков, распреснение вод,
наличие ледового покрова с ноября по июнь и большое количество
взвеси в воде. Заросли ламинариевых водорослей располагаются пре-
имущественно на глубине 3–7 м. Данных о видовом составе, распреде-
лении и запасах водорослей для этого района очень мало [Аверинцева,
1996; Коренников, Гемп, 1976; Коренников, Шошина 1980; Пушкин,
1968; Флеров, Корсакова; 1925]. В районе Чешской и Индигской губ
промысловых зарослей не выявлено [Пельтихина, 2005]. Только у се-
верной и восточной частей мыса Канин Нос запасы ламинариевых
водорослей ориентировочно определены в 46,6 тыс. т [Коренников,
Макаров, 1975].

Архипелаг Шпицберген

Архипелаг Шпицберген расположен на границе Баренцева и Гренландского морей. Донные отложения в прибрежной части архипелага состоят из илито-песчаных фракций в вершинах заливов и фиордов, а у открытых берегов преобладают валунно-галечные и скальные грунты. Ветвь теплого течения Гольфстрим подходит к юго-западной оконечности архипелага и создает благоприятные условия для формирования обширных зарослей ламинариевых водорослей. Очищение поверхности воды ото льда происходит в апреле — мае. В летний период температура воды равна в среднем 4–6 °С. Соленость воды — 33–34‰. Средняя амплитуда прилива — 1,1 м. У открытых, не защищенных от воздействия штормов берегов доминируют *Laminaria digitata* и *Alaria esculenta*. Верхний пояс на глубине 2–4,5 м состоит из молодых растений *Laminaria saccharina*. Ниже, на глубине 5–8 м, доминирует *Laminaria digitata*. Третий пояс на глубине 9–13 м образует *Alaria glandifolia*. Вдоль берегов больших заливов, с пониженной гидродинамической активностью и меньшей прозрачностью вод, промысловые ламинариевые водоросли не растут глубже 7–8 м. Заросли смешанные, образованы теми же видами, что и заросли у открытых берегов, но в данных условиях доминантой становится ламинария сахаристая, на которую приходится 50–60% от общей биомассы. В промысловых концентрациях ламинариевые обнаружены в 12 районах с общими запасами в 155 тыс. т [Сорокин, Пельтихина, Пестриков, 1990]. Наиболее перспективными следует считать заросли на отмели Эйрфлакет, у мысов Эрдманн, Бухеманн, Турсен, в бухтах Сарс, Колс. Их суммарные запасы 110 тыс. т.

Земля Франца-Иосифа

Флора водорослей шельфа архипелага Земли Франца-Иосифа насчитывает 63 вида: 18 зеленых, 25 бурых и 20 красных [Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа..., 1994]. На мелководье архипелага хорошо развита сублиторальная растительность, распределение которой во многом определяют ледовые условия. Для растительности характерно поясное распределение.

Ниже ледовой границы на глубинах от 1,5 до 3–4 м преобладают такие виды, как *Acrosiphonia flagellata*, *Halosaccion arcticum*, *Sphacelaria arctica*. Пояс ламинариевых (*Laminaria saccharina*, *L. solidungula*, *L. digitata*, *Alaria esculenta*) располагается на скалисто-глыбовых фациях на глубине от 3 до 20 м. Глубже, на каменисто-илистых грунтах развиваются сообщества красных водорослей — *Phyllophora truncata* и *Phycodris rubens*. По набору ассоциаций, характеру их вер-

тикального распределения, флористическому составу, биогеографической принадлежности ведущих видов растительность архипелага принципиально не отличается от высокобореальной растительности Северной Атлантики. Во флоре преобладают бурые водоросли. Они же являются здесь основными доминирующими видами, формирующими фитоценозы, и имеют наибольшую биомассу.

БЕЛОЕ МОРЕ

Видовой состав и распределение фитобентоса

Побережья Белого моря различаются очертаниями береговых линий, гидрологией, степенью защищенности от волнового воздействия, ритмом и высотой приливо-отливной волны, скоростью приливных течений, прозрачностью и соленостью воды, рельефом дна и его осадками, развитием ледового покрова, продолжительностью полярного дня. Развитию растительности Белого моря способствуют: обширные мелководья, отмели с каменистыми грунтами, отсутствие сильного волнения, значительная изрезанность береговой линии, интенсивные течения, достаточная солнечная радиация в полярный день, обилие биогенных и минеральных солей.

Донная растительность западных и восточных побережий моря различается. У восточного побережья растительность обедняется за счет возрастания континентальности климата, но особенно из-за преобладания мягких грунтов. Хорошо развитая донная растительность характерна для западных побережий бассейна. Прибрежная растительность сильно связана с геоморфологической структурой дна прибрежной зоны. Характерной особенностью является широкое распространение подводных террас и бенчей до глубины 15–20 м, глубже идут песчано-илистые грунты.

В северо-восточной части подводные террасы покрыты песчано-илистыми и илистыми осадками, за исключением мысов и островов. Илы устилают мелководные участки дна в кутах заливов и других защищенных от прибоя участках побережья. На песчано-илистых грунтах растут мелкие водоросли с нитчатой структурой слоевища, биомасса которых значительно уступает биомассе водорослей, произрастающих на твердых, каменистых грунтах. Наиболее богатые заросли крупных многолетних водорослей развиваются на твердых, каменистых грунтах [Возжинская, 1971 б; 1979].

В Белом море при наличии твердых грунтов в супралиторали (на наиболее прибойных участках побережья) и верхнем горизонте лито-

рали преимущественное развитие получили нитчатые зеленые водоросли родов *Urospora*, *Ulothrix*, *Rhizoclonium*, реже *Enteromorpha*, *Cladophora*, а также красная водоросль *Porphyra*. Биомасса этих водорослей изменяется в пределах нескольких сотен г/м².

Основной фон II горизонта литорали приходится на фукусовые водоросли — *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *Pelvetia canaliculata*. Эти виды занимают основную площадь литорали и имеют высокую биомассу (1–5 кг/м²). Самое большое видовое разнообразие наблюдается в III, нижнем, горизонте литорали. Прежде всего в этом горизонте развиваются фукусовые водоросли — *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum* с биомассой, равной нескольким кг/м². Здесь обитают нитчатые бурые водоросли — *Ectocarpus*, *Pylaiella*, *Dictyosiphon* с биомассой от нескольких сотен г/м² до 1 кг/м² и более.

В нижней литорали широко представлены красные водоросли — *Devalerea*, *Palmaria*, *Rhodomela*, *Chondrus*, *Ahnfeltia*, *Furcellaria*, *Corallina*, реже зеленые и ламинариевые водоросли. В верхней сублиторали (глубина 0–2 м) смешанные заросли образуют *Fucus vesiculosus f. giganteus*, *F. serratus*, *Laminaria saccharina*, *Chorda*, *Ahnfeltia* и некоторые другие виды с биомассой, равной нескольким кг/м².

На глубине 2–12 (15) м сосредоточены основные заросли ламинариевых водорослей — *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *Alaria esculenta* с биомассой, равной нескольким кг/м². Обитает на этих глубинах бурая водоросль *Desmarestia*, реже *Chordaria*, *Saccorhiza*. Под пологом крупных бурых водорослей растут многочисленные виды более мелких красных водорослей, в том числе и анфельция. Эти же виды красных водорослей (*Ptilota*, *Delesseria*, *Phycodris*, *Odontalia*, *Phyllophora*, *Polysiphonia*, *Pantoneura*, *Euthora*, *Lithothamnion*) образуют самостоятельный пояс на глубине 15–25 м [Возжинская, 1980, 1986]. На мягких грунтах (песчаных, илисто-песчаных) растет высшее растение — морская трава zostера морская (*Zostera marina*).

В Белом море, по данным А.А. Калугиной [1962], насчитывается 191 вид бентосных водорослей-макрофитов, из них 41 зеленых, 86 бурых и 67 красных. Преобладают во флоре Белого моря субарктические (37,2%) и холодно-бореальные (29,3%) виды. На арктическо-бореальные виды приходится 18,3%, на тепло-бореальные 9,4, а на арктические 5,8. По данным В.Б. Возжинской [1986], флора водорослей Белого моря насчитывает 183 вида водорослей-макрофитов, из них 39 зеленых, 75 бурых и 69 красных.

Запасы промысловых водорослей

К промысловым макрофитам Белого моря относятся два вида ламинариевых водорослей — ламинария сахаристая (*Laminaria saccharina*) и ламинария пальчаторассеченная (*Laminaria digitata*), фукоиды —

фукус пузырчатый (*Fucus vesiculosus*), фукус двусторонний (*Fucus distichus*), фукус зубчатый (*Fucus serratus*), аскофиллум узловатый (*Ascophyllum nodosum*), красная водоросль анфельция складчатая (*Ahnfeltia plicata*) и морская трава zostера морская (*Zostera marina*).

С учетом Лумбовского залива общий запас ламинариевых водорослей составляет 750 тыс. т, промысловый запас — 450–500 тыс. т. Промысловый запас литоральных фукоидов остается на уровне 250–300 тыс. т, анфельции 3–6 тыс. т [Пронина, 2002 а, б, в, Характеристика состояния запасов..., 2003].

На ближайшие годы в условиях сокращения промысла добывающими организациями величина запасов основных промысловых видов водорослей существенно не изменится и будет определяться в основном климатическими условиями.

В настоящее время в Белом море по ламинариевым водорослям выделено 83 сектора, треть из которых можно эксплуатировать ежегодно (табл. 9).

На всей акватории вдоль побережья Белого моря преобладают заросли ламинариевых водорослей с проективным покрытием дна 50–70%. Средняя биомасса растений колеблется от 2 до 8 кг/м². Доминирующим видом по плотности (экз/м²) является ламинария сахаристая, по биомассе (г/м²) — ламинария пальчаторассеченная. Вдоль всего побережья фитоценозы ламинариевых промысловых зарослей в сублиторали — би-, полидоминантные, трехъярусные, многолетние. В местах наибольшего скопления ламинарий выделены секторы для организации промысла.

Плотные заросли ламинарии распространены у Летнего берега, в районе мыса Горболукский, вдоль Онежского берега, на участке между мысами Ухтнаволок и Горболукский, юго-западнее мыса Ухтнаволок, от губы Конюхова до мыса Чесменский. У Поморского берега плотные заросли находятся в районе Шуерецких шхер. Продуктивные заросли ламинарии выявлены практически на всей акватории вокруг о-ва Соловецкий, у о-вов Большая и Малая Муксалма, Жижгинский, Большой и Малый Жужмуй, Кондостров, Кемские шхеры.

У Карельского берега плотные заросли ламинарии обнаружены в губах Поньгома, Калгалакша, Чупа, Ругозерская, Ковда, у о-вов Сидоров и Вачев, а вдоль Кандалакшского берега в губе Пильская и в районе Умбы. У Терского берега наиболее плотные скопления сконцентрированы в Лумбовском заливе.

Фукусовые водоросли распространены практически вдоль всего побережья Белого моря, исключая зоны сильного распреснения. Проектное покрытие дна фукоидами колеблется от 3–5 до 100%, преимущественно составляя 40–60%. По биомассе в основных промысловых районах в верхней литорали доминирует фукус пузырчатый со средней биомассой от 0,5 до 8–9 кг/м², в средней и нижней литорали —

Таблица 9

**Запасы и общий допустимый улов (ОДУ) ламинариевых водорослей
в Белом море**

Район	Год исследований	Промышленные запасы, т	ОДУ	
			Тонны	% от запасов
Соловецкие о-ва	2002	68991	8279	12
О-в Жижгин	2001	4557	200	4,4
О-ва Жужмуи	2001	4475	200	4,5
Кемские шхеры	1999	4130	600	14,5
Онежские шхеры (включая о-ва Кондостров, Воронь)	2002	2750	138	5
Онежский берег	1999	6770	1365	20
Поморский берег:				
Губа Шуерецкая (о-ва Кималица, Парусницы)	2001	3949	671	20
Губы Сумская, Вирма (о-ва Разостров, Седостров, Сумостров, Еловец, Тиунец)	2001	872	105	12
Карельский берег:				
Губа Калгалакша	2000	4784	900	19
Губа Чупа	2000	3700	740	19,5
Губы Кив и Красная	2000	2502	500	20
Губа Ковда	2000	1817	350	19
Губа Кузокоцкая	2000	1248	250	20
Кандалакшский берег (Умба, Поной)	1989, 1996	1443	350	20
Терский берег	1989	17436	1300	
Лумбовский залив	1994	300000	7000	
Итого:		429424	22948	

аскофиллум узловатый с биомассой 4–15 кг/м². Фитоценозы фукоидов литорали бидоминантные, двухъярусные, многолетние, а верхней sublиторали — полидоминантные, трехъярусные, многолетние.

Основные скопления фукоидов сосредоточены вдоль Карельского и Поморского берегов. У Карельского берега плотные заросли фукоидов

сосредоточены в губах Ругозерская, Ковда и на участке до губы Княжая, в районе о-ва Вачев. Вдоль Поморского берега промысловые скопления фукоидов обнаружены в губах Вирма, Сумская, в районе Юково и Шуерецких шхер.

У Онежского берега наиболее плотные заросли фукоидов отмечены в районе от губы Летняя Золотица до мыса Толстые Корги, у Соловецких о-вов. В меньших объемах обнаружены фукоиды у о-вов Жижгинский, Большой и Малый Жужмуй. В Кемских шхерах наиболее плотные заросли фукоидов распространены у о-ва Русский Кузов (табл. 10). Ведутся наблюдения за восстановлением сообществ фукусовых водорослей [Михайлова, Мохова, 2000, 2001]. Изучение запасов фукусовых водорослей в Белом море продолжается, уточняется величина запасов для отдельных акваторий [Пронина, 2005].

Таблица 10

Запасы и общий допустимый улов (ОДУ) фукусовых водорослей в Белом море

Район	Год исследований	Промышленные запасы, т	ОДУ	
			тонны	% от запасов
Губы Сумская, Вирма	2001	1596	232	15
Соловецкие о-ва	1998	225	34	15
О-в Жижгин	2001	164	25	15
О-ва Жужмуй	2001	254	32	13
Кемские шхеры	1999	643	96	15
Онежский берег	1999	1707	256	15
Губа Шуерецкая	2001	822	103	13
Черная-Кислая	2000	1194	179	15
Ковда	2000	1010	152	15
Калгалакша	2000	1022	153	15
Нищевская-Ковда	2000	1144	172	15
Чупа	2000	670	100	15
Поньгома	1996	500	50	10
Итого:		10951		

Красная водоросль анфельция складчатая сплошных зарослей не образует, а распределяется в виде небольших площадок среди других видов водорослей. Биомасса водорослей колеблется от 0,2 до 5–6 кг/м². Наиболее значимые скопления анфельции сохранились вдоль Поморского и Карельского побережий Белого моря, в меньших количествах вокруг Соловецких о-вов и вдоль Терского берега. По сравнению с 60-ми гг. прошлого века, ее запасы в настоящее время сократились в 3 раза. В связи с этим заготовки этой ценной водоросли разрешены только из штормовых выбросов.

Методы восстановления (рекультивации) зарослей ламинариевых водорослей

В последние десятилетия промысловые запасы ламинариевых водорослей в Белом море сократились за счет уменьшения ширины и плотности их зарослей, которое, в свою очередь, обусловлено сокращением количества твердого субстрата. Это вызвано как естественными процессами заиления дна, так и последствиями промысла с использованием драг [Макаров, Коренников, 1980]. Такой способ промысла применялся в Белом море вплоть до 1990-х гг., что привело к нарушению биотопа. Большое количество каменистого субстрата либо изымалось из моря, либо сгребалось в валы, вызывая образование обширных пространств мягких грунтов. В некоторых районах моря такое изменение мезорельефа дна и исчезновение зарослей привело к подвижкам мягких грунтов и усилению процессов заиления.

Восстановить прибрежные экосистемы и сырьевую базу ламинариевых водорослей Белого моря можно, возвращая каменистый субстрат в места исчезнувших или разреженных зарослей водорослей. Опыты свидетельствуют о быстром нарастании биомассы на новом твердом субстрате и, следовательно, о возможности значительного увеличения запасов ламинариевых водорослей.

В 1980 г. были начаты работы по внесению дополнительного твердого субстрата для расширения зарослей и увеличения биомассы ламинариевых водорослей. Для этих целей использовали природные камни и валуны, а также искусственные субстраты — старые автомобильные покрышки. За четыре года на автомобильных покрышках на глубине 3,0–4,5 м сформировалось сообщество макрофитов, по составу близкое к окружающим природным зарослям. С одной покрышки через три года можно получить 10–12 кг ламинарии или не менее 24–28 т/га площади дна [Коренников, Каплицин, 1987]. Важной проблемой является замывание естественных и искусственных твердых субстратов мягкими подвижными грунтами.

В последние годы [Михайлова, 2000, 2001 а, б, 2002 а, б, 2006; Кириллов, Михайлова, 2002; Михайлова, Бокова, 2005] изучаются особенности формирования ламинариевых фитоценозов и рекультивация их после нарушения в результате промысла путем внесения каменистых субстратов. Основными факторами, влияющими на формирование фитоценоза, являются: в верхней части ламинариевого пояса внутривидовая конкуренция, а в нижней части — низкая освещенность и слабая гидродинамика. Наиболее продуктивные популяции ламинарий в Белом море формируются на глубине 2–6 м. Оптимальным является естественный или искусственный твердый субстрат диаметром 15–30 см. Камни меньшего размера заносятся песком, а увеличение размеров субстрата не выгодно с экономической точки зрения. Камни распределяются по дну равномерно из расчета 2–3 шт/м², или проективное по-

крытие донной поверхности твердым субстратом должно составлять 10–15%. В этом случае через два года и далее биомасса ламинариевых водорослей составит от 4–5 до 20 кг/м².

Важнейшими требованиями к месту погружения субстрата являются: глубина (1,5–4,0 м), соленость (26–27‰), скорость течения (0,2–1,0 м/с) и некоторые другие характеристики. Слабая гидродинамика, даже при наличии спороносного материала и свободного субстрата, значительно сдерживает возобновление ламинариевых водорослей. При создании новых ламинариевых сообществ в Белом море фактор удаленности от маточных зарослей не является определяющим. Разреженные ламинариевые сообщества способны служить достаточным споровым фондом.

Ведение промысла методом ручного скашивания наиболее крупных растений верхнего яруса благоприятно сказывается на развитии фитоценоза, его продуктивности, на росте угнетенных растений нижнего яруса. Поскольку верхний ярус ламинариевого пояса является наиболее продуктивным, в нем уже через год после изъятия основной массы водорослей происходит быстрое нарастание биомассы. Для промысла наиболее подходящими являются новые сообщества в возрасте 2–4 лет. После промысла новые сообщества в основном соответствуют естественным, и частота последующего промысла должна соответствовать режиму промысла в естественных зарослях. Рекультивацию, внесение новых субстратов в море следует проводить в сентябре. При более раннем внесении субстрата наблюдается серьезная конкуренция ламинарии с аларией.

Первопоселенцами внесенных субстратов являются ламинария сахаристая или алария съедобная. Фаза аларии в сукцессии может длиться 1–3 года. Доминирующий вид (*Laminaria digitata*) в естественных зарослях в новом фитоценозе в течение первых нескольких лет является редким видом. Полноценная сукцессия включает четыре фазы: *Alaria esculenta*, *A. esculenta* + *Laminaria saccharina*, *L. saccharina*, *L. saccharina* + *L. digitata*. В настоящее время рекультивация для Белого моря является актуальной эколого-экономической и научно-практической задачей.

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ТРАВ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

Ламинариевые водоросли

Биологию основных промысловых видов ламинариевых водорослей: ламинарии сахаристой — *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. и ламинарии пальчаторассеченной — *Laminaria digitata* (Huds.) Lamour. — северных морей России изучали М.С. Киреева, Т.Ф. Щапова [1938]; В.В. Кузнецов [1946, 1960, 1962]; В.Б. Возжинская [1977]; В.Н. Макаров [1979, 1981]; Е.И. Блинова [1981, 1985, 1987]; Е.И. Блинова, В.М. Хромов [1981].

Ламинария сахаристая — *Laminaria saccharina* широко распространена в Белом и Баренцевом морях, обычно в защищенных или полузащищенных от прибоя условиях на глубине от 0 до 10–15 м на твердых грунтах. Проективное покрытие дна ламинарией сильно колеблется от нескольких до 100%, так же как и биомасса. Средняя биомасса в зарослях при 70–100%-ном проективном покрытии в среднем составляет 10 кг/м². Максимальные плотность и биомасса приходятся на заросли, растущие на твердых грунтах в полузащищенных от прибоя условиях и хорошем водообмене.

Продолжительность жизни ламинарии сахаристой (спорофита) в среднем 3–4 года. Сроки биологического цикла колеблются в зависимости от района, гидрологических и климатических условий года. У мурманского побережья Баренцева моря рост новой листовой пластины начинается в январе в полярную ночь за счет питательных веществ, накопленных в слоевищах в период вегетации за предыдущий год. В феврале новая листовая пластина составляет 45–50%, а в марте 70–75% от общей массы пластины. С января до марта включительно у всех слоевищ есть пластина предыдущего года, а с августа у всех слоевищ старая пластина отсутствует.

У сеголеток наибольшей длины пластины достигают в июле — сентябре (в среднем 70–90 см), у слоевищ более старших возрастов в

июне — августе (100—180 см), а ширина пластины в эти же периоды составляет 8—20 и 20—60 см соответственно [Блинова, Хромов, 1981]. Средняя масса пластины слоевища в период максимального развития у сеголеток равна 60—130 г, а у растений старших возрастных групп — 120—170 г.

Скорость роста черешка в длину в разные сезоны колеблется от 0,02 до 0,34 см/сут. Скорость роста пластин в длину у молодых спорофитов с весны и до конца лета — 0,39 см/сут. С сентября и до весны длина пластин уменьшается на 0,2—0,45 см/сут. На втором году жизни с января по март — май прирост новой листовой пластины достигает 0,79—0,93 см/сут, а весной — в первой половине лета — 1—2 см/сут. Осенью у сеголеток видимый прирост пластин составлял 0,09, фактический — 0,49, а фактическое разрушение — 0,4 см/сут.

В августе — сентябре на втором году жизни спорофитов фактический прирост составлял 0,17—0,52, видимое разрушение пластины — 0,21—0,59, а фактическое разрушение — 0,69—0,98 см/сут. Рост и разрушение листовой пластины (за исключением сеголеток), на которую приходится основная биомасса, происходят неравномерно. С марта до августа — сентября рост пластин преобладает над их разрушением и происходит общее увеличение массы и длины растений. В осенне-зимнее время превалирует процесс разрушения, длина и масса слоевищ уменьшаются [Блинова, 1981].

Минимальный возраст слоевищ, на которых могут образовываться сорусы спорангиев, составляет 8—12 мес. Сеголетки спороносят преимущественно в ноябре — январе, а растения старше 1 года — в июле — сентябре. М.С. Киреевой и Т.Ф. Щаповой [1938] был подсчитан репродуктивный потенциал ламинарий. Количество спорангиев на 1 см² листовой пластины и количество спор на одном слоевище равно: у ламинарии сахаристой — 562,5 тыс. и 11890 млн, а у ламинарии пальчаторассеченной — 921,6 тыс. и 26719 млн соответственно.

Фукусовые водоросли

Биологию, жизненный цикл фукусовых водорослей, прежде всего фукуса пузырьчатого — *Fucus vesiculosus* L. и аскофиллума узловатого — *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis, важных промысловых водорослей Белого и Баренцева морей, изучал целый ряд исследователей в разные годы [Тиховская, 1948, 1955; Кузнецов, 1960, 1962; Возжинская, 1971а; Толстикова, 1977 а,б, 1980; Максимова, 1979, 1980, 2001].

Фукусы и аскофиллум — многолетние растения, у которых гаметофиты утратили способность к самостоятельному существованию и превратились в органы спорофитов. Органы размножения — рецептакулы имеют только 20—30% слоевищ от общего числа растений в зарослях. Возраст слоевищ фукуса пузырьчатого в фитоценозах колеблется от 1

до 8 лет, а аскофиллума — от 1 до 13 лет [Толстикова, 1977 а, б, 1980]. Основные стадии развития фукуса и аскофиллума сходны, но различаются сроками их прохождения. У разных авторов эти сроки несколько различаются, что связано с районом, где проводились исследования, и колебаниями климатических условий в разные годы.

Каждый сезон года для фукусов и аскофиллума характеризуется определенными процессами. Зима — подготовительный период. Растения находятся в стадии покоя у аскофиллума и медленного развития у фукуса пузырчатого. У последнего закладываются органы размножения, а у аскофиллума они продолжают развиваться.

Весна — период активного вегетативного и генеративного роста и развития. Происходит рост талломов, закладываются воздушные пузыри, продолжается развитие рецептакул. Воздушные пузыри закладываются раз в году — у фукуса в апреле, у аскофиллума в июне начиная с третьего года жизни.

Лето — период размножения, уменьшения биомассы за счет разрушения и сброса репродуктивных органов, развития молодых растений. В размножении принимают участие растения старше 3 лет. Основная репродуктивная нагрузка приходится в фитоценозе фукуса на 4–5-летние растения, а аскофиллума — на 5–7-летние растения. Сброс рецептакул на Мурманском побережье Баренцева моря заканчивается у фукуса в начале сентября, а у аскофиллума к середине августа.

У неразветвленных проростков в августе появляется дихотомическое ветвление. Количество дихотомических разветвлений, образовавшихся в течение года, может колебаться от 0 до 5 и не является возрастным признаком. Осень — период увеличения биомассы популяции за счет утолщения таллома по всей длине и появления молодых растений из проросших зооспор [Толстикова, 1980].

Проростки у фукуса пузырчатого на литорали Мурмана появляются с августа по октябрь и в первые 3–4 года достигают в длину в среднем 16 см. Заложение воздушных пузырей происходит в марте — апреле впервые в возрасте 3–4 лет. По максимальному числу пузырей на одной ветви можно судить о возрасте слоевища. Массовое созревание рецептакул наступает в начале июля и может несколько сдвигаться в ту или другую сторону в зависимости от экологических и гидрометеорологических условий года [Тиховская, 1955].

Проростки фукуса пузырчатого, вероятно это характерно и для других фукусовых водорослей, способны в течение многих месяцев сохранять жизнеспособность при отсутствии видимого прироста. В частности это наблюдается в густых зарослях в условиях затенения более крупными растениями. Фукус способен размножаться как половым, так и вегетативным способом, т.е. возникновением проростков из подошв взрослых растений. На одной подошве диаметром до 0,5 см могут вырасти от нескольких единиц до нескольких сотен проростков. Соотношение вклада вегетативного и полового размножения в возобновле-

ние популяции составляет примерно 10 : 1 (по численности). Вегетативные проростки отличаются большей «живучестью», прежде всего по отношению к фитофагам. Огромная изначальная численность половых проростков катастрофически падает уже в первые недели и месяцы жизни [Максимова, 2001].

В.В. Кузнецов [1960, 1962] изучал биологию основных промысловых фукусовых водорослей Белого и Баренцева морей. В результате этих работ были получены данные о сроках заложения и развития разных стадий рецептакул, воздушных пузырей, годовом приросте слоевищ, продолжительности жизни, количестве рецептакул и концептакул в одном рецептакуле, весовом соотношении вегетативных и генеративных частей слоевищ. Наиболее подробно изучен жизненный цикл фукуса пузырчатого у мурманского побережья Баренцева моря, в Белом и Балтийском морях и его изменения в зависимости от экологических условий района и климатических условий года, от расположения на литорали или в сублиторали. Биологические особенности развития четырех видов фукусовых водорослей Баренцева и Белого морей приведены в табл. 11.

Таблица 11

Биологические особенности развития фукусовых водорослей Баренцева и Белого морей [Кузнецов, 1962]

Вид, место произрастания	Время роста, мес.	Средний годовой прирост длины слоевища, мм	Продолжительность жизни, годы	Рецептакулы	
				образование, мес.	созревание, мес.
<i>Fucus vesiculosus</i>					
Восточный Мурман	IV–XI	26–184	13	XI–I	V–VI
Белое море	VI–X	44–213	12(20?)	XI–I	VI–VII
<i>Fucus serratus</i>					
Восточный Мурман	I–XII	88–171	7	V	III
Белое море	VI–X	68–198	4–14	V–VIII	I–XII
<i>Fucus distichus</i>					
Восточный Мурман	–	–	6	XI–XII	IV–VI
Белое море	–	–	5–9	XI–XII	VI–VII
<i>Ascophyllum nodosum</i>					
Восточный Мурман	VII–XII	33–70	19	VI–VII	VI–VII
Белое море	VII–X	24–130	12–16	VII	VII

Добыча фукусовых водорослей производится преимущественно на Белом море. Основными промысловыми видами здесь являются фукус пузырчатый и аскофиллум узловатый. По промысловой ценности заросли фукоидов были разделены на три категории в зависимости от проективного покрытия дна, аналогично ламинариевым водорослям

[Пронина, 2001] наиболее часто встречаются промысловые заросли фукусовых водорослей II категории с проективным покрытием 50–70%. Скорость восстановления зарослей фукусовых водорослей зависит от процента изъятия. После 50% изъятия (кошения) восстановление основного промыслового показателя — биомассы происходит через 4 года, при 35% — через 3 года, а после 25% через 2 года с некоторым увеличением доли фукуса пузырчатого в общей биомассе [Мохова, 2005].

Анфельция

Единственным агароносом в северных морях России, образующим промысловые скопления, является анфельция складчатая — *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries., которую заготавливают в Белом море для получения агара. И без того небольшие запасы этого вида в последние десятилетия претерпели значительные сокращения. В 50–60-е гг. XX столетия запасы анфельции в Белом море составляли 14 тыс. т [Гемп, 1962], а в 70-е гг. они уменьшились до 4–5 тыс. т [Коренников, 1979]. В последние годы запасы анфельции колеблются в пределах 3–6 тыс. т [Пронина, 2002 а, б, в].

Сокращение запасов анфельции происходит под влиянием нерационального промысла, который ведется без учета особенностей биологии вида, и вследствие общих отрицательных изменений условий обитания водорослей. В настоящее время в Белом море наблюдается уменьшение площадей, занятых каменистыми грунтами, на которых растет анфельция. Анфельция складчатая, как и другие представители этого рода, имеет низкий темп роста, сложный и длительный цикл развития, что делает этот вид неперспективным для введения в марикультуру с использованием как экстенсивных (на плантациях в море), так и интенсивных (в культиваторах) методов культивирования.

Биологию анфельции в Белом море изучали О.С. Зверева [1938], К.П. Гемп и А.А. Калугина [1967], Е.В. Шошина [1990]. Этот вид предпочитает полузащищенные (III–IV степени прибойности) от приобья участки побережья с интенсивными течениями, прикрепляется к скалистым и валунным грунтам с небольшим уклоном дна. Анфельция произрастает в верхней сублиторали на глубине 1–5 м преимущественно у северных и северо-западных побережий материка и островов.

Чистые, монодоминантные заросли встречаются редко. Обычно она растет вместе с фукусами, филофорой, полиидесом, кораллиной и другими видами водорослей. Больших сплошных зарослей анфельция не образует, чаще она растет в виде полос или пятен площадью 5–10 м². Максимальная биомасса достигает 1 кг/м². Слоевица прикрепляется к твердым грунтам подошвой. Обрываясь, в воде она не погибает, а может продолжить свой рост, давая новые побеги. Рост таллома анфельции начинается в апреле — мае и оканчивается к ноябрю, после

чего наступает период покоя [Зверева, 1938]. Обрывы и последующая регенерация способствуют интенсификации роста анфельции. Для этого вида характерен медленный темп роста. Средний годовой прирост веточек в длину составляет 11–26 мм. Скорость роста веточек в длину наиболее высокая в конце июня — начале июля (0,24 мм/день). Интенсивность роста длины и массы целого слоевища составляет 0,77 и 0,83 в год соответственно [Шошина, 1990].

Анфельция относится к долгоживущим видам водорослей. Ее возраст в отдельных случаях может достигать 18 лет. Возраст растений можно определить по числу валиков и мелкоклеточных конусов, отделяющих годовые сегменты, а также по количеству колец в коре. Макроскопические слоевища анфельции представляют собой гаметофиты. Гаметофиты анфельции однополые, изоморфные, встречаются в популяции в равных количествах. Нематезии, в которых развиваются карпоспоры, впервые появляются на растениях в возрасте 2+ лет, а в массовом количестве — на растениях старше 8+ лет. Корковый спорофит анфельции известен в литературе как вид *Porphyrodiscus simulans* [Шошина, 1990].

Морская трава zostера

Кроме водорослей, к промысловым видам Белого моря относится высшее цветковое растение, морская трава zostера — *Zostera marina* (L.). Сообщества zostеры являются важным звеном в прибрежных экосистемах Белого моря. В течение почти 30 лет zostеру Белого моря изучал В.Н. Вехов. Им были опубликованы многочисленные статьи, посвященные этому виду, а результаты всех этих работ были обобщены в книге [Вехов, 1992].

Zостера — многолетнее растение, имеет разветвленное, стелящееся по дну на глубине 2 см корневище с многочисленными корнями. Корневища и их ответвления оканчиваются вегетативными побегами, несущими по 4–6 листьев. Листья растут 15–25 дней и отмирают осенью через 1,5–2,5 мес. после их образования. Разветвленные генеративные стебли несут соцветия, а потом семена во влагалищах кроющих листьев. Массовое созревание семян происходит в сентябре. Эти побеги осенью отрываются волнами и переносятся течениями.

Корневища растут путем растяжения междоузлий, особенно интенсивно с июля до сентября. Zостера размножается вегетативно с помощью корневищ, которые за сезон могут прирастать на 50 м в длину, и на них может образоваться до 4–8 боковых побегов. Благодаря такому способу размножения, zostера может довольно быстро занимать прилегающие к сообществу свободные участки побережья. Zостера размножается и генеративным способом с помощью семян. Расселение zostеры в новые районы происходит с их помощью.

Биомасса надземных частей zostеры колеблется от нескольких сотен г/м² до 1,5 кг/м², максимальные биомассы приходятся на август, а отношение сырой массы к сухой составляет 6,7 : 1. В среднем у zostеры масса надземной части составляет 50–70%, корневищ — 25–35%, корней 10–15% от общей массы. Сообщества zostеры занимают обширные площади в нижней литорали и верхней сублиторали на эстуарных участках побережья и в закрытых губах.

Массовая гибель zostеры произошла в морях Атлантического океана в середине XX в., что привело к значительному сокращению ее запасов. Виновником гибели был признан миксомицет *Labyrinthula macrocystis*. Массовая гибель zostеры в Белом море прихлась на 1960 г.

Надземные побеги zostеры гасят волну, а многочисленные корни и корневища предохраняют грунт от размывания. Она является субстратом для эпифитов и эпибионтов и их кладок, укрытием для беспозвоночных и молоди рыб. Скошенные и собранные из выбросов листья zostеры используют как ценный набивочный материал, а также для выработки zostерина. До начала гибели zostеры в 1960 году ее запасы составляли 400 тыс. т [Гемп, 1962]. В настоящее время идет восстановление зарослей, но их запасы не достигли величины, существовавшей до начала гибели zostеры.

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ЛАМИНАРИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ

У мурманского побережья Баренцева моря и в Белом море наиболее перспективным видом для культивирования является бурая ламинариевая водоросль *Laminaria saccharina* — ламинария сахаристая (морская капуста), которая хорошо приспособлена к условиям этих морей. Этот вид по скорости роста, урожайности, содержанию альгиновой кислоты и маннита, по вкусовым качествам близок к ламинарии японской.

Разработана методика выращивания ламинарии сахаристой в двухгодичном цикле в Белом и Баренцевом морях и подготовлены Инструкции по биотехнологии культивирования ламинарии сахаристой в двухгодичном цикле в Белом [Макаров, 1982] и Баренцевом [Блинова, Хромов, 1979; Блинова, Макаров, 1987] морях. В книге В.Б. Возжинской и А.Н. Камнева [1994] приведены эколого-биологические условия культивирования водорослей.

В Баренцевом море первая опытно-промышленная ламинариевая плантация была создана в 1983 г. Результаты культивирования были признаны положительными. Урожайность составила 55–60 т/га. Последующие разработки позволили повысить урожайность до 70 т/га.

Опытно-промышленное культивирование показало, что ламинариевые хозяйства в условиях Севера способны быть высоко рентабельными. Используемый для культивирования вид не является чужеродным, это массовый вид Баренцева и Белого морей. Локальная концентрация биомассы ламинарии на плантации при урожайности 70 т/га выше средней биомассы в природных зарослях, но ниже максимальной биомассы для данного региона.

Как показал гидробиологический мониторинг, плантация не оказывает отрицательного влияния на окружающие биологические сообщества. Развитие ламинариевых плантаций позволит в дальнейшем сократить объем ее промысла, что будет способствовать сохранению естественных зарослей, их стабилизации и улучшению экологической ситуации в море в целом. Способность водорослей утилизировать радиоактивные вещества и тяжелые металлы позволяет использовать плантации в ка-

честве биофильтров, предотвращающих или снижающих загрязнение морских акваторий.

Расширенное воспроизводство морских водорослей путем организации искусственных плантаций является альтернативной возможностью удовлетворять спрос на продукцию из водорослей без обострения экологической ситуации, которое неизбежно при нарастающей интенсификации промысла.

Процесс культивирования ламинарии сахаристой состоит из следующих этапов: выбор места для размещения плантации, монтаж каркаса плантации, подготовка поводцов, помещений, посевных емкостей, заготовка маточных слоевищ, стимулирование выхода зооспор из спорангиев маточных слоевищ, получение суспензии зооспор, посев зооспор на поводцы (оспоривание), перенос оспоренных поводцов на плантацию в море, уход за плантацией, прореживание или снятие рассады и пересадка на новые субстраты, развешивание поводцов с рассадой на горизонтальные канаты плантации, выращивание товарной ламинарии, сбор урожая.

Выбор места для плантации. Установки для выращивания ламинарий следует располагать в полузащищенных бухтах, а еще лучше в проливах с хорошим водообменом за счет приливо-отливных течений и относительно защищенных от воздействия штормовых волн, с ровным рельефом дна, с глубинами от 10–15 до 30 м, с преобладанием илисто-песчаного грунта (для удержания якорей). Для этих целей не пригодны кутовые части губ.

Глубина в местах размещения установок должна быть не менее 10 м, чтобы исключить касание субстратов грунта. Размещение установок на глубинах, больших 30 м, приведет к их удорожанию и затруднит водолазный контроль за техническим состоянием конструкций. Если нет опасности срыва установок льдом, они могут быть размещены на участках с глубиной 10 м. Если такая опасность существует, то установки следует размещать на глубинах 15 м и более, чтобы имелась возможность их притапливать на зимний период. При выборе места для плантации следует предусмотреть: наличие бухт, удобных для стоянки малотоннажного флота, и трудовых ресурсов, близость к месту переработки водорослей.

Монтаж плантации зависит от ее конструкции и особенностей водоема. Основу конструкции во всех случаях составляют горизонтальные канаты из синтетических материалов, чаще диаметром 60 мм и длиной 50 м. Они размещаются параллельно на расстоянии 5–8 м и удерживаются с помощью бетонных якорей массой около 1 т и наплавов разной конструкции и грузоподъемности на глубине около 0–0,5 м. Суммарная длина горизонтальных канатов на площади в 1 га составляет 1500–2000 м, число горизонтальных канатов равно 30–40.

Средняя длина поводцов (чаще это капроновый сеточник) — 5–6 м, масса грузила, привязываемого к поводцу, — 300 г, расстояние между

поводцами на горизонтальном канате — 0,5–1 м, количество поводцов — 2000–3500 на 1 га плантации. У мурманского побережья Баренцева моря при отсутствии ледового покрова положение горизонтальных канатов не меняется, в Белом море зимой необходимо их заглубление ниже ледового покрова. Поводцы можно подвешивать как вертикально с грузилами в их нижней части, так и горизонтально между двумя натянутыми рядом канатами (хребтинами).

На берегу должны быть оборудованы прохладные помещения или навесы с хорошей вентиляцией для защиты слоевищ, суспензии зооспор и оспоренных поводцов (субстратов) от прямых солнечных лучей, атмосферных осадков и создания более комфортных условий труда. В них необходимо иметь вешала для подсушивания маточных слоевищ, емкости для проведения оспоривания, систему подачи и фильтрации морской воды, столы для пересадки рассады.

Подготовка емкостей для посева. Для посева можно использовать любые емкости из нетоксичного материала: ванны из нержавеющей стали или пластмассы. Удобными для этой цели оказались спасательные плоты, помещенные в море у берега, надувной тент которых защищает субстраты от воздействия прямых солнечных лучей, а тонкое днище обеспечивает температурный режим суспензии зооспор, близкий к температуре воды в море. Удобно также на плотках транспортировать оспоренные субстраты к плантации.

Перед получением суспензии для предупреждения интоксикации спор растворимыми веществами, которые могут быть в материале емкости, их тщательно промывают и вымачивают в течение 1–2 недель с обязательной сменой воды не менее одного раза в сутки. Еще лучше емкости на этот период полностью погрузить в проточную воду или в море.

Подготовка субстратов-поводцов заключается в их вымачивании и стерилизации. Вымачивание можно производить в морской или пресной воде, сменяемой не реже одного раза в сутки. Лучше проводить вымачивание субстратов, чаще это бывает капроновый сеточник, в море, закрепив их в связках по 50–100 шт. на горизонтальных канатах каркаса плантации. Это необходимо для предупреждения интоксикации спор растворимыми веществами, остающимися на капроновом волокне после его производства. Затем субстраты стерилизуют для удаления осевших на них микроорганизмов путем подсушивания на солнце в течение нескольких дней, или прогрева в воде при температуре 70–80 °С в течение 2 ч, или кратковременного погружения в кипящую воду.

Отбор маточных растений. Из естественных зарослей или со специальных маточников на самой плантации отбирают крупные, без образований, здоровые растения со зрелыми спороносными пятнами (сорусами спорангиев) площадью 300–400 см² и более, имеющими темно-коричневую окраску в проходящем и отраженном свете, которые заметно

выступают над поверхностью пластины. Маточные растения необходимо предохранять от воздействия прямых солнечных лучей, атмосферных осадков и обсыхания, под влиянием которых зооспоры могут быстро потерять жизнеспособность. Время заготовки маточных слоевищ должно быть минимальным. Их следует тщательно очистить от образований и промыть в воде.

Стимулирование выхода зооспор заключается в выдерживании спороносных растений на воздухе на вешалах в прохладном помещении, с оптимальной температурой 10 °С (допустима температура в пределах 5–15 °С), с хорошей естественной или принудительной вентиляцией. Стимулирование выхода зооспор можно проводить двумя способами.

Отобранные маточные растения или их части со спороносными пятнами промывают профильтрованной морской водой и развешивают на вешалах так, чтобы растения не соприкасались. Продолжительность стимулирования зависит от температуры, влажности, подвижности воздуха в помещении и в каждом конкретном случае подбирается по результатам контроля динамики выхода спор. В большинстве случаев хороший выход спор наблюдается через 8–12 ч после начала стимуляции. Контроль качества стимулирования необходимо проводить каждые 1–2 ч с момента исчезновения капельно-жидкой влаги с поверхности слоевищ.

Техника контроля выхода спор заключается в следующем. На спороносное пятно у 3–5 растений пипеткой наносится несколько капель морской воды. Спустя 15 мин, капли собирают и переносят на предметные стекла, покрывают покровным стеклом и просматривают под микроскопом при увеличении в 120–150х. Выход спор считается нормальным, если в поле зрения микроскопа находится 20–30 спор и более. В случае отсутствия или небольшого количества спор в поле зрения микроскопа стимулирование продолжается.

При втором способе стимулирования массового выхода зооспор развешанные маточные слоевища подсушивают до исчезновения капельно-жидкой влаги (в среднем в течение 4 ч), после чего снимают, перекладывают оберточной или упаковочной бумагой, каждое слоевище в бумаге сворачивают в рулон и укладывают в картонные коробки и оставляют в среднем на 20 ч. При данном способе стимулирования наблюдается хороший выход жизнеспособных спор. Опытным путем установлено, что для засева субстратов для 1 га плантации требуется в среднем 25 маточных слоевищ ламинарии сахаристой.

Посев спор на искусственные субстраты. Сразу после окончания стимулирования производится посев спор на заранее подготовленные веревочные субстраты. Посев спор можно проводить различными способами. Наиболее простым является способ, когда субстраты и простимулированную ламинарию укладывают в емкости слоями и заливают морской водой. Однако этот способ не позволяет учесть количество

осевших спор, что ведет к нестабильности результатов посева. Кроме того, оседание происходит неравномерно, и в этом случае требуется больше маточных слоевищ.

При втором способе простимулированные слоевища помещают в емкости с профильтрованной морской водой. Этот способ предусматривает предварительное получение суспензии спор и доведение ее до расчетной концентрации, после чего в суспензию спор опускают заранее подготовленные субстраты.

Массовый выход наиболее жизнеспособных зооспор происходит в течение 1–2 ч, после чего слоевища удаляют, а суспензию зооспор фильтруют через мельничный газ. Качество зооспор проверяют под микроскопом. Жизнеспособные споры имеют высокую двигательную активность. Определяют концентрацию зооспор в суспензии, после чего разбавляют ее до нужной концентрации: 5–10 зооспор в поле зрения микроскопа при увеличении 140х.

В разбавленную суспензию зооспор погружают, желательнее в один слой, подготовленные заранее субстраты-поводцы. Слой воды над ними — 10–15 см. Для контроля оседания спор на поводцы в каждую емкость опускают 2–3 предметных стекла. Число эмбриоспор на предметных стеклах при хорошем оспоривании должно составлять 20–30 и более в поле зрения микроскопа при увеличении 140х. Оспоривание субстратов длится около 1 сут. Этот способ дает более качественный посев и более экономичен, так как позволяет полно и эффективно использовать маточный материал и регулировать концентрацию осевших спор.

Весь цикл от сбора маточных слоевищ до выставления оспоренных субстратов, поводцов на плантацию в море длится немногим более 2 сут. Иногда используют посев на промежуточные субстраты с последующей пересадкой проростков. В качестве такого субстрата можно применять резиновые полосы. После того как проростки достигнут в длину 15–20 см и будут иметь достаточно хорошо развитые ризоиды, их снимают с резиновых полос и вплетают между прядями капроновых веревок пучками по 3–5 экз. через каждые 10–20 см. Процесс пересадки весьма трудоемок, однако в результате оптимального распределения водорослей на субстрате обеспечиваются высокие урожаи.

В качестве промежуточного субстрата можно использовать капроновые нити, которые наматывают в один слой на специальные рамы. После того как ламинария на нитях достигнет в длину 2–5 мм, нити наматывают на капроновые веревки или отрезки нитей длиной 3–5 см вставляют между прядями (пасмами) веревки через каждые 10 см. Ламинария, растущая на нитях, вскоре прочно прикрепится к поводцам. Осевшие споры через 1–2 дня хорошо закрепляются, и субстраты можно помещать в море на установки для выращивания товарной ламинарии. Перевозить субстраты к установкам необходимо в емкостях с морской водой или во влажном состоянии под брезентом утром или вечером.

Уход за плантациями. Плантации требуют постоянного наблюдения и ухода. Необходимо следить за сохранностью каркаса установки, не допускать перепутывания горизонтальных канатов и поводцов под влиянием течений и волнения, удалять обрастатели встряхиванием или вручную. В районах, где образуется ледяной покров, перед ледоставом установки необходимо заглубить, чтобы предупредить их повреждение при подвижке льда. Весной, как только море освободится ото льда, следует сразу же поднять установки к поверхности моря.

На поводцах молодые, хорошо различимые спорофиты появляются на Мурмане чаще в апреле, а в Белом море позже. Когда проростки-сеголетки достигнут в длину 10–70 см, а ризоиды у них будут хорошо развиты, можно приступать к их прореживанию и пересадке. Одновременно с субстратов удаляется и основная масса организмов-обрастателей. Субстраты, на которых проростки отсутствуют или их очень мало, следует снять с установки, и на их место закрепить новые, с вплетенными проростками.

Пересадка ламинарии производится пучками по 3–5 экз. через каждые 10 см. Для пересадки желательно подбирать растения на одном субстрате, приблизительно одинаковых размеров, с хорошо развитыми ризоидами. Мелкую рассаду с плохо развитыми ризоидами выбраковывают. При прореживании и пересадке необходимо предохранять проростки от прямых солнечных лучей и высыхания. На одном поводце может вырасти до 1 тыс. растений.

В густых посадках рост спорофитов ламинарии затормаживается, обильно развиваются брюхоногие моллюски, что также приводит к значительному снижению урожая, появляются заболевания, к моменту сбора урожая слоевища имеют небольшую биомассу и низкое содержание сухих веществ.

При прореживании на одном поводце следует оставлять не более 120–130 экз. наиболее крупной рассады, распределяя ее равномерно по всей длине поводца пучками по 3–5 растений через 10–30 см. Рассаду, снятую с поводцов при прореживании, укладывают в ящики ризоидами в одну сторону, покрывают влажной тканью и транспортируют на берег в помещение для пересадки. В теплые, солнечные дни не следует проводить прореживание, пересадку рассады и оспоривание субстратов. Время пребывания рассады на воздухе должно быть минимальным, не более 4–5 ч, и ее постоянно следует предохранять от подсыхания. При пересадке пасмы веревки раздвигают и пучок из 3–5 растений вставляют между ними. Веревка должна находиться на границе ризоидов и нижней части черешка.

Наиболее крупные растения с высоким темпом роста следует пересаживать более разреженно на отдельные субстраты для создания маточного фонда. Маточные слоевища выращивают на плантации в двух или трехгодичном цикле. В летний период субстраты с проростками периодически очищают от обрастателей, но когда ламинария достигнет

в длину более 20 см, обрастатели можно не удалять, так как на растения такого размера они не оказывают существенного влияния. Проводить работы на плантации в зимний период чрезвычайно сложно, поэтому следует ограничиться ремонтными работами при серьезных повреждениях плантации после штормов.

Пересаженная и разреженная на поводцах ламинария сахаристая на следующее лето через 10–12 мес. достигает товарных размеров и кондиции. Лучший срок уборки урожая у берегов Мурмана в Баренцевом море — июль, а в Белом море — вторая половина июля — август. Наиболее крупные слоевища на пищевые цели у берегов Мурмана можно начинать заготавливать с первых чисел июня. К этому времени ламинария достигает кондиционных размеров и на ней практически отсутствуют обрастатели. Ламинария в июле — августе представляет собой высококачественное сырье.

Для получения более высокого урожая сбор ламинарии можно проводить в начале осени, когда биомасса растений достигает наибольшей величины, но к этому времени на пластине появляется значительное количество обрастателей (гидроиды, спирорбисы, мшанки, кладки брюхоногих моллюсков и др.) и качество сырья ухудшается. При более позднем сборе ламинарии неизбежны потери урожая.

Экспериментальное и опытно-промышленное выращивание ламинарии сахаристой в указанных выше районах показало, что можно получать 50–60 т/га и более биомассы морской капусты при двухгодичном цикле выращивания. После снятия урожая субстраты и горизонтальные канаты очищают, проверяют прочность всех элементов конструкции установок и делают заключение о возможности их повторного использования.

Проведенные в последние годы работы по выращиванию ламинарии сахаристой на Белом море показали, что для этого водоема наиболее подходят установки с горизонтальным расположением субстратов. Это объясняется тем, что обслуживать плантации такого типа удобнее, а длительный (до 6 мес.) ледяной покров и сравнительно низкая прозрачность прибрежных вод снижают урожай ламинарии на вертикальных субстратах из-за недостаточной освещенности.

С другой стороны, предлагается выращивать водоросли только на хребтинах — горизонтальных канатах, без использования поводцов [Белоруков, Пронина, 2001]. В последнем случае используются длинные, параллельно расположенные субстраты диаметром 16–20 мм, каждый из которых имеет свою систему наплавов и якорей. Предлагаемая конструкция обеспечивает необходимую прочность, штормоустойчивость и технологичность в обслуживании. К наиболее важным моментам можно отнести менее сложный подъем установок из зимнего положения в летнее при помощи якорей типа «кошка» с малогабаритного судна без применения водолазного труда, а также более технологичный процесс сбора урожая. Капиталовложения потребуются в основном только при сооружении плантации.

В настоящее время в Белом море при выращивании ламинарии не используют вышеописанное искусственное оспоривание выростных субстратов, а происходит самозасев субстратов зооспорами от рядом расположенных природных зарослей ламинарии сахаристой. Плантации следует сооружать на расстоянии не более 500 м от естественных зарослей. В случае если рядом с плантацией нет естественных зарослей, для начала технологического процесса рекомендуется равномерно подвязывать к субстратам зрелые маточные слоевища в возрасте 3+ лет на расстоянии 5–6 м друг от друга. В обоих случаях самозасев обеспечивается.

Для стабильного ежегодного получения урожая ламинарии с плантации необходимо чередовать сбор растений с каждой второй хребтины или собирать водоросли в «шахматном» порядке. В ММБИ разработан метод получения и сохранения культуры гаметофитов, которую можно использовать для посева в любое время года, вне сроков естественного спороношения ламинарии.

БАЛТИЙСКОЕ МОРЕ

Видовой состав и распространение фитобентоса. Балтийское море — опресненный водоем. С продвижением на восток и север соленость его вод уменьшается с 8 до 2–3‰. Балтийское море, в частности его восточное побережье в границах бывшего СССР, характеризуется обедненной флорой, которая по данным А.Д. Зиновой [1962], насчитывает 98 видов, из них 48 зеленых, 28 бурых и 22 красных водорослей. Обзор гидрботанических исследований в прилегающих к бывшему СССР районах Балтийского моря приводится Т. Трей [1982]. Растительность Финского залива и у побережья Эстонии описаны в ряде работ [Трей, 1973; Трей, Кукк, 1974; Кукк Э., Кукк Х., 1976; Кукк, 1978].

Распределение растительных сообществ обусловлено комплексом экологических факторов. Вертикальное распределение морских растительных сообществ определяет прежде всего освещенность. Нижняя граница растительности проходит у открытого побережья на глубине 18–20 м, а в бухтах на глубине 10–12 м. Горизонтальное распределение растительности в данном водоеме регулируется прежде всего грунтом, гидродинамическими факторами, соленостью, загрязнением и некоторыми другими.

Доминирующие сообщества Балтийского моря: *Fucus vesiculosus* и *Furcellaria lumbricalis* = *Furcellaria fastigiata* — распространены на твердых грунтах у открытых и полузащищенных берегов. На мягких грунтах в полузащищенных от прибоя условиях преимущественно развиваются сообщества *Chara aspera* и *Zostera marina*, а в сильно защищенных бухтах — сообщество *Chara tomentosa* и неприкрепленные формы фукуса, фурцеллярии и филлофоры — *Phyllophora brodiaei* = *Coccotylus truncatus* [Трей, 1978].

Биология и запасы промысловых водорослей

Основными наиболее массовыми промысловыми видами восточной части Балтийского моря являются красная водоросль фурцеллярия — *Furcellaria lumbricalis* и бурая водоросль фукус пузырчатый — *Fucus*

vesiculosus. В биоценозах вышеуказанных видов наиболее часто встречаются *Polysiphonia nigrescens*, *Ceramium diaphanum*, *Phyllophora brodiaei*, *Sphacelaria arctica*, *Rhodomela confervoides* = *Rh.subfusca*, *Cladophora rupestris*, *Pylaiella litoralis* [Киреева, 1960 а, 1965 а, б]. У открытого побережья Балтики господствующее положение занимает фурцеллярия, а в Рижском заливе и вокруг островов — заросли фукуса.

Впервые в 1955–1956 гг. запасы промысловых водорослей у юго-восточного побережья Балтийского моря от Светлогорска до Вентспилса и в Рижском заливе водолазным методом исследовала М.С. Киреева [1960].

По данным Е.И. Блиновой и Н.Е. Толстиковой [1972], у побережья Литвы, в самой юго-западной части от Клайпеды до Карлининкая, промысловые водоросли отсутствовали. Северо-восточнее Карлининкая на глубинах от 7–8 до 12–15 м были обнаружены заросли фурцеллярии, шириной не более 700–1000 м и средней биомассой от 70 до 300 г/м². Общая площадь зарослей 2,38 км², а средние запасы 450 т.

От Паланги до Кунигишкя на глубине 5–12 м сосредоточены основные промысловые заросли фурцеллярии у литовского побережья Балтики. Ширина зарослей колебалась от 1,2 до 3 км, средняя биомасса 343±84 г/м², площадь зарослей 18,4 км², а запасы 6,3 тыс. т. В районе Швентойя и к северу от него до границы с Латвией зарослей фурцеллярии нет, так же как их нет и у берегов Латвии от границы с Литвой до Папенциемса.

У берегов Латвии к северу от Папенциемса на глубине 6–13 м ширина зарослей фурцеллярии достигала 1,5–3 км и более, средняя биомасса 379±99 г/м², площадь зарослей составляла 12,8 км², запасы 4,85 тыс. т. Средняя длина таллома фурцеллярии возрастает с увеличением глубины и в промысловых зарослях в среднем была равна 10–11 см.

Запасы фурцеллярии у побережья Латвии были определены в 1973 г. [Блинова, 1974 а]. Заросли фурцеллярии в этом районе Балтики были обнаружены на каменистых грунтах на глубине от 6–7 до 15 м в 1 км или более от берега. Средняя ширина зарослей 2 км, а максимальная достигала 4 км (риф Бернаты). В районе от Папенциемса до Лиенаи заросли шли непрерывной полосой на глубине от 7–8 до 11–15 м. Они начинались в 1 км от берега и кончались в 2,7–5,5 км. Чаше проективное покрытие дна водорослями составляло 30–80%. Максимальная биомасса фурцеллярии в этом регионе составляла 1,5–1,7 кг/м², а средняя с учетом равномерного покрытия дна в пределах зарослей была равна 650–700 г/м².

Севернее от Лиенаи до Акменьракса заросли начинались в 1–2 км от берега на глубине 8–13 м и простирались до глубины 14–15 м и на расстояние 3,0–4,5 км от берега. Ширина зарослей колебалась от 0,5 до 3 км. Максимальная биомасса 3,5, а средняя 0,65–0,70 кг/м².

К югу и северу от Павилосты и еще севернее до Юркалне, несмотря на наличие твердых грунтов на глубинах 8–15 м (это глубины, наиболее благоприятные для развития фурцеллярии), заросли фурцеллярии не обнаружены. У побережья Латвии от Папенциемса до Юркалне запасы фурцеллярии достигали 90–95 тыс. т.

По данным М.С. Киреевой [1960 а, 1965 а, б], в Рижском заливе заросли фурцеллярии размещаются отдельными небольшими полями, и обычно биомасса ее колеблется от 0,1 до 1,0 кг/м², но в отдельных районах достигает 1,0–3,7 кг/м². Запасы этого вида были определены в 8–9 тыс. т.

В 1960 г. между о-вами Хиума и Сарема были обнаружены два скопления (пласта) неприкрепленных красных водорослей фурцеллярии — *Furcellaria lumbricalis* и филлофоры — *Phyllophora brodiaei* = *Cocotylus truncatus*. Фурцеллярия на пластах отличается от прикрепленной и образует самостоятельную экологическую форму. Она имеет более тонкие и мелкие (5–7 см) слоевища, органы прикрепления отсутствуют, размножение только вегетативное. Высота пластов достигает 20 см, биомасса на различных участках колеблется от 75 до 3500 г/м². Запасы неприкрепленной фурцеллярии были определены в 157 тыс. т [Киреева, 1961, 1964, 1965 в].

В конце 60-х — начале 70-х гг. XX столетия пласт неприкрепленных водорослей фурцеллярии и филлофоры изучала Т.Я. Трей [1973]. Пласт этих водорослей расположен на мягких осадочных породах на глубине 5–9 м. Толщина пласта от 3–4 до 15–20 см. В сообществе, кроме доминантов — фурцеллярии и филлофоры, встречаются также *Polyides*, *Polysiphonia*, *Callithamnion*, *Ceramium*, *Scytosiphon*, *Chorda*, *Sphacellaria*. В 1970 г. средняя биомасса пласта водорослей была равна 796 г/м², максимальная биомасса — 2140 г/м².

Все части слоевища неприкрепленной фурцеллярии имеют высокую способность к регенерации. Вегетационный период длится 5–6 мес. Прирост растений в длину за год составляет 0,5–0,6 см. Средняя длина растений в популяции равна 4,3 см, годовой прирост — 11,6–13,9% от длины растений. Прирост массы за вегетационный период достигал около 25%.

В 1970 г. запасы водорослей на пласте были определены в 88 тыс. т на площади 110 км², а на акватории в 40 км² расположен пласт, водоросли которого пригодны в качестве сырья для производства агара, общей биомассой 25–35 тыс. т.

В Рижском заливе, а также вокруг о-вов Рижского и Финского заливов на каменистых грунтах, на глубинах от 1,5 до 5 м размещаются заросли фукуса пузырчатого — *Fucus vesiculosus* с биомассой 3–5 кг/м². Запасы фукусов в Рижском заливе были оценены в 70–80 тыс. т. [Киреева, 1965 а, б].

Получены данные об особенностях и скорости роста слоевищ, возрастном составе популяции прикрепленной формы фурцеллярии, про-

израстающей у открытого побережья и в Рижском заливе [Блинова, Толстикова, 1972, 1977; Блинова, 1974 б, 1977]. Фурцеллярия имеет дихотомически ветвящееся слоевище с верхушечным ростом. В течение лета (июнь — август) только 10% вершинок слоевищ не дали ни одного дихотомического ветвления, 72% вершинок образовали по одной дихотомии, 18% по две. Весной и осенью у половины вершинок появилось по одному дихотомическому ветвлению, а вторая половина вершинок не ветвилась. Зимой ветвления у слоевищ не было. Можно считать, что в среднем каждая вершинка дает две дихотомии. Количество новых вершинок (сегментов) увеличивается с каждым годом до 5—6-летнего возраста слоевищ. У слоевищ старше 5—6 лет число сегментов возрастает более медленно. В возрасте 5—8 лет слоевища имеют максимальную годовую продукцию.

Популяция фурцеллярии на глубинах от 4,5 до 12 м имела следующий возрастной состав слоевищ. В возрасте 1 года число слоевищ изменилось от 23 до 71%, чаще на них приходилась половина всех растений. Образование новых растений идет преимущественно вегетативным путем: они образуются на ризоидах или в нижней части уже развившихся талломов. Талломы от 2 до 5 лет составляли 22—57%, в среднем 35—40% от всех растений в популяции, от 6 до 9 лет — 6—19%, в среднем 12%, а старше 9 лет от 0 до 2,7%, в среднем 1—1,5%.

Максимальный возраст у редких слоевищ фурцеллярии 14 лет. Средний линейный прирост слоевищ в длину колеблется в разных условиях от 9,3 до 11,4 мм, а максимальный — от 14,6 до 16,2 мм в год. 80% прироста в длину приходится на теплое полугодие (середина апреля — середина октября). Кроме верхушечного роста, происходит рост в толщину всех частей слоевища. В Рижском заливе преобладают по массе растения, имеющие 7—11 ярусов дихотомически разветвленных веточек, а следовательно, растения в возрасте 3—6 лет [Блинова, 1977].

Е.И. Блиновой [1975] были получены данные о сезонной и годовой продукции фурцеллярии в Рижском заливе в эксперименте в естественных условиях обитания. Наибольший прирост массы фурцеллярии в Рижском заливе приходится на апрель — октябрь, с максимумом в июне — августе. В теплую зиму 1972—1973 гг. также наблюдался значительный прирост массы. У растений с репродуктивными органами в зимний период, когда идет наиболее быстрый и завершающий период их развития, отмечен более высокий прирост массы, чем у растений, лишенных репродуктивных органов. В период с апреля по июнь у растений с репродуктивными органами происходит опадение вершинок веточек, что приводит к уменьшению биомассы. P/V -коэффициент (удельная продукция) колебалась от 0,5 до 1,5, в среднем составляя 1. Основные заросли прикрепленной фурцеллярии в Балтийском море сосредоточены у открытых берегов Латвии и Литвы. В этом районе устойчивого ледового припая не бывает, а число дней со льдом в 2 раза

меньше, чем в Рижском заливе. Все это говорит о том, что у открытых берегов рост фуцеллярии должен происходить круглогодично.

По данным Т.Я. Трей [1973], вегетационный период неприкрепленной фуцеллярии на пласте составляет всего 5 мес (май — октябрь). Это можно объяснить тем, что в районе пласта (пролив Мухувейн) образуется устойчивый сплошной лед, а дней со льдом в 2—2,5 раза больше, чем в Рижском заливе.

В 1980—1984 гг. проводились работы по мониторингу зарослей фуцеллярии у побережья Балтийского моря от порта Клайпеда до порта Вентспилс с использованием подводных телевизионных систем [Муравский, Бадулин, Королев, 1986]. По результатам исследований 1980 г. выяснилось, что запасы фуцеллярии по сравнению с началом 70-х гг. сократились. Исчез массив в районе пос. Кнуби — м. Акменьрагс. Резко сократилась биомасса зарослей в районе г. Лиепая — пос. Папе. В 1981 г. было отмечено увеличение запаса фуцеллярии с 22,5 тыс. т в 1980 г. до 36,0 тыс. т. По данным 1982 г., после аварии танкера «Глобе Асими» в ноябре 1981 г в районе г. Клайпеда общая величина запасов фуцеллярии сократилась до 27,5 тыс. т, а в 1984 г. она еще уменьшилась до 26,7 тыс. т.

Выбросы промысловых водорослей

Выбросы морских водорослей, прежде всего фуцеллярии и фукуса, традиционно использует население, живущее на побережье Балтийского моря. Наблюдения за выбросами водорослей в различных районах Балтики проводили спорадически (один-два раза в месяц и только в районе г. Лиепая ежедневно) в 1950—1956 гг. [Киреева, 1960 б]. Значительные выбросы водорослей, прежде всего фуцеллярии, были обнаружены в районах Паланги, Папе, Бернате, Юрманциенс, Лиепай, Вентспилса, а также в Рижском заливе. Самые большие выбросы были зафиксированы в 1954 г., когда за 4 мес. (сентябрь — декабрь) было выброшено на берег 46 тыс. м³ водорослей. В отдельных случаях выбросы фуцеллярии достигали 1—4 тыс. т/км берега.

В течение 5 лет (1968—1972) у литовского побережья Балтийского моря велся ежедневный учет выбросов фуцеллярии — ценного сырья для производства каррагинана-фуцелларана [Блинова, 1971; Блинова, Кунютис, 1973]. Основная масса выбросов приходится на осенние месяцы (сентябрь — ноябрь) и сконцентрирована на небольших участках берега в районе Швентойя и Паланги. Важными факторами формирования выбросов является близость к районам, где сосредоточены основные заросли фуцеллярии у берегов как Литвы, так и Латвии. Мысы и молы являются естественными и искусственными заграждениями для улавливания сорванных штормами и плавающих в воде водорослей и способствуют формированию выбросов.

Величина выбросов очень сильно колеблется в разные годы и зависит от ряда факторов, таких как сила и частота волнения моря, направление ветра во время шторма и после него, состояние зарослей фуруцеллярии. Для формирования выбросов необходимо, чтобы во время шторма и 1–2 дня после него дули ветра западных направлений (западные, северо-западные, юго-западные). Такие ветра преобладают у берегов Литвы, особенно в осеннее время. Величина годового выброса фуруцеллярии в период с 1968 г. по 1972 г. включительно очень сильно различалась и составляла от 488 до 26150 т.

Наиболее благоприятные условия для формирования выбросов фуруцеллярии сложились в 1971 г., когда было зафиксировано максимальное количество штормовых дней, в том числе с силой более 5 баллов, и преобладали ветра западных направлений. После года с очень большими выбросами, вызванными сильными штормами и ураганами, следует ожидать год с низкой величиной выбросов. Средняя величина выбросов за 5 лет составила 7,5–8,0 тыс. т.

Выбросы фуруцеллярии на побережье Литвы формируются за счет зарослей, растущих у ее побережья, так и фуруцеллярии, сорванной штормами в зарослях у берегов Латвии.

Почти во всех случаях фуруцеллярия в выбросах была пригодна для промышленной переработки, растения были целыми и содержали небольшое количество примесей.

КАСПИЙСКОЕ МОРЕ

Каспийское море является бессточным, солоноватоводным, бесприливным морем-озером. Колебания уровня моря носят годовой циклический характер. Берега Каспия имеют большое количество мысов, бухт, заливов, островов. Температура воды в прибрежье летом достигает 25–28 °С, зимой падает до –0,4...+1,5 °С в разных частях моря. Каспийское море в зависимости от рельефа дна и совокупности физико-географических условий делят на три части: северную, среднюю, южную. Прибрежные воды Северного и отчасти Среднего Каспия зимой покрываются льдом, южнее образуется неустойчивый лед. Средняя соленость воды в море около 13‰, но она значительно различается в разных частях моря.

В Каспийском море (за исключением прибрежных вод южного побережья) обнаружен 81 вид водных растений — макрофитов. Приведен список всех водорослей с указанием районов обитания [Забержинская, 1974]. Впервые целенаправленно макрофиты Каспия начали изучать в 30-е гг. XX в. [Волков, 1934; Киреева, Шапова, 1939 а, б, 1957 а, б]. В 60-е гг. вдоль всего побережья Каспия сбор водорослей и водных цветковых растений от супралиторали до глубины 50 м проводила Э.Б. Забержинская [Забержинская, 1967, 1968 а, б, 1974; Зинова, Забержинская, 1965, 1966; Забержинская, Зинова, Петров, 1967]. В те же годы вертикальное распределение фитобентоса у берегов Азербайджана исследовал К.М. Петров [1967 а, б]. В 1971 г. были изучены видовой состав, распределение и биомасса различных сообществ растительности Восточного Каспия от Казахского до Туркменского заливов включительно, в том числе и Красноводского залива [Блинова, 1974 в, г; Блинова, Филиппов, 1975].

Э.Б. Забержинская [1968 а, б, 1974] выделила 7 флористических районов, исходя из гидрологических и экологических особенностей отдельных участков Каспия, а также учитывая флористический состав и распределение растительности.

I район — Северный Каспий. Водоросли здесь развиваются только на ракушечных грунтах сублиторали на глубинах 1–16 м. Всего здесь обнаружено 25 видов. Самыми распространенными видами являются

Gomontia polyrrhiza, *Ostreobium queckettii*, *Pleurocladia lacustris*, *Acrochaetium thuretii*, *Polysiphonia violacea*, но доминирует неприкрепленная форма *Laurencia caspica*. Пышные заросли, чаще чистые, а иногда в сообществе с водорослями, образуют цветковые растения *Zostera minor* = *Z. noltii* и *Ruppia maritima*.

II район — западное побережье Среднего Каспия до Киялинской косы. В этом районе наблюдается резкое нарастание глубин и низкая прозрачность воды. Водоросли и водные цветковые растения заселяют узкую прибрежную полосу на глубине от +0,6 до 10 м, но лучше всего растительность представлена на глубинах 0—5 м. В районе найдено 24 вида водорослей, из них 13 зеленых, и морская трава zostera. Наиболее часто встречаются: *Enteromorpha prolifera*, *E. linza*, *Gomontia polyrrhiza*, *Ostreobium queckettii*, *Cladophora sericea*, *C. vagabunda*, *Acrochaetium thuretii*, *Dermatolithon caspicum*, *Ceramium elegans*, *Polysiphonia caspica*, *P. elongata*, *Laurencia caspica*.

III район — западное побережье Среднего Каспия до мыса Шахова коса, включая о-ва и банки Апшеронского архипелага. Здесь более благоприятные условия для развития водорослей из-за более высокой прозрачности воды, меньшего распреснения и заиления, наличия огромного количества банок, гряд, валунных россыпей. Флора этого района насчитывает 35 видов, из них 17 зеленых и 16 красных водорослей. Водоросли обитают в супралиторали и псевдолиторали от +2 м над уровнем моря и в сублиторали до глубины 15 м, но наиболее пышное развитие отмечается на глубине 0—8 м. К доминантам относятся 14 видов.

IV район — западное побережье Южного Каспия до Куринской косы, включая Бакинскую бухту, острова и банки Бакинского архипелага. Для района характерны выходы каменистых грунтов, отсутствие опреснения, высокая прозрачность и температура воды, все это приводит к пышному развитию водорослей от +0,6 м над уровнем моря до глубины 14 м, но особенно благоприятна для их развития глубина 0—3,5 м. В районе был найден 41 вид водорослей, из них 19 зеленых и 17 видов красных. Наиболее обильны *Enteromorpha prolifera*, *E. flexuosa*, *E. clathrata*, *E. linza*, *Chaetomorpha aerea*, *Cladophora vagabunda*, *C. sericea*, *Acrochaetium thuretii*, *Dermatolithon caspicum*, *Ceramium elegans*, *Polysiphonia caspica*, *P. elongata*, *Lophosiphonia obscura*, *Laurencia caspica*.

V район — западное побережье Южного Каспия от м. Куринская коса до г. Астара. Для этого района характерны открытые прибою малоизрезанные берега, песчаные грунты с примесью ила — условия, малопригодные для развития макрофитов. Всего обнаружено 13 видов водорослей, преимущественно (8 видов) зеленых, и 7 видов цветковой водной растительности. Единственной массовой формой этого района является харовая водоросль *Lamprothamnus alopecuroides*.

VI район — восточное побережье Южного Каспия. Он включает Красноводский и Туркменский заливы, острова с сильноизрезанной бе-

реговой линией и многочисленными заливчиками и бухтами. Преобладают песчаные грунты, поэтому наиболее массовые для других районов Каспия виды зеленых и красных водорослей здесь отсутствуют. В этом районе найдено 40 видов водорослей, в том числе 6 харовых и 6 видов цветковых растений. Водоросли растут на глубине 0,2–50 м, а водные цветковые растения — на 0,5–10 м. Доминирует здесь харовая водоросль *Lamprothamnus alopecuroides* с развивающимися на ней эпифитами. Другой массовый вид — красная водоросль *Lophosiphonia obscura*, которая является не только эпифитом, но образует самостоятельные неприкрепленные ценозы (скопления, маты) на песке.

VII район — восточное побережье Среднего Каспия от м. Тюб-Караган до м. Киянлы. Условия в этом районе благоприятны для развития водорослей из-за высокой прозрачности воды, ее высокой и устойчивой солености, преобладания твердых каменистых, скалистых, валунных, галечных грунтов. Водоросли растут на глубине 0–50 м, но оптимальной является глубина 0–20 м. Здесь встречено 57 видов водорослей и 2 вида цветковых растений. Наиболее массовыми видами являются: *Enteromorpha flexuosa*, *Gomontia polyrrhiza*, *Cladophora vagabunda*, *C. sericea*, *Ostreobium queckettii*, *Hildenbrandtia prototypus*, *Dermatolithon caspicum*, *Ceramium diaphanum*, *C. elegans*, *Polysiphonia caspica*, *P. elongata*, *P. sanguinea*, *Laurencia caspica*.

Однако в работах Э.Б. Забержинской отсутствуют сведения о биомассе различных видов растительности, об изменении и смене фитоценозов под влиянием различных условий (грунт, глубина, прибойность и др.).

Наиболее подробно была изучена растительность Красноводского залива. Первые данные были получены еще в 30-е гг. XX в. М.С. Киреевой и Т.Ф. Шаповой [1957 6]. Условия существования в заливе: защищенность от ветров и волнения, наличие значительных площадей с илистым дном на малых глубинах — благоприятствовали массовому развитию харовых водорослей: *Chara aspera*, *Ch. intermedia*, *Ch. polyacanta* и *Lamprothamnus alopecuroides*, заросли которых шли сплошной полосой на глубине 0,2–3,5 м вдоль северной границы залива. На песчаных грунтах преобладала шаровидная неприкрепленная форма красной водоросли *Polysiphonia sertularioides*. В результате действия ветров и течений ее сносило в затишные зоны, где биомасса достигала 1–2 кг/м², но в среднем была равна 200–300 г/м². Этот вид вместе с *Polysiphonia violacea* и *P. sanguinea* являлись основными эпифитами харовых водорослей. На каменистых грунтах доминировали зеленые водоросли — виды энтероморфы и кладофоры, биомасса которых в отдельных случаях достигала 2–4 кг/м². Приводятся карты-схемы распределения и биомассы водорослей в весенний и осенний периоды 1935–1936 гг.

Растительность Красноводского залива была обследована также в 1971 г. [Блинова, Филиппов, 1975]. По сравнению с данными, полу-

ченными в 30-е гг. XX в., ими были обнаружены большие отличия. Ранее не были указаны для этого района цветковые растения, а по материалам 1971 г. здесь на песчаных и илисто-песчаных грунтах доминируют высшие цветковые растения, прежде всего zostера — *Zostera noltii*, а также рдест — *Potamogeton pectinatus* с биомассой в несколько сотен г/м². Харовые водоросли растут на илистых и песчано-илистых грунтах в наиболее защищенных частях залива.

По данным Е.И. Блиновой [1974 в, г], у восточного побережья Каспийского моря биомасса цветковых растений изменялась в широких пределах от нескольких десятков граммов до 1,0–1,3 кг/м², а средняя биомасса в зарослях, где они являлись доминантами, составляло 400 г/м². Общая биомасса мозаичной заросли красных водорослей на глубине 0,3–20 м на каменистых грунтах в среднем составляла 500 г/м², а на глубине 0–0,3 м 1,5–2,0 кг/м². Биомасса зеленых водорослей в среднем была равна 1,5–2,0 кг/м², а биомасса неприкрепленных красных и зеленых водорослей — 150–160 г/м². Из харовых водорослей максимальную биомассу имела *Chara hispida* (3,8–9,4 г/м²). Средняя биомасса остальных видов харовых водорослей составляла 200 г/м² и менее.

Общая биомасса (запас) фитобентоса в Красноводском заливе — 100–150 тыс. т, в Туркменском заливе — 350–400 тыс. т, из них 200–250 тыс. т приходилось на zostеру, более 100 тыс. т на другие цветковые, 40–50 тыс. т на неприкрепленные красные и зеленые водоросли, 15–20 тыс. т на харовые [Блинова, 1974 в, г].

ЧЕРНОЕ МОРЕ

Гидрологический и климатический режимы Черного моря определяются географическим положением, условиями атмосферной циркуляции над ним, водообменом с Мраморным и Азовским морями, стоком пресных вод с суши. Черное море расположено в достаточно низких широтах, что обуславливает большой приток солнечной энергии. В целом для гидрологического режима моря характерны сравнительно высокая температура воды на протяжении всего года, система устойчивых постоянных течений, преобладание волн высотой менее 2 м. Средняя месячная температура воды в открытом море летом 21 °С, зимой 4–8 °С, в прибрежных водах годовые колебания температуры воды достигают 30 °С.

На изменение температуры воды в прибрежных районах большое влияние оказывают стонно-нагонные явления. Стонно-нагонные колебания уровня моря составляют 0,2–0,3 м, а сейшевые колебания могут достигать 0,4–0,5 м [Люция., 1996]. В суровые зимы в северо-восточной части моря и у некоторых участков Крымского п-ова образуется лед. Соленость поверхностного слоя вод в центральной части моря около 18‰, ближе к берегу она снижается до 16‰, а в районах с сильным опреснением до 5‰ и менее. Распреснение прибрежных вод обусловлено береговым стоком, атмосферными осадками и водообменом с более пресным Азовским морем.

Общая схема течений Черного моря представляет собой систему замкнутых преимущественно циклонических потоков (круговоротов) против часовой стрелки параллельно береговой линии со средней скоростью 0,6–1,2 узла. Значительная площадь моря, приглубость берегов, малая изрезанность береговой линии, сильные ветры создают благоприятные условия для развития ветрового волнения, зыби и прибоя. Прозрачность воды низкая из-за большого количества взвеси, поступающей с береговым стоком, и обилия планктона. Для прибрежной зоны характерны как мягкие грунты (песчаные, илисто-песчаные), так и ракушечники и твердые грунты (грядовой бенч, валуны, камни). Водоросли растут преимущественно на твердых грунтах, а неприкрепленные водоросли и морские травы на мягких.

За последние 20–40 лет экосистема Черного моря претерпела существенные изменения под влиянием антропогенного воздействия: зарегулирования стока рек, увеличения сброса загрязненных вод промышленными и сельскохозяйственными предприятиями, бытовых стоков и др. В результате антропогенного пресса произошли значительные изменения гидрохимического режима моря, что вызвало перестройку донных сообществ, сокращение площадей фитобентоса в основном за счет поднятия на меньшие глубины нижней его границы, изменение видового состава, снижение биомассы прежде всего многолетних видов и значительное уменьшение их запасов [Блинова, Сабурин, Беленикина, 1991; Громов, 1974; Громов, Смоляр, 1975; Еременко, 1967, 1968, 1977, 1979; Калугина-Гутник, 1973 б; Калугина-Гутник и др., 1993; Максимова, Кучерук, 1993; Максимова, Лучина, 2002; Миничева, 1989, 1990 а, б, 1996 а, б].

С ростом антропогенной нагрузки олигосапробные виды элиминируются и замещаются мезо- и полисапробными видами. Изменения в структуре фитоценозов проявились в сужении зоны фитали, снижении биомассы макрофитов, уменьшении роли многолетних крупных видов-эдификаторов, увеличении значения более продуктивных видов-оппортунистов [Еременко, 1977; Миничева, 1996 а, б; Блинова, Сабурин, 1999; Громов, 1998; Максимова, Лучина, 2002; Митясева и др., 2003; Maximova, Moruchkova (Mitjasewa), 2005].

Таким образом, загрязненность вод оказывает огромное влияние на видовой состав и структуру фитоценозов. В условиях средней степени загрязнения вод растительные сообщества отличаются полидоминантностью, мозаичным расположением и богатым видовым составом водорослей [Калугина-Гутник, 1975 б]. При сильном загрязнении развиваются простые полисапробные монодоминантные ассоциации, а в чистых водах — многоярусные олигосапробные. Для обеих групп растительности характерен однообразный и обедненный видовой состав.

Эвтрофикация экосистемы Черного моря привела к следующим изменениям в параметрах водной растительности [Миничева, 1996]. Доминирующая роль в растительных сообществах переходит от крупных видов с груборассеченными талломами и, соответственно, с низкими значениями удельной поверхности популяции (S/W) к мелкорассеченным видам с большой удельной поверхностью. Первыми из структуры фитоценозов выпадают виды с минимальными значениями величины удельной поверхности популяции. Средняя биомасса, площади распространения, встречаемость и т.д. возрастают прямо пропорционально величине их удельной поверхности.

Флора макрофитов

Флора Черного моря насчитывала 292 вида водорослей — макрофитов, из них 84 зеленых, 74 бурых и 134 красных [Зинова, 1967; Калугина-Гутник, 1975 а]. В последнее время флору водорослей Черного моря изучает Н.А. Мильчакова [Мильчакова, 2002, 2003 а, б, 2004; Мильчакова, Айзель, Эрдуган, 2006]. Указанный автор приводит списки зеленых, бурых и красных водорослей, обнаруженных у побережья Украины, России и Грузии, Румынии, Болгарии, Турции. Полный список всех водорослей составлен также для Черноморского побережья Крыма.

За последние годы проведена ревизия многих таксонов водорослей-макрофитов в разных районах Мирового океана, в том числе и в бассейне Средиземного моря. Н.А. Мильчаковой на основе анализа литературных, архивных и оригинальных данных, с учетом таксономических ревизий и номенклатурных изменений составлены наиболее полные списки водорослей Черного моря. Флора зеленых, бурых и красных водорослей Черного моря, по последним данным, насчитывает 325 видов [Мильчакова, 2002, 2003 а,б, 2004; Мильчакова, Айзель, Эрдуган, 2006]. Синонимы водорослей в настоящем тексте приведены на основании вышеуказанных работ. Большинство видов водорослей имеют атлантическое происхождение. В целом черноморская флора представляет собой среднебореальную атлантическую, обедненную средиземноморскую.

На основе оригинальных и литературных данных, с учетом результатов таксономических ревизий и номенклатурных изменений составлен новый чек-лист зеленых и бурых водорослей Черного моря.

Согласно этому списку флора зеленых водорослей в настоящее время насчитывает 80 видов. Новыми для флоры водорослей Черного моря являются 13 видов зеленых водорослей. Наибольшая видовая насыщенность присуща родам *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha*, *Bryopsis*. У северо-восточного побережья Черного моря (побережье России и Грузии) зарегистрировано 40 видов зеленых водорослей.

Флора бурых водорослей в настоящее время представлена 76 видами. По сравнению с данными А.А. Калугиной-Гутник [1975 а] флора бурых водорослей дополнена 10 новыми видами. У восточного побережья зарегистрирован 51 вид.

Современная флора красных водорослей достигает 169 видов [Мильчакова, Айзель, Эрдуган, 2006]. В самый большой порядок *Ceramiales* включены 67 видов, новыми для черноморской флоры являются 15 видов [Мильчакова, 2004]. Этот порядок является самым крупным по количеству родов (59%) и видов (45,5%) среди красных водорослей. У восточного побережья Черного моря обнаружено 36 видов этого порядка. 102 вида красных водорослей относятся к другим

порядкам. По сравнению с ранее опубликованными работами новыми для флоры Черного моря являются 32 вида [Мильчакова, Айзель, Эрдуган, 2006]. Количество зеленых, бурых и красных видов водорослей в разных регионах Черного моря и видовой состав доминантов приведены в книге А.А. Калугиной-Гутник [1975 а].

Ассоциации макрофитов

Первая попытка классифицировать морскую донную растительность Черного моря принадлежит Н.В Морозовой-Водяницкой [1959]. К.М. Петровым [1960, 1961 а, б] в основу классификации фитобентоса положены жизненные формы доминирующих видов. Для северо-восточной части Черного моря им описано 66 ассоциаций, которые были объединены в 24 формации.

Классификацию донной растительности на физиономическо-экологической основе разработала А.А. Калугина-Гутник [1975 а]. Вышеуказанным автором выделены следующие ассоциации (Асс.).

Асс. *Ulva rigida* — *Ceramium rubrum*. Фитоценозы трехъярусные, однолетние, олигодоминантные, сомкнутые, мезосапробные. Степень развития растительного покрова средняя, а проективное покрытие дна 80–100%. В ее фитоценозах обнаружен 51 вид водорослей, но основная часть биомассы приходится на ульву при средней годовой биомассе в 1,2 кг/м² и высокой годовой продукции до 14 кг/м². Ассоциация располагается на твердых грунтах в защищенных от волнения условиях в мезосапробных водах.

Асс. *Ulva rigida* + *Cladophora albida*. Фитоценозы простые однолетние, монодоминантные, сомкнутые, мезосапробные, представлены крупными пластинами слоевищ неприкрепленной формы ульвы диаметром 1–3 м и более с проективным покрытием 80–100%. В летние месяцы при сильном прогреве воды в бухтах происходит массовое отмирание водорослей и проективное покрытие уменьшается до 20–30%. Ассоциация отличается бедным флористическим составом и включает 12 видов водорослей и 2 вида цветковых растений, располагается на мягких грунтах, приурочена к сильнозащищенным участкам бухт и лиманов. Средняя годовая биомасса макрофитов — 600 г/м², 80–100% которой приходится на ульву, годовая продукция — 6,5 кг/м².

Асс. *Ulva rigida* — *Apoglossum ruscifolium* — *Callithamnion granulatum*. Фитоценозы двухъярусные, однолетние, сомкнутые, олигодоминантные, мезосапробные, со средним развитием растительного покрова и проективным покрытием 80–100%. Эдификатор господствующего яруса — ульва, второго — апоглоссум. Ассоциация развивается при постоянном затенении и загрязнении и имеет узкую локализацию, средняя биомасса — 350 г/м², годовая продукция — 2 кг/м².

Асс. *Enteromorpha intestinalis* + *Ceramium rubrum* + *Callithamnion corymbosum*. Фитоценозы простые, сомкнутые, однолетние, полидоминантные, полисапробные, со средним развитием растительного покрова и проективным покрытием 60–100%. Доминант ассоциации — энтероморфа, субдоминант — церамиум. Она включает 28 видов зеленых и красных водорослей. Средняя годовая биомасса — 0,2–0,3 г/м², годовая продукция — 1,5 кг/м². Ассоциация встречается на загрязненных участках бухт с твердыми грунтами.

Асс. *Enteromorpha linza* + *Polysiphonia opaca*. Фитоценозы простые, сомкнутые, однолетние, мезосапробные, монодоминантные, со средним развитием растительного покрова и проективным покрытием 80–100%, приурочены к загрязненным участкам открытых и закрытых берегов с твердыми естественными и искусственными грунтами и глубиной 0–5 м. В ассоциации обнаружено 15 видов. Максимальная биомасса наблюдается в июле за счет энтероморфы.

Асс. *Enteromorpha intestinalis*. Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, полисапробные, однолетние, со средним развитием растительного покрова, проективным покрытием 50–100%, обедненным видовым составом, представлены в псевдолиторали и сублиторали на глубине 0–20 м. Наибольшего развития достигает весной (600 г/м²). В августе при сильной инсоляции основная масса слоевищ энтероморфы обесцвечивается и разрушается.

Асс. *Cladophora vagabunda* + *Enteromorpha intestinalis* + *Callithamnion corymbosum*. Фитоценозы простые, полузамкнутые, полидоминантные, однолетние, мезосапробные, со средним развитием растительного покрова и проективным покрытием 60–90%. В ассоциации зарегистрировано 22 вида водорослей, наибольшего развития она достигает в июне — июле (биомасса 500–600 г/м²) и располагается в виде зеленого бордюра повсеместно в опресненных и загрязненных участках прибрежной зоны.

Асс. *Urospora penicilliformis*. Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, сезонные зимние, полисапробные, со средним развитием растительного покрова и проективным покрытием 70–100%, покрывающие твердые грунты у уреза воды в супралиторали и псевдолиторали с декабря по апрель у сильнозагрязненных и опресненных участков побережья.

Асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus spongiosus* (= *C. verticillatus*) — *Corallina elongata* (= *C. mediterranea*). Фитоценозы четырехъярусные, сомкнутые, полидоминантные, олигосапробные, многолетние, с высокоразвитым растительным покровом и общим проективным покрытием 80–100%. Господствующий ярус образован на 70–80% *C. crinita* и на 20–30% *C. barbata*. На них образуют эпифитные синузии в течение всего года лауренция и сфацелярия, в весенне-летний период — полисифония и церамиум.

Второй ярус также представлен бурыми водорослями — *C. verticillatus* и *Dilophus fasciola*, последний вид отсутствует с декабря по май. Третий ярус состоит из низкорослых, образующих дерновины водорослей: *Corallina mediterranea*, *Cladophora dalmatica*, *Gelidium spinosum* (= *G. latifolium*). Четвертый ярус представлен корковыми багрянками. 120 видов зарегистрировано в ассоциации на различных участках. Средний коэффициент общности видов всех обследованных участков ассоциации достигает 52. Видовой состав наиболее богат весной и особенно летом, что связано с массовым появлением сезонных летних форм, и наименее зимой. Биомасса обоих видов цистозире на различных участках составляет 75–96% от общей биомассы макрофитов ассоциации.

Количественное соотношение макрофитов зависит от района, сезона года, глубины произрастания. Максимальная биомасса сопутствующих видов приходится на весенне-летний период, когда эпифитные синузии и ряд сопутствующих форм достигают максимального развития. Цистозировая ассоциация принадлежит к числу наиболее распространенных в Черном море и занимает прибрежную полосу с твердыми грунтами, относительно чистыми водами у открытых и слабозащищенных берегов с хорошим водообменом. Средняя биомасса макрофитов — 3,8 кг/м², а годовая продукция — 8 кг/м². Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 0,3–2,0 м, нижняя в настоящее время чаще на глубине 5–10 м, редко опускается глубже (30–40 лет назад нижняя граница проходила на глубине 10–22 м).

Асс. *Cystoseira barbata* + *Cystoseira crinita* — *Dilophus fasciola*. Фитоценозы двухъярусные, сомкнутые, олигодоминантные, многолетние, олигосапробные, с хорошо развитым растительным покровом. Доминант — *C. barbata*. В состав ассоциации входит 60 видов водорослей. Основная часть биомассы приходится на цистозире. Средняя годовая биомасса ассоциации — 2,4 кг/м², а годовая продукция — 15,4 кг/м². Существенный вклад в годовую продукцию вносят сопутствующие сезонные и однолетние виды. Ассоциация приурочена к полузащищенным и чистым участкам бухт со скалистым и каменистым субстратом и находится на глубине 0,2–6 м.

Асс. *Cystoseira barbata* — *Ulva rigida*. Фитоценозы четырехъярусные, сомкнутые, многолетние, мезосапробные, полидоминантные, с хорошо развитым растительным покровом. Общее проективное покрытие дна водорослями 70–100%. Доминант господствующего яруса — цистозира, на слоевищах которой обильно развиваются эпифитные синузии. Доминант второго яруса — зеленая водоросль ульва, а в летний период здесь в значительном количестве появляется *Enteromorpha linza*. Третий ярус состоит из многочисленных низкорослых красных и зеленых водорослей, образующих рыхлые дерновины. Четвертый ярус представлен мелкими, стелющимися по субстрату водорослями, образующими пурпурный налет.

Флористический состав ассоциации чрезвычайно разнообразен и включает 93 вида. Наибольшее число видов в ассоциации отмечено весной и летом за счет массового развития однолетних и сезонных летних форм. Средняя величина коэффициента общности видов 59. Средняя биомасса цистозеры — 2,9 кг/м². Годовая продукция водорослей ассоциации достигает более 20 кг/м² и обусловлена быстрым темпом роста зеленых, некоторых сезонных красных водорослей и генеративных ветвей *C. barbata*. Ассоциация приурочена к полузащищенным участкам бухт с мезосапробными условиями и глубинам 0,2–6 м.

Асс. (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora crispa* (= *Ph. nervosa*) — *Cladophora dalmatica*. Фитоценозы четырехъярусные, многолетние, полидоминантные сомкнутые, со средним развитием растительного покрова. Общее проективное покрытие 70–90%. Верхний ярус образован отдельными группами цистозеры. Второй ярус доминирует в растительном покрове и состоит из филлофоры — *Ph. nervosa* f. *breviarticulata*. Третий ярус состоит из низкорослых дерновин *Halptilon virgatum* (= *Corallina granifera*), *Gelidium spinosum* (= *G. latifolium*), *Cladophora dalmatica*. Четвертый ярус образован корковыми водорослями, описанными для этого же яруса цистозерной ассоциации. Ассоциация насчитывает 68 видов. Минимальное число видов, как и в других ассоциациях, наблюдается зимой и осенью, в то же время коэффициент общности видов между сезонами высокий — 78,5.

Биомасса макрофитов в ассоциации колеблется в пределах 250–4200 г/м². На протяжении всего года в количественном отношении преобладает филлофора (70–95%). Самая высокая биомасса в фитоценозах наблюдается летом за счет появления сезонных форм и развития боковых ветвей у цистозеры. Годовая продукция макрофитов в ассоциации невысокая и составляет 0,8 кг/м². В 60–70-е гг. прошлого столетия она была характерна для глубин 10–18 м, а в настоящее время расположена на меньших глубинах.

Асс. *Dilophus fasciola* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum* + *Enteromorpha compressa*. Ассоциация однолетняя, полидоминантная, олигосапробная, проективное покрытие 80–100%. В фитоценозах ассоциации обнаружено 40 видов водорослей. Флористический состав подвержен большим сезонным изменениям. Наибольшего развития ассоциация достигает летом с биомассой 500–2600 г/м². Зимой многие виды исчезают, основным видом становится энтероморфа, а биомасса снижается до 200–300 г/м². Средняя годовая биомасса 380 г/м², а продукция 1700 г/м². Эта широко распространенная ассоциация располагается в мелководной зоне на глубине от 0,1–0,2 до 3–4 м в виде узкой полосы на твердых скалистых и каменистых грунтах в чистых водах у открытых берегов.

Асс. *Scytosiphon simplicissimus* (= *S. lomentaria*). Фитоценозы простые, сезонные зимние, монодоминантные, проективное покрытие 60–90%. В ассоциацию входит 25 видов, и она развивается с октября —

ноября по май, достигая максимума в марте (биомасса 1,2–1,4 кг/м²), приурочена к псевдолиторальной зоне и широко распространена вдоль побережья как в чистых, так и загрязненных водах.

Асс. *Phyllophora crispa* (= *Ph. nervosa* f. *longiarticulata*). Фитоценозы двухъярусные, многолетние, олигодоминантные, со средним развитием растительного покрова. Господствующий ярус образован филлофорой, которая произрастает как в прикрепленном, так и в неприкрепленном виде, слоевища ярко окрашены и слабо покрыты эпифитами. Под действием сильных придонных течений слоевища отрываются от субстрата и переносятся по дну, образуя небольшие свалы. Нижний ярус слабо развит и представлен корковыми багрянками.

В ассоциации обнаружен 41 вид, зимой число видов уменьшается до 17 и все они являются многолетними формами. Высокий коэффициент общности между сезонами и высокий удельный вес постоянных видов свидетельствуют о выравненности условий в разные сезоны. Наибольшая биомасса макрофитов — 3,2 кг/м². На сопутствующие виды приходится всего 1–3% от общей биомассы. Годовая продукция низкая — около 300 г/м². Ассоциация характерна для песчаных грунтов с примесью валунов и выходами коренных пород. 40 лет назад эта ассоциация находилась на глубине 18–28 м, в настоящее время она встречается на существенно меньших глубинах, чаще на глубине 12–15 м.

Асс. *Phyllophora crispa* (= *Ph. nervosa*) — неприкрепленная форма. В Черном море было обнаружено несколько пластов неприкрепленной филлофоры, самый знаменитый из них — филлофорное поле Зернова, а также малые поля-пласты в Каркинитском, Джарылгачском, Тендровском, Егорлыкском заливах. Пласты чаще располагаются на ракушечно-песчаных грунтах.

А.А. Калугиной-Гутник [1975 а] выделено у пластообразующей *Phyllophora nervosa* две формы (f. *breviarticulata*, f. *latifolia*) и 4 подформы (subf. *sphaerica*, *latifolia*, *intermedia*, *nana*). Фитоценозы неприкрепленной филлофоры многолетние, монодоминантные, олигосапробные. Флористический состав беден. Раньше запасы и биомассы достигали огромных величин, в частности биомасса могла достигать нескольких кг/м².

Асс. *Phyllophora brodiaei* (= *Coccotylus truncatus*). Фитоценозы простые, сомкнутые, многолетние, монодоминантные, олигосапробные. Филлофора занимает ведущее место в ассоциации. В данном сообществе зарегистрировано 12 видов, но на них приходится всего 3–10% от общей биомассы водорослей. Ассоциация располагалась на Филлофорном поле в зоне скопления мидий на площади 6,4 тыс. км² и занимала всю его центральную и южную часть на глубине 30–50 м. Средняя биомасса в 60–70-е гг. XX в. достигала 1400 г/м². Данные о состоянии этой ассоциации в настоящее время отсутствуют.

Асс. *Phyllophora pseudoceranoides* + *Coccotylus truncatus* (= *Ph. brodiaei*). Фитоценозы двухъярусные, открытые, многолетние, олигодоминантные, олигосапробные. Растительный покров развит слабо, водоросли прикрепленные. Ассоциация отличается богатым флористическим составом (38 видов). Все сопутствующие виды поселяются на слоевищах филлофоры и створках мидий. На них приходилось 15–20% общей биомассы. Ассоциация занимала северо-западную часть филлофорного поля Зернова на площади 1,1 тыс. км² в зоне мидиевого ила на глубине 20–35 м. Средняя биомасса составляла всего 23 г/м². Данные о состоянии этой ассоциации в настоящее время также отсутствуют.

Асс. *Chordaria tenuissima* + *Laurencia obtusa*. Фитоценозы простые, открытые, многолетние, олигодоминантные, олигосапробные. Растительный покров развит слабо, поселяется на отдельных раковинах моллюсков. Средняя биомасса 100–500 г/м². Слоевища водорослей, входящих в данную ассоциацию, имеют форму шаровидных скоплений или рыхлых клубков и перекатываются по дну вместе с подвижным грунтом, так как развиваются на песчаном ракушечнике и венусном песке. Флористический состав ассоциации насчитывает 24 вида, преобладают красные и бурые водоросли. Наибольшее число видов приходится на лето. Ассоциация встречается как у открытых берегов, так и в заливах, преимущественно на глубине 15–20 м и 5–6 м соответственно, между поясом филлофоры и полисифонии.

Асс. *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*. Фитоценозы простые, открытые, многолетние, олигодоминантные, насчитывают 15 видов водорослей. Растения произрастают на значительном расстоянии друг от друга, прикрепляясь к моллюскам и другим беспозвоночным, занимая обширную зону мидиевого ила. У открытых берегов ассоциация развивается преимущественно на глубине 25–30 м, а в бухтах и заливах на глубине 8–10 м, биомасса соответственно равна 100–150 и 300 г/м².

Асс. *Lophosiphonia obscura*. Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, однолетние, олигодоминантные. В ассоциации обнаружено 13 видов макрофитов. Верхний ярус образован высшей водной растительностью, прежде всего *Ruppia spiralis*, и харой. Второй ярус господствует в растительном покрове и представлен красной нитчатой водорослью *Lophosiphonia obscura*. Она покрывает дно почти сплошным ковриком темно-пурпурного цвета. Ассоциация располагается как на каменистом, так и песчаном субстрате в защищенных от прибоя заливах и лагунах на глубине 0–0,3 м. Ассоциация развивается круглый год, с максимумом биомассы летом, в июле.

Асс. *Grateloupia dichotoma* + *Ceramium rubrum*. Фитоценозы простые, сомкнутые, олигодоминантные, мезосапробные, многолетние, с хорошо развитым растительным покровом. Доминант — *G. dichotoma*, субдоминанты в течение года — *C. rubrum*, летом *Ulva rigida*, зимой

Briopsis hypnoides. Всего в ассоциации зарегистрировано 16 видов. Ассоциация приурочена к участкам с сильным прибоем и обитает на границе псевдолиторали и верхней сублиторали. Максимальная биомасса летом, в июле (1300 г/м²), минимальная зимой, в феврале (180 г/м²). Биомасса *G. dichotoma* составляет 50–60% зимой и 90–100% летом от общей биомассы. Этот вид начинает расти в марте и заканчивает в конце августа. Слоевища небольшого размера, но сильно кустистые. Средний возраст растений 3 года.

Асс. *Nemalion helmintoides* + *Laurencia papillosa* (= *Chondrophyucus papillosus*). Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, сезонные летние, олигодоминантные, олигосапробные, со средней степенью развития растительного покрова. Верхний ярус образует *N. helmintoides*. Второй ярус доминирует в растительном покрове и представлен преимущественно *L. papillosa*, а также *Grateloupia dichotoma* и *Enteromorpha compressa*. В ассоциации зарегистрировано 37 видов водорослей. Максимального развития ассоциация достигает в июле. Общая биомасса водорослей колеблется в пределах 300–400 г/м². Ассоциация приурочена к открытым прибойным берегам, к олигосапробным, неопресненным водам псевдолиторали. Зимой на ее месте возникает сцитосифониевая ассоциация.

Асс. *Bangia atropurpurea* (= *B. fuscopurpurea*). Фитоценозы простые, полусомкнутые, сезонные зимние, монодоминантные. Растительный покров развит слабо и представлен в основном только бангией, которая хорошо переносит загрязнение и опреснение, растет на скалах и валунах супралиторали. Биомасса низкая (5–10 г/м²) с максимумом в марте. Летом бангия замещается летней фельдманиевой ассоциацией.

Асс. *Gracilaria gracilis* (= *G. sverrucosa*) + *Nereia filiformis*. Фитоценозы простые, открытые, олигодоминантные, олигосапробные, многолетние, со слабо развитым растительным покровом. Доминант — грацилярия, флористический состав довольно беден (12 видов), общая биомасса низкая (80–120 г/м²). Ассоциация приурочена к устричному ракушечнику на глубине 5–20 м.

Асс. *Porphyra leucosticta* + *Bryopsis plumosa*. Фитоценозы простые, полусомкнутые, сезонные зимние, полидоминантные, поли- и мезосапробные, со средним развитием растительного покрова, развиваются с ноября по май, доминант — порфира. Ядро ассоциации составляют зимние формы, флористический состав включает 18 видов. Биомасса подвержена значительным изменениям от нескольких сотен г/м² до нескольких кг/м². Ассоциация приурочена к загрязненным берегам и располагается мозаично в псевдолиторали и верхней сублиторали до глубины 0,5 м.

Асс. *Lamprothamnium papulosum* + *Chara vulgaris*. Фитоценозы простые, сомкнутые, олигодоминантные, многолетние, с хорошо развитым растительным покровом. Доминирующее положение в ассоциации

принадлежит *L. papulosum*, который приурочен к глубине 0,3–0,9 м, а субдоминант — *S. vulgaris* преобладает на глубине 1,0–1,3 м. Максимального развития ассоциация достигает в июле, минимального в марте, а биомасса колеблется от 500–2700 г/м² летом до 120–300 г/м² зимой. Ассоциация насчитывает 29 видов, распространена в лагунах на илистых и илисто-песчаных грунтах на глубинах 0,5–1,3 м.

Асс. *Lamprothamnium papulosum*. Фитоценозы простые, сомкнутые, многолетние, монодоминантные, с хорошо развитым растительным покровом. В ассоциации обнаружено 33 вида макрофитов. Она приурочена к защищенным и мелководным заливам с илисто-песчаными грунтами и располагается на глубине 0,4–1,0 м. Средняя биомасса в летний период 1,1–1,4 кг/м², максимальная 3,5 кг/м². По данным И.И. Погребняка и П.П. Островчука [1973 а, б], данная ассоциация широко распространена в Тендровском, Егорлыкском и кутовой части Каркинитского залива, а запасы водорослей достигают 434 тыс. т.

Асс. *Chara aculeolata*. Фитоценозы простые, сомкнутые, многолетние, монодоминантные, с хорошо развитым растительным покровом. Хара формирует заросли на илисто-песчаных грунтах в заливах на глубине 1–3 м. В ассоциации обнаружено 32 вида, в том числе неприкрепленная форма *Cystoseira barbata*. Биомасса *Ch. aculeolata* летом в период максимального развития 5–10 кг/м². Запасы хары в заливах северо-западной части Черного моря достигали 1176800 т [Погребняк, Островчук, 1973 а], из них 857 тыс. т в Тендровском заливе и 277 тыс. т в Егорлыкском [Погребняк, Еременко, Островчук, 1973].

Асс. *Zostera marina*. Фитоценозы морской травы — зостеры морской сомкнутые, моно- и олигодоминантные, олиго- и мезосапробные, многолетние, с хорошо развитым травостоем. На разных участках в ассоциации зарегистрировано 59 видов макрофитов, в том числе грацилярия и неприкрепленная форма *Cystoseira barbata*. Видовой состав ассоциации в различных районах моря и в разные сезоны сильно различается.

Максимальное развитие макрофитов ассоциации приходится на летние месяцы, когда биомасса их достигает нескольких кг/м². В зимние месяцы биомасса уменьшается до 0,2–0,4 кг/м². Ассоциация *Z. marina* растет на илисто-песчаных грунтах заливов и бухт на глубине 0,5–15 м (оптимальная глубина 1–5 м). Общие запасы макрофитов данной ассоциации в заливах северо-западной части Черного моря достигали 600 тыс. т [Погребняк, Островчук, 1973 а]. Запасы зостеры морской были определены в Тендровском заливе в 222 тыс. т, а в Егорлыкском в 252 тыс. т [Погребняк, Еременко, Островчук, 1973].

Асс. *Zostera noltii* (= *Z. nana* = *Z. minor*). Фитоценозы простые, монодоминантные, полусомкнутые, многолетние, олигосапробные, степень развития травостоя средняя. Доминант — *Z. noltii*. Как правило,

ассоциация одноярусная, в отдельных случаях становится двухъярусной, когда в ее состав входят *Z. marina* (в бухтах) и *Ectocarpus confervoides* (у открытых берегов). Зостера морская в этом случае образует первый ярус, а эктокарпус — второй, покрывая сплошь дно тинообразной массой.

В ассоциации обнаружено 40 видов макрофитов. Наиболее разнообразный видовой состав и максимальная биомасса приходятся на лето. Биомасса ее колеблется от 0,2 кг/м² у открытых берегов до 1,8 кг/м² в бухтах. Биомасса доминирующего вида составляет 85–90% от общей биомассы. Ассоциация приурочена к песчаным и илисто-песчаным грунтам, к глубинам 0,2–10 м (оптимальная глубина 0,5–1,0 м), плохо переносит опреснение. Ассоциация широко распространена в заливах Черного моря. Запасы этого вида зостеры в заливах северо-западной части Черного моря были определены в 380 тыс. т [Погребняк, Островчук, 1973 а].

Асс. *Potamogeton pectinatus*. Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, многолетние, олигосапробные, с высокоразвитым травостоем. В ассоциации было обнаружено 28 видов макрофитов, в том числе *Gracilaria dura*. Биомасса сильно колеблется, прежде всего от сезона года. Молодые проростки появляются в марте, максимальная биомасса (1,5–6,5 кг/м²) приходится на конец лета, а минимальная на конец зимы. Ассоциация приурочена к сильно заиленным грунтам, глубинам 0,5–1,5 м, к защищенным от прибой лагунам и заливам. Запасы макрофитов ассоциации в Каркинитском и Егорлыкском заливах были определены в 150 тыс. т [Погребняк, Островчук, 1973 а].

Асс. *Ruppia spiralis*. Фитоценозы одно-, двухъярусные, полусомкнутые, олигодоминантные, многолетние, олигосапробные, со средним развитием травостоя. В ассоциации обнаружено 19 видов макрофитов. Максимум развития приходится на конец лета. Биомасса колеблется в среднем от нескольких сотен г/м² до 1 кг/м². Ассоциация приурочена к песчано-ракушечному грунту с примесью гравия, глубинам 0,1–1,0 м и встречается реже, чем ассоциации других морских трав, в заливах и лагунах.

Асс. *Zannichellia majoris* — *Zostera noltii*. Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, олигодоминантные, многолетние, олигосапробные. Эдификатор первого яруса — *Z. majoris*, доминант второго — *Zostera*. Наибольшего развития ассоциация достигает в конце лета, наименьшего в конце зимы. Биомасса колеблется в пределах 0,5–1,0 кг/м². На долю *Z. majoris* приходится 60–65% от биомассы ассоциации. Ассоциация приурочена к илисто-песчаным участкам бухт и заливов, защищенным от волнения, и глубинам 0,2–1,0 м. По данным П.П. Островчука [1973], запасы макрофитов ассоциациям в Каркинитском заливе составляли 10 тыс. т.

Биология, жизненный цикл, продукция, культивирование, восстановление биоценозов промысловых и потенциально промысловых водорослей и морских трав

Цистозира — *Cystoseira* spp.

В Черном море произрастает два вида бурой водоросли цистозира — *Cystoseira barbata* (Good et Wood) Ag. и *C. crinita* (Desf.) Bory, относящиеся к порядку *Fucales*, семейству *Sargassaceae* [Калугина-Гутник, 1973 а] (рис. 10, 11). Черноморские цистозира обладают высокой амплитудой экологической изменчивости. *C. crinita* обитает преимущественно у открытых берегов, а *C. barbata* в более защищенных от прибоя условиях. *C. crinita* в Черном море представлена двумя формами — *f. crinita* и *f. bosphorica*, а *C. barbata* имеет два варианта — *var. barbata* и *var. repens*, в пределах первого варианта выделены две формы — *f. barbata* и *f. hoppii* [Зинова, Калугина, 1974].

Цистозира — самая крупная водоросль в Черном море, средняя длина слоевищ которой составляет 60–70 см, а максимальная — больше 1 м. Она образует у побережья обширные заросли преимущественно на глубине 0,5–10 м на твердых скалистых и каменистых грунтах со средней биомассой 3 кг/м². По биомассе и численности цистозира преобладает на глубинах до 5 м. В сезонной динамике биомассы наблюдается два максимума: весенний (апрель — июнь) и осенний (сентябрь — ноябрь), что связано с интенсивным ростом в эти периоды и массовым развитием репродуктивных органов. Наименьшая биомасса приходится на лето и зиму, когда рост слоевищ замедляется, а большинство ветвей, выросших за весенний и осенний период, опадает.

Цистозира бородатая — *C. barbata* растет в прикрепленном и неприкрепленном состоянии. Прикрепленные слоевища длиной 20–170 см, одиночные, от стволиков отходят многочисленные ветви — основные и адвентивные, иногда образуются боковые стволики. Воздушные пузыри продолговато-овальные, располагаются одиночно или четковидно. У открытых берегов они развиваются слабо и преимущественно в период размножения, а в бухтах встречаются круглый год. Рецептакулы овальные или ланцетовидные, без шипиков, с гладкой, слегка волнистой поверхностью и со стерильным отростком на вершине. *C. barbata var. repens* — неприкрепленная, стелющаяся форма, у которой почти полностью потеряна способность к половому размножению и формированию пузырей. Растения тонкие, длиной 20–80 см, боковые ветви малочисленные. Продолжительность жизни слоевища 10–15 мес. Этот подвид обитает в мелководных бухтах с илесто-песчаным грунтом, на глубине 0,5–3,0 м, входит в состав харовых и зостеровых ассоциаций. Среднее проективное покрытие дна 20–30% [Калугина-Гутник, 1975 а].

Cystoseira crinita образует кусты высотой 10–120 см. От общего основания отходят 1–20 вертикальных побегов (стволиков). Стволики тонкие, гладкие. Воздушные пузыри треугольные, раздутые, с двумя рожками, на которых часто развиваются рецептакулы. Пузыри крупные, одиночные, в большом количестве образуются только на растениях в защищенных и полузащищенных бухтах и очень редко у полуоткрытых берегов. Рецептакулы цилиндрические, с бугристой поверхностью и тупой вершиной без стерильного отростка.

Цистозира размножается половым и вегетативным путем. Органы полового размножения находятся в рецептакулах. На слоевищах цистозиры рецептакулы можно обнаружить круглый год, однако массовое образование органов размножения наблюдается весной, когда процесс размножения выражен наиболее интенсивно, и осенью. Массовое созревание оогониев и антеридиев и выход половых продуктов у растений, обитающих на глубине 0,5–5,0 м, происходит в сжатые сроки в течение 20 дней в апреле – мае, а на больших глубинах он приходится на июнь. В зависимости от температуры воды эти сроки могут смещаться в ту или другую сторону на одну-две недели. Количество рецептакул зависит от возраста слоевища. Первые рецептакулы появляются в конце первого года жизни цистозиры, а наибольшее число рецептакул образуется на растениях в возрасте 3–10 лет. Количество рецептакул зависит и от глубины произрастания. С глубиной уменьшаются число и размеры рецептакул. Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) начинает развиваться у обоих видов одинаково, но в дальнейшем проростки *C. barbata* остаются в вертикальном положении и начинают формировать боковые ветви. Проростки *C. crinita* принимают горизонтальное положение, и на их верхней стороне образуются бугорки, которые при последующем развитии дают группу вертикальных побегов (стволиков).

Особенности роста и развития цистозиры изучали ряд исследователей [Сабинин, Шапова, 1954; Калугина-Гутник, 1973 а, 1974 б, 1975 а; Громов, 1978, 1985; Блинова, Сабурин, 1999, 2005 а; Блинова, Сабурин, Беленикина, 1991].

Рост цистозиры продолжается круглый год [Калугина-Гутник, 1974 б, 1975 а]. В декабре и январе он замедляется, а достигает своего максимума в мае. За весенний период на одном слоевище вырастает 5–7 боковых ветвей. Летом темп роста слоевища цистозиры замедляется. В это время происходит массовый опад ветвей, выросших весной. Осенью темп роста повышается, но он никогда не достигает весеннего уровня.

За осень у вершины стволика вырастает 4–5 боковых ветвей, из них две-три к началу зимы заканчивают рост и в декабре опадают. На пеньках опавших основных боковых ветвей возникают новые, адвентивные ветви, которые короче основных, но по массе они не уступают основным ветвям, так как их больше: от 2 до 9 у *C. barbata* и от 2 до 3 у

C. crinita на каждом пеньке. На одном растении в среднем может образоваться у *C. barbata* 11 основных и 30 адвентивных ветвей, а у *C. crinita* 11 и 18 ветвей соответственно. Удельная продукция первого вида — 1,8, а второго — 2,5. Стволик у цистозеры многолетний, а возраст боковых ветвей 4–6 мес. На стволике выделяются две зоны с близко расположенными (на расстоянии 1–3 мм) и разреженными (с интервалом 2–5 мм) боковыми ветвями [Сабинин, Щапова, 1954; Калугина-Гутник, 1974 б]. Смена укороченной зоны на удлиненную происходит в январе, удлиненной на укороченную в августе. Сумма длин укороченной и удлиненной зон составляет линейный прирост стволика за 1 год. Средний годовой прирост стволиков равен 24–28 мм.

Основные заросли цистозеры сосредоточены на твердых грунтах на глубине 0,5–6 (10) м. Средняя биомасса цистозеры в 60–70-е гг. составляла 3,4 кг/м². В сезонной динамике биомассы существуют два максимума: весенний (апрель — июнь), когда биомасса достигает 7 кг/м², и осенний (октябрь — ноябрь) — 4 кг/м². Наименьшая биомасса приходится на август (около 2 кг/м²) и январь (2,8 кг/м²). Наиболее высокая биомасса отмечена у цистозеры, растущей у полузащищенных и открытых берегов [Калугина-Гутник, 1974 б].

Различия в развитии цистозеры в Новороссийской бухте зависят от степени загрязнения вод. В районе сброса очищенных балластных вод средняя годовая биомасса (1,96 кг/м²) в 2 раза ниже, чем там, где такого сброса нет (3,67 кг/м²). Наблюдается разница и в средней длине слоевищ — 27,1 и 35,5 см соответственно [Громов, 1978].

С.Е. Завалко [1983] было изучено влияние на популяцию цистозеры подвижности воды, которая является важным экологическим фактором со сложным, многосторонним действием. Молодые слоевища цистозеры процветают при высокой, а зрелые и старые растения при умеренной подвижности воды. Пик плотности популяции находится в зоне высоких, а максимум ее биомассы — в зоне умеренных значений этого градиента. Большая экологическая значимость подвижности воды свидетельствует о необходимости учета ее действия.

Изучена скорость роста слоевищ цистозеры и восстановления ее фитоценозов после срезания или полного удаления слоевищ с твердого субстрата [Блинова, Сабурин, Беленикина, 1991; Блинова, Сабурин, 1999]. Восстановление фитоценозов цистозеры происходит, как правило, через 2,0–2,5 года, когда биомасса и индекс поверхности фитоценоза (ИПФ) достигают величин, характерных для климаксовых фитоценозов цистозеры.

Столь быстрое восстановление биомассы многолетней доминирующей бурой водоросли Черного моря — цистозеры происходит за счет как ее исключительно высокой регенеративной способности, причем регенерация идет от оставшихся после срезания или полного удаления слоевищ, стволиков, подошв и даже фрагментов подошв, так и появле-

ния новых растений из зигот. Наблюдения за ростом регенерирующих стволиков после их обрезания в разные сезоны показали, что при весеннем срезании стволика кущение и рост идут более интенсивно.

Кроме того, хотя средняя продолжительность жизни цистозиры 8–10 лет, она может достигать возраста 15 лет и более [Калугина-Гутник, 1974 б; 1975 а]. Однако основная биомасса приходится на боковые веточки, продолжительность жизни которых всего 3–4 (6) мес., поэтому 2–3-летние слоевища и слоевища 10–15 лет имеют близкую биомассу. В то же время в восстанавливающихся фитоценозах плотность цистозиры выше, чем в климаксовых, что также способствует быстрому восстановлению биомассы и ИПФ. Восстанавливающиеся фитоценозы отличаются от климаксовых в основном возрастным составом популяции цистозиры.

Рост и выращивание цистозиры — *Cystoseira barbata* на твердом субстрате на глубине 0,5–1,0 м в районе Новороссийской биологической станции в 1977–1981 гг. изучал В.В. Громов [1985]. Многолетние опыты по выращиванию цистозиры на твердом субстрате позволили установить принципиальную возможность ее культивирования у побережья Северного Кавказа. Размножение этого вида начинается в массовом масштабе в апреле — мае при температуре воды 12 °С и продолжается 7 мес., затухая к осени. Зиготы разносятся в радиусе 380–450 м. Они хорошо прикрепляются к шероховатым поверхностям: бетону, пенопласту, дереву и т.п. В возрасте 3 лет длина талломов достигает 0,5–0,6 м, биомасса 4–6 кг/м². С этого времени можно рекомендовать добычу цистозиры.

Филлофора — *Phyllophora* spp.

В Черном море произрастает четыре вида филлофоры: *Phyllophora crispa* (Huds.) P.S. Dixon = *Ph. nervosa* (DC.) Grev., *Coccotylus truncatus* (Pallas) M.J. Wynne et J.N. Heine = *Ph. brodiaei* (Turn.) J.Ag., *Ph. pseudoceranoides* (Gmel.) Newr. et A.R.A. Tayl., *Ph. membranifolia* (G. et W.) J/Ag.

Phyllophora nervosa является эндемиком Средиземноморского бассейна и широко распространена в Черном и Средиземном морях. Остальные три вида типичны для флоры Северной Атлантики, в Средиземном море не произрастают, а в северных морях обитают на малых глубинах (0,5–8 м), в то время как в Черном море они приспособились к большим глубинам (20–50 м), где их нормальное существование как форм холодноводного происхождения обеспечивается постоянной круглогодичной температурой воды в пределах 6–10 °С.

Phyllophora nervosa (во всех опубликованных работах приводится это название, а не *Phyllophora crispa*) — филлофора ребристая отличается высокой пластичностью и экологической изменчивостью, прежде всего под влиянием глубины обитания (рис. 12).

Слоевища филлофоры высотой 2–50 см растут в прикрепленном и неприкрепленном состоянии. У прикрепленной формы есть дисковидная подошва, от которой отходит цилиндрический ствол, переходящий в пластинчатую часть, состоящую из сегментов продолговато-овальной формы. Этот вид размножается тремя способами: половым, бесполом и вегетативным.

Половое размножение осуществляется карпоспорами, развивающимися в цистокарпах, которые образуются на пролификациях, снабженных ножкой. Они появляются в декабре по краям молодых сегментов, выросших за весенний период. Созревание и выход карпоспор происходит в марте. Половое размножение характерно для прикрепленной формы и отсутствует у неприкрепленной формы филлофоры. Бесполое размножение встречается редко. Неприкрепленная форма филлофоры ребристой утратила способность к половому и бесполому размножению и размножается исключительно вегетативным способом.

Филлофора — водоросль многолетняя с апикальным ростом. На слоевищах образуется два типа сегментов: основных, берущих начало от центральной жилки, и дополнительных (пролификаций), возникающих по краям пластины. Большинство основных сегментов сохраняются на слоевище несколько лет, а пролификации довольно быстро разрушаются и наиболее обильны у прикрепленной формы. Молодые сегменты появляются в феврале. С апреля по июнь они активно растут и имеют ярко-малиновый цвет. В августе рост сегментов приостанавливается и происходит только их утолщение и потемнение. В конце сентября появляются новые сегменты, которые заканчивают свой рост в декабре. Годовой линейный прирост слоевища складывается из двух сегментов — весеннего и осеннего, причем весенний рост преобладает над осенним. Средний годовой прирост длины слоевища в среднем равен 30–35 мм [Калугина-Гутник, 1975 а; Каминер, 1977, 1980].

Накопление органической массы происходит круглый год, но преимущественно в конце весны — начале лета (8,4% от массы слоевища) и осенью (5,87%). Среднегодовой прирост массы прикрепленной филлофоры равен 14,27%. За счет опадения пролификаций и в результате отламывания основных сегментов филлофора теряет в среднем 30% органической массы в год.

Возраст слоевищ филлофоры лучше определять по количеству сегментов, расположенных вдоль главной оси, поделенному пополам. В возрасте от 1 до 3 лет масса слоевища увеличивается незначительно, так как они образуют мало боковых ветвей. У растений более старших возрастных групп общая масса слоевища быстро увеличивается, а у растений 10 лет и старше легко обламываются длинные боковые ветви, что приводит к значительной потере биомассы.

Отношение массы молодых сегментов к массе старой части слоевища, наоборот, с возрастом уменьшается с 70% (в возрасте 2 лет) до 15% (в возрасте 7 лет). По данным А.А. Калугиной-Гутник [1974 б], удельная продукция филлофоры ребристой равна 0,3.

Культивирование неприкрепленных форм *Phyllophora nervosa* (f. *breviarticulata* (шаровидная) из Джарылгачского залива и f. *latifolia* с филлофорного поля Зернова) — филлофоры ребристой на поводцах в толще воды на глубине 0,5–7 м вели в течение 3 лет (1983–1985 гг.) в Джарылгачском заливе в северо-западной части Черного моря [Блинова, Каминер и др., 1987; Блинова, Тришина, 1987].

Величина продукции филлофоры зависела от сезона года, многолетних колебаний температуры, глубины. Оптимальной для роста филлофоры в заливе является глубина 1–4 м. Продукция филлофоры за теплый период с апреля по октябрь на оптимальных глубинах составляла в разные годы от 0,7 (в аномально холодный 1985 г.) до 2,0–2,5 кг/кг. Продукция отдельных слоевищ филлофоры в 2–3 раза и более превышает среднюю продукцию. Отбирая наиболее быстро растущие растения и создавая оптимальные условия для их роста, можно существенно повысить биопродуктивность филлофоры. Существенной проблемой при культивировании филлофоры в море является сильное обрастание слоевищ мидиями, баянусами, гидроидами, полихетами, губками, асцидиями.

Рост двух форм *Phyllophora nervosa* (шаровидной, неприкрепленной из Джарылгачского залива и прикрепленной с каменистых грунтов Судакского залива) на поводцах изучали в Судакском заливе (Крым) на глубине 0,5–11 м. Различий в скорости роста на разных глубинах и у разных форм не отмечено. Скорость роста изменялась в разные сезоны года и в теплое время года составляла в среднем 0,65–0,89% в сутки, а максимально 1,4–1,9%.

Филлофора обрастала эпибионтами и эпифитами (гидроиды, мидии, баянусы, зеленые водоросли), но обрастателей было существенно меньше, чем при выращивании в Джарылгачском заливе. Сама филлофора служит прекрасным субстратом для оседания и роста мидий, а вся система в целом может быть использована в качестве биофильтра в местах сброса сточных вод [Блинова, Тришина, 1987].

Phyllophora brodiaei — филлофора броди относится к арктическо-бореальным видам и обитает в северо-западной части Черного моря на филлофорном поле Зернова на глубине 30–45 м. Этот вид имеет хрящеватые слоевища, прикрепленные к субстрату, чаще к створкам мидий, подошвой и образует кусты длиной 3–60 см, чаще 30–40 см, которые почти лишены эпифитов. Растения имеют длинный округлый стебелек, который к вершине уплощается и превращается в пластину, по краям которой часто развиваются пролификации с нематециями.

Размножение *Ph. brodiaei* отличается от остальных видов филлофоры. У этого вида известны тетраспоры и спермации, а цистокарпы отсутствуют. Макроскопические растения этого вида являются гаметофитами, а развивающиеся на них нематеции с тетраспорами — спорофитами. Нематеции были обнаружены весной и осенью. Рост начинается весной в основном от вершины верхнего яруса. Наиболее интенсивный рост

происходит летом, и к сентябрю все молодые побеги заканчивают свой рост и достигают в длину 40–100 мм.

Побеги, выросшие за лето, отличаются более светлой окраской и пластичностью. По краям пластин образуются многочисленные нематодии. Ярусная структура одновозрастных побегов позволяет достаточно легко определять возраст растений. Средний линейный годовой прирост составляет 70 мм, средняя годовая продукция — 25% от общей массы слоевища. Средний возраст популяции этого вида филлофоры — 4 года, максимальный — 10 лет.

В 50–60-е гг. XX столетия этот вид занимал 60% филлофорного поля Зернова в районах, где проходят холодные течения [Щапова, 1954; Калугина, Лачко, 1966]. Запасы филлофоры броди тогда были определены почти в 1,5 млн т [Калугина, Лачко, 1968; Калугина-Гутник, 1974 б, 1975 а]. Однако уже в начале 80-х гг. XX в. этот вид потерял промысловое значение, так как на более чем 75% занимаемой им площади биомасса исчислялась граммами [Каминер, 1986]. Данные о состоянии запасов филлофоры броди в настоящее время отсутствуют.

Еще два вида филлофоры, приведенные выше, промыслового значения не имеют.

Грациллярия — *Gracillaria* spp.

Последние исследования рода *Gracilaria* (рис. 13) в Черном море [Миронова, 2005] подтвердили правомерность выделения Н.Н. Ворониным двух видов грациллярии (*G. verrucosa* (Huds.) Papenf. = *G. gracilis* (Stackhouse) Steentoft, L.M.Irvine et Farnham, *G. dura* (C. Ag.) J. Ag.), которые позднее были объединены в один вид — *G. verrucosa* [Калугина, Миронова, 1985]. У этих двух видов грациллярии описано по одной прикрепленной и по две неприкрепленные формы [Миронова, 2000 а, б]: *Gracilaria verrucosa* f. *verrucosa* (прикрепленная), f. *procerima*, f. *lycopodioides* (неприкрепленные) и *G. dura* f. *dura* (прикрепленная), f. *multiramosa*, f. *urvillii* (неприкрепленные). Оба вида и их формы характеризуются высокой изменчивостью. Ревизия рода *Gracilaria* продолжается.

Слоевища *G. dura* красно-пурпурные, упругие, жесткие, мясисто-хрящевидные, ствол и боковые ветви довольно толстые, грубые, при тупленных у вершины, с наиболее развитыми ветвями 3–4 порядков. Талломы *G. verrucosa* зеленовато-коричневые, мягкие, часто вялые, с длинными, тонкими, нитевидными боковыми ветвями, сужающимися к вершине, с наиболее развитыми ветвями 1–2 порядков, длина ветвей всех порядков в 1,5 раза меньше, чем у *G. dura*.

Прикрепленные формы грациллярии приурочены к зоне ракушечника у открытых берегов и распространены на глубинах от 3 до 30 м, чаще на глубине 7–15 м. Неприкрепленные формы преимущественно являются сопутствующими видами в фитоценозах морских трав в мел-

ководных заливах и бухтах, предпочитают илисто-песчаные донные осадки и распространены на глубине 3–8 м.

У прикрепленных форм обоих видов грацилляррии наибольшие значения линейных размеров ветвей, средних длины и массы слоевищ, степени кущения и биомассы зарегистрированы летом, а наименьшие — в зимне-весенний сезон. У прикрепленных форм грацилляррии существует одна генерация в год. У неприкрепленных форм обоих видов установлен двухвершинный характер сезонных изменений биомассы, интенсивности кущения, длины и массы слоевищ, с максимумом весной и осенью. Длина талломов больше у неприкрепленных форм. Наибольшая вариабельность характерна для форм грацилляррии жесткой — *G. dura*.

Прикрепленные формы обоих видов являются доминантами или субдоминантами в фитоценозах *Gracilaria dura* + *Nereia filiformis* и (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica*, а неприкрепленные формы — содоминантами в фитоценозах морских трав (*Zostera marina* + *Potamogeton pectinatus*).

Биомасса грацилляррии в Черном море небольшая и изменяется от нескольких г/м² до сотен г/м². Наиболее высокие биомассы грацилляррии обнаружены в фитоценозе морских трав. Запасы грацилляррии небольшие. В Казачьей и Новороссийской бухтах, вместе взятых, запас грацилляррии составляет всего 100 т. За период с 1978 по 1987 г. в связи с увеличивающимся загрязнением прибрежных вод нижняя граница распространения грацилляррии поднялась с 10–15 до 3–10 м, а также значительно уменьшились показатели длины и массы слоевищ [Миронова, 2005]. Небольшие запасы грацилляррии не позволяют рекомендовать ее для промысла.

Существует довольно широкая практика культивирования грацилляррии в ряде стран в экстенсивной, реже в интенсивной культуре. Ряд экспериментов по культивированию грацилляррии был проведен в лабораторных и морских условиях Черного моря [Калугина-Гутник, Миронова, 1987 а, б; Калугина-Гутник, Миронова, Полищук, 1987; Миронова, 2005; Силкин, Миронова, 2005].

Установлено, что основным фактором, определяющим рост грацилляррии при интенсивном культивировании, является температура среды. Температурный оптимум роста слоевищ грацилляррии находится в пределах 18–23 °С. При этих значениях температуры и освещенности 240–320 мкЕм²с⁻¹, в отсутствие лимитирования по азоту и фосфору, удельная скорость роста талломов достигает 0,023–0,041 сут⁻¹. Максимальная удельная скорость роста талломов (0,11 сут⁻¹) отмечена при температуре среды 23 °С и интенсивности света 320 мкЕм²с⁻¹. В условиях интенсивного выращивания накопление массы слоевищ происходит преимущественно за счет кущения, т.е. образования ветвей более высоких порядков.

Рост грациллярии в Казачьей бухте около Севастополя изучали с июня по ноябрь в зависимости от глубины (3 и 6 м) при выращивании на поводцах. Наиболее благоприятной является глубина в 6 м. Наибольшая масса пришлась на сентябрь и октябрь при прикреплении фрагментов через 5 см. Максимальный урожай получен за 4 мес. — 92 г/м поводца [Калугина-Гутник, Миронова, 1987].

Однако до сих пор нет инструкции по культивированию грациллярии в Черном море, а также отсутствуют расчеты, насколько экономически целесообразно выращивать ее в этом регионе.

Ульва (морской салат) — *Ulva rigida*

Согласно данным К.Л. Виноградовой [1974], в Черном море обитает только один вид ульвы — *Ulva rigida*. Ag. — ульва жесткая. Слоевище ульвы представляет собой простую или лопастную пластину, размеры которой варьируют от 2–10 см у открытых берегов до 1–3 м в защищенных бухтах. Оно прикрепляется к грунту с помощью базального диска, а на мелководьях защищенных бухт растет в неприкрепленном состоянии.

Вид размножается половым, бесполом и вегетативным способами. Вегетативное размножение у прикрепленной формы происходит путем прорастания клеток базального диска и образования дополнительных побегов, а у неприкрепленной формы путем фрагментации пластины слоевища. Для ульвы характерна правильная смена изоморфных гаметофита и спорофита.

Наиболее интенсивное размножение происходит весной и летом. Созревание зооспор и гамет и их выход связаны с фазами луны и происходят каждые 12 дней в полнолуние и новолуние, при этом происходит разрушение и отмирание фертильной части пластины и снижение массы слоевища. Они прорастают без периода покоя. Для ульвы характерны интеркалярный и диффузный рост, почти каждая клетка способна к делению. Базальный диск слоевища многолетний, а возраст большей части пластины 1,0–1,5 мес. [Калугина-Гутник, 1975 а]

Ulva rigida — эврибионтный вид. Относится к мезосапробной группе организмов. Растет как при сильной, так и при пониженной освещенности, при значительном колебании солености и прибойности. Она обладает высокой адаптационной способностью к различным экологическим условиям. Ульва образует самостоятельные фитоценозы только в защищенных и полужащищенных условиях при сильном загрязнении, в том числе канализационными стоками. С уменьшением загрязнения ульва играет роль субдоминанта в асс. *Cystoseira barbata* — *Ulva rigida*. При дальнейшем снижении загрязнения она становится сопутствующим видом в других фитоценозах.

У прикрепленной формы ульвы максимальная величина численности и биомассы приходится на июнь — июль, а минимальная — на декабрь — март. У неприкрепленной формы два максимума биомассы — в мае и ноябре, а летний минимум биомассы связан с массовым отмиранием слоевищ из-за сильного прогрева воды в бухтах. В снижении биомассы у обеих форм ульвы в зимние месяцы решающую роль играют усиливающиеся шторма, срывающие и разрушающие растения.

Быстрый рост таллома, высокая удельная продукция, большое количество периодически продуцируемых клеток для полового и бесполого размножения и легкость, с которой они осваивают различные искусственные субстраты, указывают на то, что черноморская ульва может быть рекомендована для культивирования. Популяции гаметофитов приурочены к мелководным участкам (0,1 м), а спорофиты к более глубоководным (2—10 м). Размножение идет круглый год с максимумом в июле — августе. Для формирования биоценозов ульвы наиболее благоприятны полузащищенные и защищенные участки при наличии источников питательных и стимулирующих веществ [Калугина-Гутник, 1975 а; Калугина-Гутник, Иванова, 1979].

Получены данные о биомассе, продукции и химическом составе слоевищ ульвы в различных регионах Черного моря [Бойко и др., 1978]. Этот вид имеет высокую продукцию, рост идет круглый год, но неравномерно. За июль масса талломов увеличилась в 10 раз. Максимальная величина суточной продукции зарослей прикрепленной формы ульвы была в июне — 88,2 г/м², а неприкрепленной в мае — 55,5 г/м². Самые низкие показатели продукции у обеих форм наблюдали в декабре — 6,1 и 1,9 г/м² в сутки соответственно. Прирост биомассы за 10—11 мес. превышал среднюю годовую биомассу, равную около 600 г/м², у прикрепленной в 17,1, а у неприкрепленной формы в 14,1 раза.

Изучены эколого-физиологические показатели метаболизма ульвы. Рассчитана зависимость основных показателей метаболизма (прирост биомассы, фотосинтез, дыхание, потребление РОВ, содержание пигментов) от ведущих факторов среды: освещенности, концентрации неорганического N, P и РОВ. При высоком уровне освещенности (1000 люкс) и увеличении концентрации неорганического азота и фосфора увеличиваются фотосинтез и прирост биомассы. При низком уровне освещения увеличению массы ульвы способствуют снижение темнового дыхания примерно вдвое, увеличение потребления РОВ на 40—60% и увеличение содержания пигментов в 1,6—2,9 раза [Коротков, 1988; Коротков, Холодов, Поповичев, 1986].

Ульва является довольно стойкой к нефтяному загрязнению. Высокая адаптационная способность ульвы к различным видам загрязнения при прогрессирующем антропогенном воздействии приведет к расширению зарослей *Ulva rigida* в Черном море.

Энтероморфа (кишечница) — *Enteromorpha*

Энтероморфа — *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link., так же как и ульва, в прибрежной части Черного моря в районах сброса хозяйственно-бытовых стоков имеет высокую биомассу. Она интенсивно растет как на естественных, так и на искусственных субстратах (горизонтальных бетонных плитах и вертикально подвешенных канатах). Удельная скорость роста энтероморфы составляет $0,10-0,25 \text{ сут}^{-1}$, т.е. время оборота биомассы составляет от 4 до 10 сут. Урожай у этого вида за 1 мес. может составить от 60 до 120 т/га [Парчевский, Рабинович, 1988, 1989].

Энтероморфа, так же как и ульва, при создании искусственных плантаций для ее выращивания и при регулярном снятии урожая может служить для удаления из эвтрофированной морской воды азота, фосфора, тяжелых металлов и других загрязнителей и получения полезной биомассы. С сырой биомассой энтероморфы, равной 500 т, можно извлечь из моря от 0,5 до 4 т азота, от 50 до 100 кг фосфора. Эта масса содержит около $3 \cdot 10^8$ ккал, что эквивалентно 40–50 т условного топлива. Из энтероморфы, как и из ульвы, можно получать корма, удобрение, биотопливо.

Морские травы — *Zostera* spp.

Среди морских трав в Черном море наибольший интерес представляет zostера, или взморник (рис. 14). Это цветковое растение является как ведущим компонентом ряда биоценозов, играющих существенную роль в общем круговороте веществ в прибрежной зоне, так и промысловым объектом. Здесь обитает два вида: zostера морская — *Zostera marina* L. и zostера малая — *Z. noltii*. Оба вида произрастают в защищенных от прибоя условиях в большинстве заливов и бухт на песчаных, песчано-илистых и песчано-ракушечных грунтах.

Надземная часть, т.е. листья, zostеры морской достигает в длину 1,0–1,5 м, а zostеры малой — до 30–40 см. Рост растений не прекращается на протяжении всего года, замедляясь в осенне-зимнее время, и достигает максимума весной и летом. Наибольшая средняя длина вегетативных побегов приходится на май, а биомасса — на август, что обусловлено интенсивным продуцированием новых листьев в летний период. Генеративные побеги достигают наибольшей длины и массы в мае.

Подземное корневище активно растет на 15–20 см в год, нарастает вершиной и ветвится. С помощью корневищ происходит вегетативное размножение. У zostеры преобладает вегетативное размножение. Генеративных побегов образуется сравнительно мало. Максимальная биомасса приходится на июль — сентябрь. В конце августа завершается активный рост zostеры. Массовый сброс листьев и вынос их на берег происходит в сентябре — октябре (рис. 15).

Биомасса и продукция существенно изменяются в зависимости не только от сезона, но и от разных экологических условий и разных лет. Годовая продукция zostеры морской колебалась от 600 до 2500 г/м², а удельная продукция, или коэффициент Р/В, — от 1,2 до 3,7. Аналогичные показатели для взморника малого: 300–550 г/м² и Р/В — от 1,5 до 3,3 [Куликова, 1979; Куликова, Иванова, 1974; Куликова, Колесникова, 1976; Мильчакова, 1988].

Общие запасы макрофитов в ассоциации zostеры морской в заливах северо-западной части Черного моря были определены в 600 тыс. т, zostеры малой — в 380 тыс. т [Погребняк, Островчук, 1973 а].

Значительные заросли zostеры были обнаружены в Каркинитском и Джарылгачском заливах от уреза воды до глубины 6–8 м. Существенный урон зарослям zostеры наносит промышленная заготовка песка и ракуши [Каминер, 1981].

Запасы промысловых водорослей и трав

В публикациях А.А. Калугиной-Гутник [1974 а, 1987] приводятся данные о сырьевых растительных ресурсах Черного моря. Согласно исследованиям, проведенным в 60-е гг. XX в., сырьевые ресурсы неприкрепленных, пластообразующих видов филлофоры достигали: неприкрепленной формы филлофоры ребристой — *Phyllophora nervosa* на поле Зернова и в Каркинитском заливе 4,9 млн т, филлофоры броди — *Phyllophora brodiaei* — 1,5 млн т; запасы прикрепленной формы филлофоры ребристой не были изучены. Запасы двух видов цистозирры — *Cystoseira crinita* и *C. barbata* были определены в 2 млн т, харовых водорослей в 1,6 млн т, морских трав в 1,3 млн т, из последних 1,1 млн т приходились на два вида zostеры — *Zostera* spp., остальных видов — 2 млн т. Общая биомасса макрофитов у побережья бывшего СССР достигала, по этим данным, 12 млн т.

По данным С.А. Зернова [1909], на пласте, названном его именем, — филлофорное поле Зернова запасы филлофоры были определены в 10 млн т. Н.В. Морозова-Водяницкая [1948] приводит ту же цифру запасов по результатам исследований 1930–1940 гг. Карта распределения видов филлофоры на филлофорном поле Зернова была впервые приведена Т.Ф. Щаповой [1954], а запасы были оценены в 5,5 млн т. В 60-е гг. XX в. запасы филлофоры на филлофорном поле были равны 4,1 млн т [Калугина, Лачко, 1966, 1968].

В Каркинитском заливе имелись три «малых поля» пластообразующей филлофоры, с общим запасом 798 тыс. т [Калугина, Куликова, Лачко, 1967; Каминер, 1981], а по данным, полученным в начале 70-х гг., запасы филлофоры составляли 320 тыс. т [Погребняк, Еременко, Островчук, 1973].

В Тендровском заливе запасы пластообразующей филлофоры были определены в 78 тыс. т, в Егорлыкском заливе — в 6 тыс. т, в районе Евпатории — в 75 тыс. т [Калугина-Гутник, 1975 а; Калугина-Гутник, Куликова, 1974; Калугина, Куликова, Лачко, 1967]. Запасы филлофоры на поле Зернова в 1984 г. снизились до 420 тыс. т, в 1994 г. до 100 тыс. т, а в 2000 г. до 6 тыс. т [Мильчакова, 2001]. Такое исключительное явление природы, как филлофорное поле Зернова, практически исчезло.

Современные данные о состоянии запасов пластообразующей филлофоры на пластах в Черном море отсутствуют. В настоящее время запасы фитобентоса уменьшились на порядок и более, а в некоторых случаях, как и в случае со знаменитым филлофорным полем Зернова, водоросли практически полностью исчезли. В 3 раза снизились биомасса и площадь зарослей zostеры в северо-западной части моря. В то же время в связи с эвтрофикацией прибрежных вод биомасса зеленых водорослей, в частности ульвы, увеличилась в 3 раза, а занимаемая ею площадь в 10–12 раз [Калугина-Гутник, 1987].

В настоящее время основной промысловой водорослью Черного моря является бурая фукусовая водоросль цистозира — *Cystoseira* spp., которая предпочитает участки с хорошими водообменом, освещенностью и твердым субстратом. На наиболее гидродинамически активных участках на гребнях скальных гряд развивается преимущественно *Cystoseira crinita*. Основным субстратом для прикрепления цистозир у северо-кавказского берега служат скальные гряды бенча (абразивная платформа). Цистозира заселяет преимущественно вершины гряд — гребни, где проективное покрытие достигает 100%, а биомасса в 4 раза больше, чем в средней части гряды [Вилкова, 2005, 6].

Основная масштабная съемка запасов промысловой бурой водоросли — цистозир вдоль всего побережья Черного моря бывшего СССР была выполнена в 60-е гг. XX в. А.А. Калугиной-Гутник [1964, 1968, 1975 а]. Согласно этим данным, заросли цистозир распространяются неравномерно и тесно связаны с наличием твердых грунтов. У Кавказского побережья от Анапы до Геленджикской бухты заросли цистозир располагались на глубине 0,5–20 м. Средняя ширина зарослей достигала 1,5 км, в отдельных случаях до 3 км, средняя биомасса 2,9 кг/м², занимаемая площадь 97 км, запасы 280 тыс. т. В Новороссийской бухте средняя биомасса цистозир 4,9 кг/м², площадь зарослей 11 км², а запасы были оценены в 54 тыс. т. Основная часть запасов цистозир приходилась на район Туапсе — Геленджик, где площадь зарослей достигала 164 км², средняя биомасса 3,3 кг/м², а запасы 540 тыс. т.

Выше приведены только районы, где были обнаружены основные заросли цистозир у кавказского побережья Черного моря. Общие запасы цистозир в этом регионе были определены в 1050 тыс. т и располагались на площади 357 км². Основные запасы цистозир (93%)

были сосредоточены у берегов Северного Кавказа, остальная часть (7%) приходилась на участок Гантиади — Батуми.

У берегов Крыма заросли цистозирры росли на площади 246 км², средняя биомасса 2—3 кг/м², общая биомасса была равна 688 тыс. т. Основные запасы были сосредоточены в районах Феодосия — м. Плака (129 тыс. т), м. Херсонес — с. Береговое (190 тыс. т), Евпатория — м. Тарханкут (163 тыс. т), м. Тарханкут — м. Каменный (112 тыс. т). По подсчетам А.А. Калугиной-Гутник [1975 а], общие запасы цистозирры составляли у побережья бывшего СССР около 2 млн т.

В 2003—2005 гг. лабораторией прибрежных исследований ВНИРО были проведены работы по оценке запасов цистозирры у российских берегов Черного моря с применением водолазной методики и дешифрирования аэрофотоснимков береговой зоны [Вилкова, 2005 а, б] (рис. 16). В настоящее время нижняя граница пояса цистозирры проходит обычно на глубине 9 м, а у юго-восточного побережья она поднимается на глубину 5—6 м. Подъем нижней границы пояса цистозирры в последние 10—20 лет отмечали многие исследователи, что связано прежде всего с уменьшением прозрачности прибрежных вод.

Промысловые заросли цистозирры находятся в районах с твердыми грунтами, хорошей освещенностью и хорошим водообменом. Наибольшая биомасса цистозирры обнаружена на глубине 1—6 м в районе от Анапы до Туапсе, где проективное покрытие в среднем составляет 50%, биомасса 1,5—3,0 кг/м², а на вершинах скальных гряд при проективном покрытии 100% биомасса увеличивается до 10 кг/м². В южной части района основные заросли расположены на глубине 1—4 м. Водорослевые поля четко отображаются на аэрофотоснимках. Глубина видимости на аэрофотоснимках составляла примерно 6 м. Нижняя граница зарослей уточнялась водолажным методом. На аэрофотоснимках разреженных зарослей цистозирры завьшается ее проективное покрытие за счет развития бурой водоросли кладостефус — *Cladostephus verticillatus*. Протяженность береговой линии российской части Черного моря более 400 км, а общая протяженность участков подводного берегового склона, где отмечаются поля цистозирры, составляет приблизительно 220 км. Выделены два района с существенной разницей в положении нижней границы основных зарослей цистозирры, проективном покрытии и биомассе.

Первый район — от м. Анапский до Архипо-Осиповки. Протяженность этого участка около 120 км, средняя ширина полей цистозирры 200—300 м, средняя биомасса 2 кг/м², а общие запасы цистозирры 60 тыс. т. Второй район — от Архипо-Осиповки до м. Видный (Хоста) — имеет длину около 100 км, ширина зарослей примерно 100—150 м, заросли прерываются полями песка. Общие запасы цистозирры на этом участке 25 тыс. т.

По экспертной оценке, в настоящее время общие запасы цистозирры у российских берегов Черного моря составляют около 85 тыс. т [Вил-

кова, 2005 б]. Близкая величина запасов цистозеры — 100 тыс. т приведена в работе О.В. Maximova, N.A. Moruchkova (Mitjaseva) [2005].

На основании полученных данных о скорости восстановления зарослей цистозеры после срезания слоевищ или полного их удаления вместе с подошвой даются рекомендации по ее промышленным заготовкам [Блинова, Сабурин, 1999]. На одном и том же участке цистозеру можно заготавливать один раз в три года, оставляя 30–40% растений. Цистозеру следует добывать весной и в начале лета до наступления массового опадения боковых веточек с пузырями и рецептакулами, на которые приходится основная биомасса, преимущественно на глубине 0,5–2,0 м. На этих глубинах идет наиболее быстрое восстановление зарослей цистозеры, водоросли имеют лучший товарный вид и они наиболее доступны для промысла.

Ждать окончательного выхода репродуктивных клеток для начала промысла не следует, так как это приведет к значительной потере биомассы, а репродуктивный потенциал цистозеры очень высок. Объем допустимого улова (ОДУ) у российского побережья Черного моря, исходя из последних данных о запасе цистозеры, может достигать порядка 10 тыс. т.

Как видно из вышеприведенных данных, запасы цистозеры в Черном море снизились за последние 40 лет на порядок (более чем в 10 раз) за счет как сокращения ширины зарослей, так и уменьшения проективного покрытия и биомассы. Однако не исключено, что такая большая разница в оценке запасов возникла также из-за отличий в методике их учета.

По данным АзНИИРХ [Шевченко, 2005], запасы растительного сырья в Черном море у берегов России достигают 800 тыс. т. Средняя биомасса макрофитов 2,5–3,0 кг/м², однако не уточняется, какими видами, в каком соотношении образована эта биомасса.

Роль макрофитов в экосистеме

Водоросли-макрофиты Черного моря не только представляют интерес как сырье для переработки, но и оказывают большое влияние на экологию прибрежных вод. С другой стороны, от сапробности воды зависит видовой состав и структура фитоценозов. В сильно загрязненных водах развиваются простые полисапробные монодоминантные ассоциации, а в чистых водах — многоярусные олигосапробные моно- и олигодоминантные ассоциации. Для обеих групп растительности, особенно для первой, характерен однообразный и обедненный видовой состав. В условиях же средней степени загрязнения растительные сообщества отличаются полидоминантностью, мозаичным расположением и богатым видовым составом [Калугина-Гутник, 1975 б].

Наиболее интенсивно очистка фитобентосом прибрежных вод от растворенных органических и минеральных веществ происходит весной и летом в теплое время года, когда море подвергается наибольшему антропогенному воздействию, за счет как более быстро протекающего метаболизма, так и более высокой биомассы, в том числе и эпифитов. В течение года индекс поверхности фитоценоза (ИПФ) может изменяться в 2–4 раза и более. При биомассе цистозиры 5–10 кг/м², а других мелких, прежде всего эпифитных, видов в сотни г/м² фитоценоз водорослей, произрастающий на 1 м² дна, по предварительной оценке поглощает и трансформирует азот и фосфор из 20–30 тыс. м³ воды в год [Блинова, Сабурин, 1999].

В то же время в эвтрофируемых условиях при малой подвижности воды происходят снижение продукционных параметров популяции цистозиры и быстрая элиминация большей части (90%) продуцируемой биомассы, что определяет малую эффективность использования данного макрофита как деэвтрофикатора прибрежных вод. При высокой подвижности воды, даже при значительной эвтрофикации, продукция цистозиры резко увеличивается. Значительные прижизненные потери фитомассы популяцией цистозиры обуславливают перспективность ее использования в поливидовой марикультуре в комплексе с фито- и детритофагами [Завалко, 1989].

Водоросли-макрофиты оказывают существенное влияние на состояние прибрежных вод, особенно это важно для курортных зон. На примере Анапской бухты было показано влияние водорослей на ее экологическое состояние [Блинова, Сабурин, 2005 б]. Для этого района характерны мягкие песчаные и илисто-песчаные грунты, которые не пригодны для развития зарослей водорослей и на которых растет только морская трава зостера.

Однако на мягких грунтах в большом количестве живут мелкие двухстворчатые моллюски, прежде всего родов *Donax*, *Lenthinium*, *Chamelea*, а также *Rapana*, к раковинам которых, используя их в качестве твердого субстрата, прикрепляются водоросли, в основном зеленые: *Cladophora albida*, *Enteromorpha clathrata*. Сорванные с раковин моллюсков и твердых грунтов водоросли образуют скопления, плавающие в придонном слое или лежащие на грунте (маты). Водоросли в этих скоплениях сохраняют свою жизнеспособность, и происходит увеличение их биомассы.

Растущие в Анапской бухте прикрепленные и неприкрепленные водоросли и морские травы являются важным фактором очистки вод от антропогенного загрязнения. За счет них формируются выбросы, которые следует своевременно убирать. При уборке выбросов и предвыбросных скоплений из воды будет изъято большое количества загрязняющих органических и минеральных веществ. В случае попадания выбросов снова в воду произойдет вторичное, более сильное загрязнение воды как за счет разложения непосредственно водорослей, так и в

результате обильного развития на них микроорганизмов. Водоросли из выбросов являются ценным сырьем, прежде всего удобрением и биотопливом.

Зеленые водоросли ульва и энтероморфа представляют значительный интерес для разработки методов биологической очистки прибрежных вод от загрязнения прежде всего сточными, хозяйственно-бытовыми водами. Суммарные потоки неорганического углерода, проходящие через популяцию ульвы на глубине 1–3 и 3–5 м при удалении на 100–1000 м от места сброса, составляли 7049 и 4024 гС · ч⁻¹.

Согласно проведенным расчетам, популяция ульвы на площади в 1 га, растущая вблизи коллектора, вовлекает в биологический круговорот около 10,5 кгС · га⁻¹ · ч⁻¹ и около 1% азота, поступающего со сточными водами. На участке со средней степенью эвтрофирования ульва, с учетом проективного покрытия ее дна, вовлекает в биологический круговорот порядка 0,9 кгС · га⁻¹ · ч⁻¹ [Коротков, 1988; Коротков и др., 1986].

Вклад ульвы в процесс деэвтрофикации загрязненных бытовыми стоками прибрежных вод Черного моря может быть существенно повышен за счет искусственных субстратов, устанавливаемых в толще воды вблизи коллекторов.

Водоросли развиваются преимущественно, а у открытых волнению берегов только на твердых субстратах. Однако прибрежные районы Черного моря, особенно в его северо-западной части, имеют дефицит твердых грунтов на значительных акваториях. Постановка искусственных рифов разного типа будет способствовать обогащению растительностью и интенсификации автотрофных процессов.

Развитие и формирование климаксовых фитоценозов — процесс длительный, но функциональная активность растительности восстанавливается значительно быстрее. Биомасса водорослей на искусственных рифах в достаточно загрязненных водах равна в среднем нескольким сотням г/м², а биологически активная, фотосинтезирующая поверхность водорослей достигает нескольких десятков и даже 200 м² на 1 м² поверхности рифа. Наиболее обильная растительность развивается на рифах, сооруженных из понтийского известняка [Еременко, Миничева, 1987, 1989].

Видовой состав, биомасса фитоценозов, развивающихся на искусственных рифах, зависит от ряда факторов, прежде всего от глубины, освещенности, эвтрофикации, прибойности, сезона года, времени экспозиции и др. В северо-восточной части Черного моря уже к концу первого года после постановки рифов в море на них доминируют цистозира и филлофора — структурные доминанты фитоценозов твердых грунтов.

Максимальная биомасса макрофитов развивается на мелководных рифах (0,5–2,0 м). С глубиной происходит резкое уменьшение биомассы. Биомасса фитобентоса на рифах в защищенных условиях с глуби-

ной уменьшается значительно быстрее, чем у открытых прибою берегов. При использовании в качестве рифов камней в делье водоросли прикрепляются к камням, делье и обьячеиваются делью. В полузащищенных от прибою условиях уже на третий год на рифах, установленных на небольшой глубине (0,5–3 м), биомасса макрофитов достигала 6,5–9,5 кг/м², из этой биомассы на структурный доминант — цистоциру приходились 4,7–7,5 кг/м².

Эти фитоценозы отличало большое видовое разнообразие (до 12–16 видов), и в нем преобладали нитчатые, с большой удельной поверхностью талломы водорослей, которые являются функциональными доминантами, поглощают большое количество различных химических веществ из морской воды для своей жизнедеятельности и принимают активное участие в очистке прибрежных вод [Блинова и др., 1990].

АЗОВСКОЕ МОРЕ

Азовское море отличаются низкая соленость воды, преобладание мягких грунтов, небольшие глубины. Средняя соленость вод здесь 11,2‰, и изменяется от 4–5‰ в районе Таганрогского залива до 17,5‰ в районе Керченского пролива, максимальная глубина 13 м. Прибрежье моря занято ракушечником, расположенным на песчано-илистых грунтах. Скалистые грунты встречаются редко и только в южной части моря. Все эти условия ограничивают распространение и развитие водорослей.

Флора водорослей Азовского моря является сильно обедненной флорой Черного моря и насчитывает 45 видов водорослей, из них 24 зеленых, 3 бурых и 18 красных. Основной фон донной растительности составляют зеленые водоросли и морские травы — высшая донная растительность. Багрянки поселяются главным образом на скалах в районе Керченского пролива. Центральная, наиболее обширная часть Азовского моря с мягкими грунтами на глубине 5–13 м лишена зарослей макрофитов.

Всю прибрежную восточную и северную часть моря занимают дуга морских трав — заросли водных цветковых растений: *Zostera marina*, *Z. noltii*, *Potamogeton pectinatus*, *Ruppia spiralis*, *Zannichelia pedunculata*. Растительность кутовых частей заливов северного побережья представлена сообществами *Ruppia spiralis* и *Potamogeton pectinatus* с сопутствующими видами зеленых водорослей — *Chaetomorpha*, *Cladophora* и др. При выходе из заливов и в их средней части доминантами становятся морские травы — зостера (*Zostera marina*, *Z. noltii*) с проективным покрытием 45–100% и биомассой 0,26–1,52 кг/м².

В опресненных заливах (Таганрогском и др.) бентосные сообщества состоят из зарослей рдестов (*Potamogeton pectinatus* и др.), урути (*Myriophyllum spiratum*) и других трав с примесью зеленых водорослей при общем проективном покрытии 15–90% и биомассе 0,2–4,5 кг/м². В Утлюкском лимане и Арабатском заливе обнаружено 32 и 14 видов растений соответственно [Генералова, 1951]. Здесь преобладают сообщества зостер с примесью других трав и водорослей с проективным покрытием 15–100% и биомассой 0,12–3,0 кг/м².

В Утлюкском лимане заросли zostеры морской опускаются до глубины 6,2 м и образуют на илисто-песчаном грунте с красной водорослью *Polysiphonia denudata* двухъярусное сообщество с биомассой 0,35–1,0 кг/м². Соотношение биомасс различных групп растительности: морские травы (высшая водная растительность) — 50%, красные водоросли — 35%, зеленые водоросли — 15%. У Арабатской стрелки на цветковые растения (морские травы) приходится 81% от общей биомассы, на красные водоросли — 12%, на зеленые — 4%. Общая биомасса донной растительности составляет в Утлюкском лимане около 2,1–22,4 тыс. т/га водорослей и порядка 18–70 тыс. т/га цветковых растений, а у Арабатской стрелки — 2 тыс. т и 16 тыс. т/га соответственно [Промысловые водоросли СССР, справочник, 1971; Громов, 1998; Громов, Круглова, 1986].

В Белосарайском, Бердянском и Обиточном заливах развиваются сомкнутые моно- и смешанные ассоциации морских трав: *Zostera marina*, *Z. noltii*, *Ruppia*, *Potametum filiformis*. Нижний ярус в этих ассоциациях, как правило, образуют зеленые и красные водоросли *Chaetomorpha*, *Enteromorpha*, *Ceramium*, *Polysiphonia* и др. Ассоциации идут до глубины 5 м, лимитирующим фактором является низкая прозрачность воды. У восточного побережья Азовского моря наиболее благоприятные условия для развития фитобентоса сложились в Ейском и Приморско-Ахтарском лиманах, где доминируют высшие водные растения: *Ruppia cirrhosa*, *Zostera noltii*, *Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*.

Самыми насыщенными водными фитоценозами в Азовском море являются залив Сиваш, Утлюкский лиман и Таманский залив.

Залив Севаш состоит из нескольких плесов. На первом северном плесе соленость воды 18‰ и доминирует асс. *Potametium filiformis* с проективным покрытием дна 50–80%, а нижний ярус образован неприкрепленной зеленой водорослью *Chaetomorpha linum*. Биомасса ассоциации достигает 2500 г/м².

На втором плесе соленость воды 24‰, а господствующее положение занимает асс. *Zostera noltii* — *Cladophora* с проективным покрытием 80% и фитомассой 1400 г/м², а также сообщество *Ruppia* + *Zostera* + *Chara* с проективным покрытием 90% и фитомассой 6000 г/м².

На третьем плесе при солености воды 21,5‰ доминирует одноярусная асс. *Zostera marina* с проективным покрытием 50–90% и фитомассой около 2000 г/м². На самом южном плесе с соленостью вод 19,6‰ на илистых и илисто-песчаных грунтах доминируют две ассоциации *Potametum filiformis* и *Zostera noltii* с проективным покрытием до 70% и биомассой до 1,16 кг/м².

Первые сведения о растительности Таманского п-ова получены К.М. Петровым [1960, 1961 а, б]. Общая площадь водного зеркала Таманского залива составляет около 1000 км². В нем представлены ассоциации как высшей водной растительности, так и водорослей. Цент-

ральная и бо́льшая по площади часть залива с илесто-песчаными грунтами с примесью ракуши и глубинами 3,5–6,0 м занята ассоциацией *Zostera marina* и *Potametium filiformis* с проективным покрытием 25–100%. Фитомасса колеблется от 0,28 до 5 кг/м². Среди зарослей трав заметное место в нижнем ярусе и в качестве эпифитов занимают красные и зеленые водоросли: *Gracillaria verrucosa*, *Ceramium tenuissimum*, *Stilophora rhizodes*, *Polysiphonia opaca*, *Cladophora albida*, *C. vadorum*, *Chaetomorpha chlorotica*. Всего в ассоциации представлены 12 видов водных растений [Громов, Шевченко, Афанасьев, 2002].

Второй наиболее значимой по занимаемой площади и ценотической важности является ассоциация, состоящая преимущественно из zostеры морской — *Zostera marina*, а также zostеры малой — *Z. noltii* и рупии морской — *Ruppia marina*. Эта ассоциация примыкает к предыдущей и простирается в сторону берега, занимая илесто-песчаные грунты с ракушей на глубинах 0,5–3,5 м. Общее проективное покрытие 20–90%, биомасса 120–3140 г/м². При наличии на этих глубинах, как правило, искусственных твердых грунтов начинает развиваться ассоциация цистозиры.

Самую прибрежную часть Таманского залива в зоне псевдолиторали и на глубине до 0,6 м на илесто-песчаных грунтах занимает ассоциация взморника малого — *Zostera noltii* с проективным покрытием 35–100%. Здесь также встречаются zostера морская и два вида рупии и в большом количестве неприкрепленные формы водорослей, преимущественно зеленых родов *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha*, а также красные родов *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Chordaria* и *Striaria* из бурых. Биомасса макрофитов в этой ассоциации составляет чаще сотни г/м².

В кутовых участках на илестых грунтах на глубине до 1,5 м развиваются ассоциации харовых водорослей: *Chara tomentosa*, *Nitella gracilis*, с проективным покрытием 100% и биомассой порядка 1–2 кг/м².

У самого берега над поверхностью воды возвышается ассоциация тростника — *Phragmites australis*. Биомасса этого вида в июне достигает 4 кг/м². Расширение в акватории залива тростникового сообщества вызывает опасение. По данным АзНИИРХ [Шевченко, 2005], запасы растительного сырья достигают в Таманском заливе 982 тыс. т. Промысловым видом Азовского моря является zostера.



Рис. 1. Фукус пузырчатый – *Fucus vesiculosus* в огливе на литорали Мурманского побережья Баренцева моря (фото О.Ю. Вилковой)



Рис. 2. Распределение фукусовых водорослей на литорали Мурманского побережья Баренцева моря. Верхний пояс образован фукусом пузырчатым, а нижний — аскофиллумом (фото О.Ю. Вилковой)



Рис. 3. Смешанные заросли фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus*) и аскофиллума (*Ascophyllum nodosum*) на литорали Мурманского побережья Баренцева моря (фото О.Ю. Вилковой)



Рис. 4. Заросли фукуса двухстороннего (*Fucus distichus*) на литорали во время прилива. Баренцево море (фото В.А. Штрика)



Рис. 5. Заросли бурой водоросли фукуса двухстороннего (*Fucus distichus*) и зеленой водоросли акросифонии (*Acrosiphonia* sp.) на литорали во время прилива, Баренцево море (фото В.А. Штрика)



Рис. 6. Пояс красной водоросли девалереа = халосакцион (*Devalerea ramentacea* = *Halosaccion ramentaceum*) и зеленой акросифонии (*Acrostiphonia* sp.) на нижней литорали во время прилива, Баренцево море (фото В.А. Штрика)



Рис. 7. Заросли ламнарии сахаристой (*Laminaria saccharina*), Баренцево море (фото О.Ю. Вилковой)



Рис. 8. Заросли ламинарии пальчаторассеченной (*Laminaria digitata*), Баренцево море (фото В.А. Штрика)



Рис. 9. Заросли аларии съедобной (*Alaria esculenta*) и ламинарии сахаристой (*Laminaria saccharina*), Баренцево море (фото В.А. Штрика)



Рис. 10. Бурая водоросль шистозира (*Cystoseira* sp.) с многочисленными эпифитами, Черное море (фото О.Ю. Вилковой)



Рис. 11. Бурая водоросль цистозира (*Cystoseira crinita*) и красная известковая водоросль кораллина (*Corallina* sp.), Черное море (фото М. В. Персладова)



Рис. 12. Красная водоросль филлофора ребристая (*Phyllopora pergoxa* = *Ph. crispata*) – прикрепленная форма и кодциум, Черное море (фото М.В. Перселадова)

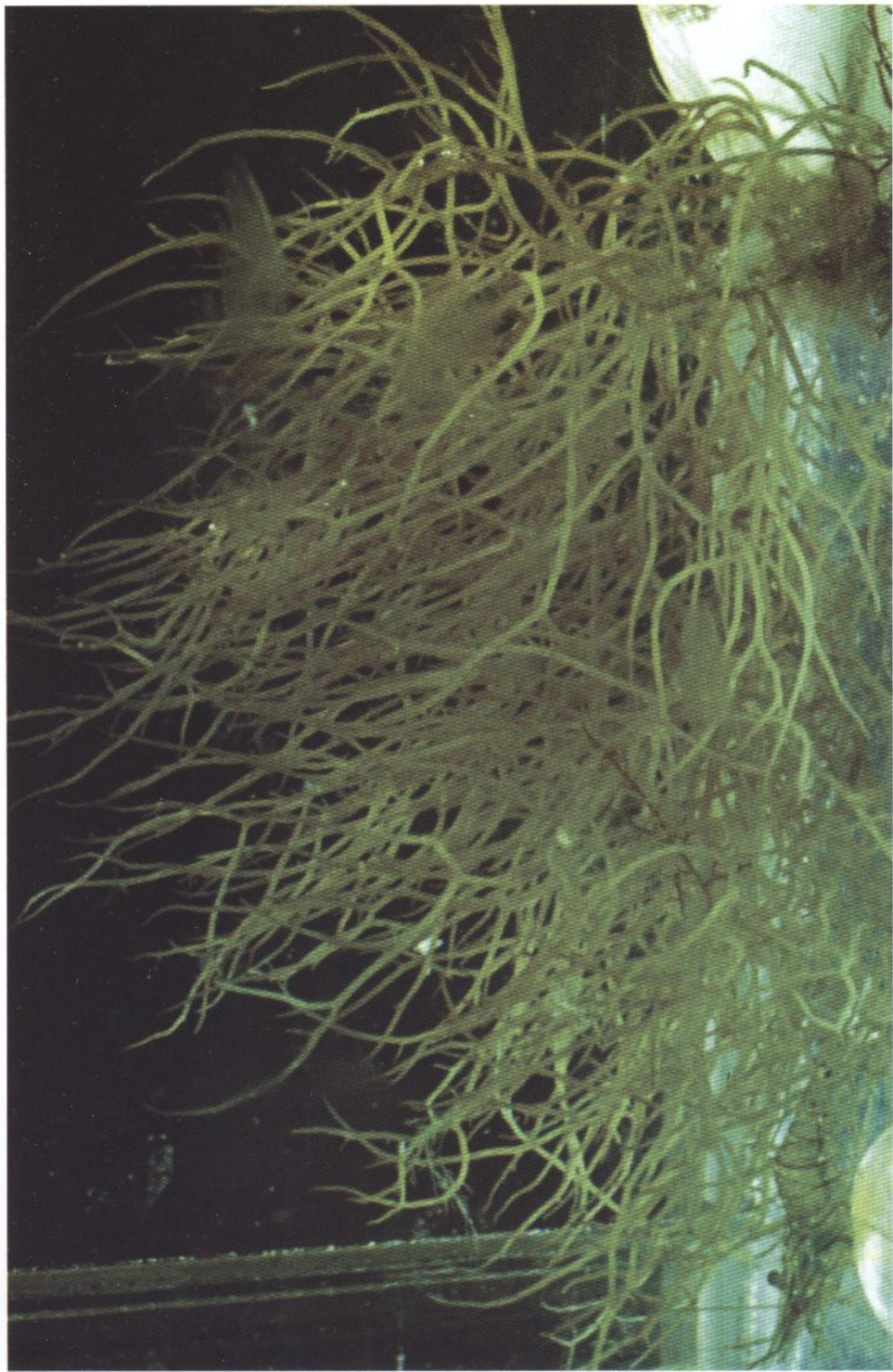


Рис. 13. Красная водоросль грацилярия (*Gracilaria* sp.) (фото М. В. Переладова)



Рис. 14. Высшее водное растение — зостера морская (*Zostera marina*), Черное море (фото М.В. Переладова)



Рис. 15. Выбросы морской травы – zostеры на берегу Кизилтакшского лимана, Черное море (фото О.Ю. Вилковой)

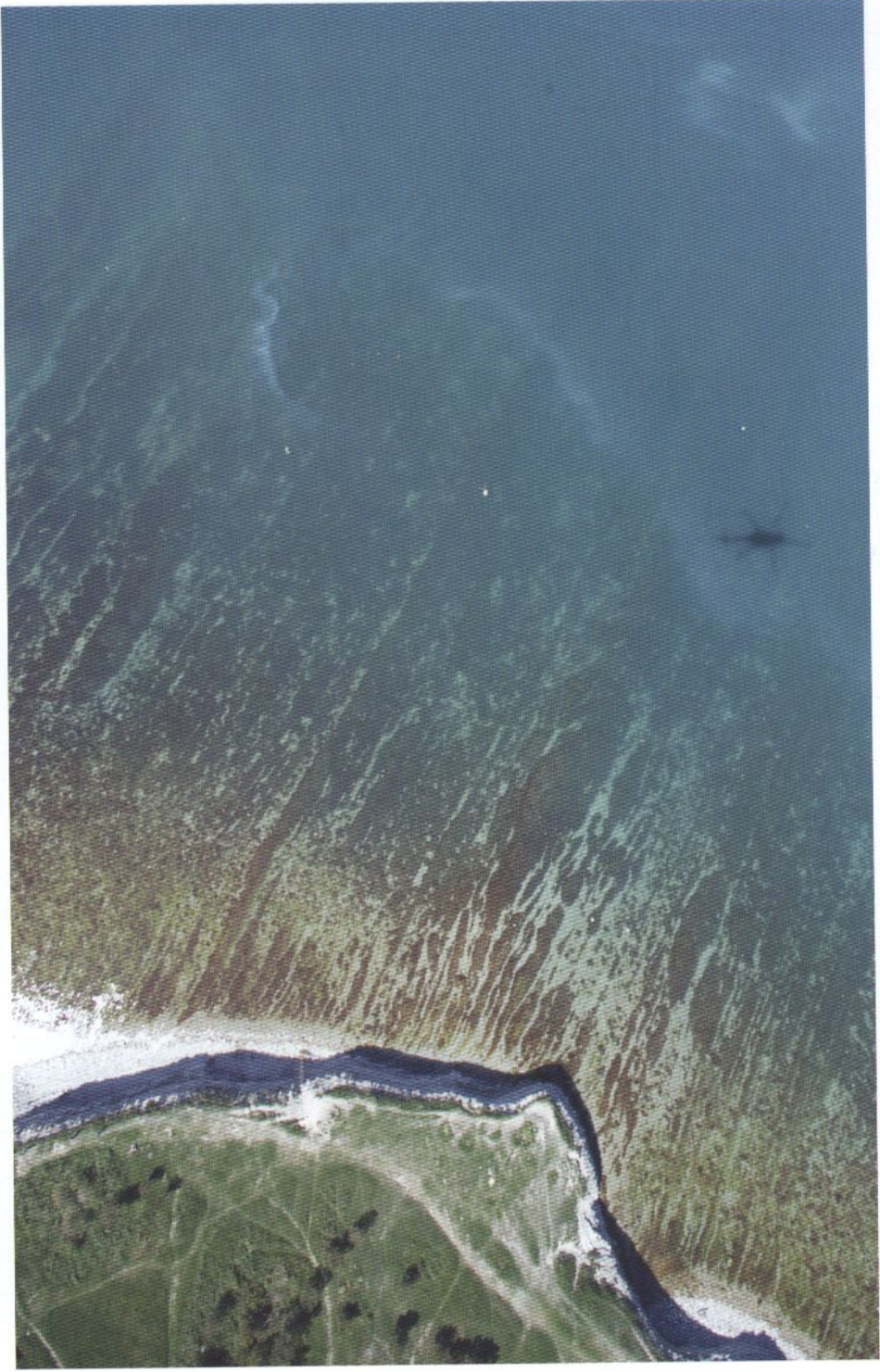


Рис. 16. Аэрофотоснимок Черноморского побережья Кавказа. Под водой видны грядоваяй бенч и заросли бурой водоросли цистозиры (*Cystoseira* sp.) (фото из фондов СЦГМС ЧАМ)

ЛИТЕРАТУРА

Аверинцева С.Г. 1996. Видовой состав и распределение макрофитов // Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря / РАН. Апатиты. С. 79–89.

Белоруков А.М., Пронина О.А. 2001. Плантационные устройства для выращивания ламинарии сахаристой в Белом море // Тез. докл. VIII съезда гидробиологического общества РАН. Т. I. — Калининград. С. 35–36.

Блинова Е.И. 1964 а. Типы растительности макрофитов сублиторали Мурманского побережья Баренцева моря // Труды молодых ученых ВНИРО. М.: Пищепромиздат. С. 136–140.

Блинова Е.И. 1964 б. Запасы и годовая продукция ламинариевых водорослей Мурманского побережья Баренцева моря // Труды молодых ученых ВНИРО. М.: Пищепромиздат. С. 141–144.

Блинова Е.И. 1965 а. Запасы и годовая продукция промысловых водорослей Мурманска // Вопросы гидробиологии. М.: Наука. С. 35–36.

Блинова Е.И. 1965 б. Распределение и количественные показатели промысловых водорослей сублиторали Мурманска (Баренцево море) // Растительные ресурсы. М.;Л.: Наука. Т. 1. С. 583–590.

Блинова Е.И. 1966. Основные типы зарослей водорослей литорали Мурманска // Океанология / АН СССР. Т. VI, вып. I. С. 151–158.

Блинова Е.И. 1969. Распределение, запасы и годовая продукция доминирующих видов водорослей литорали Мурманского побережья Баренцева моря // Растительные ресурсы. Т. 5, вып. 2. С. 163–173.

Блинова Е.И., Возжинская В.Б. 1970. Морские макрофиты и растительные ресурсы океана // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука. С. 137–171.

Блинова Е.И. 1971. Размер и динамика выбросов фуцеллярии на Балтийском побережье // Рыбное хозяйство. № 7. С. 10–11.

Блинова Е.И., Толстикова Н.Е. 1972. Запасы промысловой водоросли *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lam. у берегов Литвы // Растительные ресурсы. Т. VIII. М.;Л.: Наука. С. 380–388.

Блинова Е.И., Кушотис И.А. 1973. Многолетняя динамика выбросов фуцеллярии на литовском побережье Балтийского моря // Рыбное хозяйство. № 9. С. 20.

Блинова Е.И. 1974 а. Распределение и запасы фуцеллярии в Балтийском море у берегов Латвии // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. М. С. 7–9.

Блинова Е.И. 1974 б. Методы изучения продукции и особенностей роста балтийской фуццеллярии // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. М. С. 9—11.

Блинова Е.И. 1974 в. Фитобентос Восточного Каспия // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. М. С. 12—14.

Блинова Е.И. 1974. Макрофитобентос восточного побережья Каспийского моря. М.: ВНИРО. 20 с.

Блинова Е.И. 1975. Сезонная и годовая продукция промысловой агароносной водоросли *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. в Балтийском море (ЛатвССР) // Растительные ресурсы. Т. XI. М.;Л.: Наука. С. 566—573.

Блинова Е.И., Филиппов Г.М. 1975. Фитобентос Красноводского залива // Тр. ВНИРО. Т. CVIII. С. 75—80.

Блинова Е.И. 1977. Особенности роста *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. в Рижском заливе // Растительные ресурсы. Т. XIII. М.;Л.: Наука. С. 113—119.

Блинова Е.И., Толстикова Н.Е. 1977. Рост, развитие и возрастной состав популяций *Furcellaria fastigiata* в Балтийском море, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum* в Баренцевом море // Тез. докл. I съезда сов. океанологов. Вып. 2. М.: Наука. С. 95—96.

Блинова Е.И., Хромов В.М. 1979. Выращивание морской капусты в прибрежных водах Восточного Мурмана // Рыбное хозяйство. № 8. С. 26—28.

Блинова Е.И. 1981. Прирост и разрушение слоевищ сахаристой ламинарии — *Laminaria saccharina* (L.) Lam. // Промысловые водоросли и их использование: Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. С. 18—26.

Блинова Е.И., Хромов В.М. 1981. Рост и развитие сахаристой ламинарии — *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в Дальнезалецкой губе Баренцева моря // Промысловые водоросли и их использование: Сб. науч. тр. Вып. 124. М.: ВНИРО. С. 6—17.

Блинова Е.И. 1985. Влияние освещенности и фотопериода на развитие микроскопических стадий ламинарии сахаристой — *Laminaria saccharina* (L.) Lam. // Культивирование морских организмов. М.: ВНИРО. С. 147—160.

Блинова Е.И. 1987. Скорость оседания спор, превращение зооспор в эмбриоспоры и прорастание эмбриоспор у ламинарии сахаристой — *Laminaria saccharina* (L.) Lam. // Промысловые водоросли и их использование: Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. С. 4—10.

Блинова Е.И., Каминер К.М., Вольская Н.П., Тришина О.А. 1987. Продукция шаровидной формы филлофоры ребристой (*Phyllophora nervosa* subf. *sphaerica*) при культивировании в Джарылгачском заливе Черного моря // Промысловые водоросли и их использование. М.: ВНИРО. С. 56—75.

Блинова Е.И., Макаров В.Н. 1987. Инструкция по биотехнологии культивирования ламинарии сахаристой в двухгодичном цикле в Баренцевом море. М.: Минрыбхоз СССР. 34 с.

Блинова Е.И., Тришина О.А. 1987. Рост агаросодержащей водоросли филлофоры ребристой (*Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev.) на подвесных коллекторах в Черном море // Тез. докл. Всесоюз. конф. Искусственные рифы для рыбного хозяйства. М.: ВНИРО. С. 54—56.

Блинова Е.И., Пупышев В.А., Сабурин М.Ю., Тришина О.А. 1990. Фитобентос искусственных рифов прибрежных вод черноморского побережья Северного Кавказа // Искусственные рифы для рыбного хозяйства: Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. С. 127—141.

Блинова Е.И., Сабурин М.Ю., Беленикина О.А. 1991. Состояние фитоценозов и выращивание цистозиры в Черном море // Рыбное хозяйство. № 12. С. 42—45.

Блинова Е.И., Сабурин М.Ю. 1999. Сезонная и многолетняя динамика и скорость восстановления климаксовых фитоценозов цистозеры Черного моря // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: ВНИРО. С. 46–59.

Блинова Е.И., Вилкова О.В., Милютин Д.М., Пронина О.А., Штрик В.А. 2005. Методы ландшафтных исследований и оценка запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны // Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки: Науч.-техн. и метод. док. Вып. 3. М.: ВНИРО. 134 с.

Блинова Е.И., Сабурин М.Ю. 2005 а. Сезонная динамика и скорость реколонизации фитобентоса на искусственных субстратах в Черном море в лагуне мыса Большой Утриш // Прибрежные гидробиологические исследования: Тр. ВНИРО. № 144. М.: ВНИРО. С. 275–285.

Блинова Е.И., Сабурин М.Ю. 2005 б. Штормовые выбросы макрофитов. Условия формирования и влияние на экологическое состояние моря (на примере Анапской бухты, Черное море). Там же. С. 286–294.

Бойко Л.И., Громов В.В., Калугина-Гутник А.А., Медведева Е.И., Панченко, К.А., Петренко Е.Б. 1978. Сезонная динамика биомассы, продукции и биохимического состава водоросли *Ulva rigida Ag.* в Черном море // Растительные ресурсы. Т. 14. № 4. С. 540–546.

Вехов В.Н. 1992. Зостера морская Белого моря. М.: Изд-во Моск. ун-та. 144 с.

Вилкова О.Ю. 2005 а. Современное состояние запасов бурой водоросли *Cystoseira* spp. в российской части Черного моря // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Маг-лы Второй междунар. науч.-практ. конф. Архангельск. М. С. 20–22.

Вилкова О.Ю. 2005 б. Распределение и состояние запасов цистозеры в российской части Черного моря // Рыбное хозяйство. № 5. С. 70–71.

Виноградова К.Л. 1964. Запасы литоральных водорослей Мурмана: Тр. ММБИ. Вып. 5 (9). С. 37–40.

Виноградова К.Л. 1974. Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Л.: Наука. 165 с.

Возжинская В.Б. 1957. Макроэпифиты черноморской цистозеры // Тр. ИО АН СССР. Т. 23. С. 168–183.

Возжинская В.Б. 1971 а. Беломорские фукоиды, их распределение, биология, развитие, продукция // Основы биологической продуктивности океана и ее использования. М.: Наука. С. 172–182.

Возжинская В.Б. 1971 б. Продуктивность макрофитобентоса Белого моря // Основы биологической продуктивности океана и ее использования. М.: Наука. С. 283–287.

Возжинская В.Б. 1977. Биология (сезонное развитие и продукция) ламинарий Белого моря // Тр. ВНИРО. Т. 124. С. 37–40.

Возжинская В.Б. 1979. Продукция донных морских водорослей // Экология донного населения шельфовой зоны. М.: Наука С.19–67.

Возжинская В.Б. 1980. Видовой состав, распределение и фитогеографическая характеристика донной флоры Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. С. 29–62.

Возжинская В.Б. 1986. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука. 191 с.

Возжинская В.Б., Камнев А.Н. 1994. Эколого-биологические основы культивирования и использования морских донных водорослей. М.: Наука. 202 с.

Волков Л.И. 1927. Материалы к познанию флоры Азовского моря // Сб. в честь проф. Н.М. Книповича. М.

- Волков Л.И.** 1934. Растительность Каспийского моря // Изв. Рост. пед. ин-та. Т. 1. С. 69–77.
- Волков Л.И.** 1940. Материалы к флоре Азовского моря // Тр. Рост. обл. биол. общ-ва. Вып. IV. Ростов н/Д. С. 114–137.
- Гемп К.П.** 1962. Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-ти СССР. Т.1. СевНИИП. Архангельск. С. 15–31.
- Гемп К.П., Калугина А.А.** 1967. К вопросу о биологии анфельции и возможности ее акклиматизации в Черном море // Донные биоценозы и биология бентосных организмов. Киев. С. 63–69.
- Гемп К.П., Бызова Л.Н.** 1970. Водоросли пролива Карские ворота (южное побережье Новой Земли) // Мат-лы рыбохоз. исслед. Северного бассейна. Вып. 12. С. 102–110.
- Генералова В.Н.** 1951. Водная растительность Утлюкского лимана и Арабатской стрелки в Азовском море // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 15. С. 331–338.
- Громов В.В.** 1974. Экологические особенности развития донной растительности Новороссийской бухты // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по Морской альгологии – макрофитобентосу. М. С. 41–44.
- Громов В.В., Смоляр Р.И.** 1975. Сезонная динамика макрофитобентоса Новороссийской и Геленджикской бухт в условиях возрастающего воздействия антропогенного фактора // Сб. мат-лов V Всесоюз. науч. симпоз. Вопросы смешения сточных вод и самоочищения водоемов. М. С. 174–177.
- Громов В.В.** 1978. Влияние экологических условий на развитие бурой водоросли цистозире // Тез. докл. 2 Всесоюз. конф. по биол. шельфа. Севастополь. Ч. 2. Киев. С. 29.
- Громов В.В.** 1985. Разведение бурой водоросли *Cystoseira barbata* (Good et Wood) Ag. на искусственном субстрате // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана / ИО АН СССР. М. С. 63–68.
- Громов В.В., Круглова В.М.** 1986. Некоторые закономерности состава и распределения фитобентоса бассейна Азовского моря // Тез. докл. 5 съезда Всесоюз. гидробиол. общ-ва, Тольятти, 15–19 сент. 1986. Ч. 1. Куйбышев. С. 72–73.
- Громов В.В.** 1998. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 46 с.
- Громов В.В., Шевченко В.Н., Афанасьев Д.Ф.** 2002. Фитобентос Таманского залива и Керченского пролива // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. М. С. 170–176.
- Гурьянова Е.Ф., Закс И.Р., Ушаков П.В.** 1930. Литораль Кольского залива. III. Условия существования на литорали Кольского залива // Тр. Ленингр. общ-ва испытателей. Т. 60, вып. 2. С. 47–71.
- Еременко Т.И.** 1967. Макрофитобентос северо-западной части Черного моря // Биология северо-западной части Черного моря. Киев: Наукова думка.
- Еременко Т.И.** 1968. Закономерности распределения видового состава и биомассы макрофитов северо-западной части Черного моря: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Одесса. 22 с.
- Еременко Т.И.** 1977. Сукцессии фитобентоса северо-западного побережья Черного моря // Биология моря. Вып. 43. С. 45–54.
- Еременко Т.И.** 1979. Современные формы антропогенного воздействия на фитобентос Черного моря // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по морской альгологии – макрофитобентосу. Киев: Наукова думка. С. 49–50.

Еременко Т.И., Миничева Г.Г. 1987. Обогащение растительности морских акваторий методом искусственных рифов // Искусственные рифы для рыбного хоз-ва. Тез. докл. М.: ВНИРО. С. 81–83.

Еременко Т.И., Миничева Г.Г. 1989. Структурно-функциональная характеристика сообществ макрофитов на искусственных рифах Одесского побережья / ИНБИОМ АН УССР. Одесса. ВИНТИ. № 6689–В89. 18 с.

Забержинская Э.Б. 1967. Морские водоросли (макрофиты) западного побережья Каспийского моря // Споровые растения. Баку. С. 13–34.

Забержинская Э.Б., Зинова А.Д., Петров К.М. 1967. Макрофиты Каспийского моря у берегов Азербайджана // Опыт геолого-морфологических и гидрологических исследований береговой зоны моря. М.;Л. С. 158–203.

Забержинская Э.Б. 1968 а. Флора водорослей-макрофитов Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку. 16 с.

Забержинская Э.Б. 1968 б. Водоросли-макрофиты Каспийского моря // Мат-лы III Закавказ. конф. по спорным растениям, посвящ. 50-летию Вел. Окт. соц. револ. Тбилиси. С. 50–52.

Забержинская Э.Б. 1974. Донная растительность Каспийского моря / Ин-т ботаники АН Азерб. ССР. № 1949–74 деп. Баку. 14 с.

Завалко С.Е. 1983. Параметры роста и структуры популяции *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory в условиях природного градиента подвижности воды // Экология моря / ИнБИОМ. Т. 15. С. 34–40.

Завалко С.Е. 1989. Оценка продукционных и деэвтрофикационных возможностей популяции цистозеры в морской евтрофируемой экосистеме // Гидробиологический журнал. Т. 25, №1. С. 16–20.

Зверева О.С. 1938. К морфологии и биологии *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries Белого моря // Водоросли Белого моря. Архангельск. С. 8–45.

Зернов С.А. 1909. Фацция филлофоры (*Algae-Rhodophyceae*). Филлофорное поле в северо-западной части Черного моря // Ежегодник Зоологич. музея АН, СПб. Т. 13. С. 3–4.

Зинова А.Д. 1953. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 223 с.

Зинова А.Д. 1955. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 219 с.

Зинова А.Д. 1962. Современное состояние и дальнейшие перспективы флористических и биологических исследований по морским водорослям в СССР // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-ти СССР. Т. 1 Архангельск. С. 87–93.

Зинова А.Д., Забержинская Э.Б. 1965. Новые для Каспийского моря виды водорослей // Новости систематики низших растений. М.;Л.: С. 97–100.

Зинова А.Д., Забержинская Э.Б. 1966. Новые и интересные водоросли Каспийского моря // Новости систематики низших растений, М.;Л.: С. 109–114.

Зинова А.Д. 1967. Определитель зеленых, бурых, красных водорослей южных морей СССР. М.: Наука. 400 с.

Зинова А.Д. 1974. Состав и фитогеографическое деление арктической водорослевой флоры // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука. С. 12–13.

Зинова А.Д., Калугина А.А. 1974. К систематике видов рода *Cystoseira* Ag. в Черном море // Новости систематики низших растений. Л.: Наука. Т. 11. С. 116–125.

Зинова Е.С. 1929. Водоросли Новой Земли // Исследования морей СССР. Вып. 10. С. 41–128.

- Зинова Е.С.** 1950. О некоторых особенностях флоры водорослей Белого моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. Т. II. С. 231–252.
- Калугина А.А.** 1962. К вопросу о некоторых особенностях беломорской флоры // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти. Архангельск. С. 94–112.
- Калугина А.А.** 1964. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа // Запасы морских растений и их использование. М.: Наука. С. 26–57.
- Калугина А.А., Лачко О.А.** 1966. Состав, распределение и запасы водорослей Черного моря в районе филлофорного поля Зерна // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. Киев: Наукова думка. С. 112–131.
- Калугина А.А., Куликова Н.И., Лачко О.А.** 1967. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. Киев: Наукова думка. С. 28–51.
- Калугина А.А.** 1968. Запасы цистозеры в Черном море и перспективы ее использования // Растительные ресурсы. Т. 4, № 1. М.;Л.: Наука. С. 14–23.
- Калугина А.А., Лачко О.А.** 1968. Состояние запасов и распределение биомассы филлофоры в районе филлофорного поля Зерна // Тр. АзЧерНИРО. Т. 27. С. 121–127.
- Калугина А.А.** 1974. Новые данные о систематике видов рода *Phyllophora* Grev. в Черном море // Новости систематики низших растений. Л.: Наука. С. 129–147.
- Калугина А.А., Миронова Н.В.** 1985. Внутривидовая структура *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf в Черном море // Новости систематики низших растений. Т. 22. Л.: Наука. С. 54–59.
- Калугина-Гутник А.А.** 1970 а. Темп роста и продукция *Phyllophora nervosa* Grev. в районе Севастопольской бухты Черного моря // Эколого-морфологические исследования донных организмов. Киев: Наукова думка. С. 148–167.
- Калугина-Гутник А.А.** 1970 б. Состав и распределение донной растительности юго-восточной части Черного моря // Эколого-морфологические исследования донных организмов. Киев: Наукова думка. С. 185–202.
- Калугина-Гутник А.А.** 1973 а. Некоторые особенности развития черноморской цистозеры (*Cystoseira barbata* и *C. crinita*) // Ботанический журнал. Т. 58, вып. 1. С. 20–32.
- Калугина-Гутник А.А.** 1973 б. Изменения в составе флоры водорослей Новороссийской бухты за последние 40 лет и ее фитогеографический анализ // Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та. С. 49
- Калугина-Гутник А.А.** 1974 а. Сырьевые запасы и продукция макрофитов Черного моря и перспективы их дальнейшего исследования // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. М. С. 62–66.
- Калугина-Гутник А.А.** 1974 б. Биология и продуктивность массовых видов фитобентоса Черного моря // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наукова думка. С. 29–41.
- Калугина-Гутник А.А., Куликова Н.М.** 1974. Донная растительность у западного побережья Крыма // Биология моря. Вып. 32. Киев: Наукова думка. С. 111–132.
- Калугина-Гутник А.А.** 1975 а. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка. 246 с.
- Калугина-Гутник А.А.** 1975 б. Влияние загрязнения воды на структуру донных фитоценозов Черного моря // Биологическое очищение и формирование качества воды. М.: Наука. С. 103–106.
- Калугина-Гутник А.А., Иванова А.А.** 1979. Динамика спороношения *Ulva rigida* Ag. и *Enteromorpha linza* L. в Севастопольской бухте // Биология моря. Вып. 51. Киев: Наукова думка. С. 5–8.

Калугина-Гутник А.А. 1987. Состояние растительных ресурсов Черного моря: проблема их охраны, рационального использования и повышения // Тез. докл. III съезда сов. океанологов. Секция биология океана. Ч. 2. Л.: Наука. С. 40–42.

Калугина-Гутник А.А., Миронова Н.В. 1987 а. Рост *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в зависимости от глубины и плотности посадки фрагментов // Промысловые водоросли и их использование: Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. С. 76–83.

Калугина-Гутник А.А., Миронова Н.В. 1987 б. Сезонная динамика роста красной водоросли *Gracilaria verrucosa* в Черном море // Биология моря. № 4. С. 74–76.

Калугина-Гутник А.А., Миронова Н.В., Полищук Р.А. 1987. Морфо-биологическая и физиолого-биохимическая характеристика роста *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в опытах с различными средами // Промысловые водоросли и их использование: Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. С. 84–98.

Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К. 1993. Изменение видового состава и количественного распределения фитобентоса в Каркинитском заливе за период 1964–1986 гг. // Экология моря. Вып. 43. С. 98–105.

Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К., Миронова Н.В. 1993. Изменение донной растительности на открытом побережье Севастопольской бухты за период с 1964 по 1990 г. // Альгология. Т. 3, № 2. С. 42–48.

Каминер К.М. 1977. Особенности биологии и биохимии черноморской *Phyllophora nervosa* (D.S.) Grev. // Морские водоросли и их использование: Тр. ВНИРО. Т. 124. М.: Пищевая промышленность. С. 46–51.

Каминер К.М. 1980. Филлофора – *Phyllophora nervosa* (D.S.) Grev. и *Ph. brodiaei* (Turn.) J.Ag. северо-западной части Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса. 26 с.

Каминер К.М. 1981. Филлофора и зостера заливов северо-западной части Черного моря // Промысловые водоросли и их использование: Сб. тр. М.: ВНИРО. С. 81–86.

Каминер К.М. 1986. Промысловый фитобентос северо-западной части Черного моря в условиях новой экологической ситуации // Тез. докл. V съезда Всесоюз. гидро-биологического общ-ва. Ч. I, Куйбышев. С. 89–90.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. 1938. Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata* Кольского залива // Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии. Т. VII. С. 29–58.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. 1939 а. Донная растительность северо-восточной части Каспийского моря // Бюл. МОИП. Отд. биологии. Т. 48, вып. 2–3. С. 3–14.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. 1939 б. Донная растительность восточного берега Каспийского моря // Бюл. МОИП. Отд. биологии. Т. 48, вып. 5–6. С. 32–52.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. 1957 а. Материалы по систематическому составу и биомассе водорослей и высшей водной растительности Каспийского моря // Тр. ИО АН СССР. Т. 23. С. 125–137.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. 1957 б. Донная растительность Краснодарского залива // Труды ИО АН СССР. Т. 23. С. 138–145.

Киреева М.С. 1960 а. Распределение и биомасса водорослей Балтийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 42. С. 195–205.

Киреева М.С. 1960 б. Количественный учет выбросов водорослей в Балтийском море // Труды ВНИРО. Т. 42. С. 206–209.

Киреева М.С. 1961. Залежи *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. в Балтийском море (район островов Сааремаа – Хийумаа) // Тр. науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва ЛатвССР. Т. 3. С. 411–417.

Киреева М.С. 1962. Состояние запасов морских водорослей и высшей растительности и их размещение в морях Советского Союза // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти СССР. Т. 1. С. 5–14.

Киреева М.С. 1964. Скопления неприкрепленных красных водорослей в морях Советского Союза // Запасы морских растений и их использование. М.: Наука. С. 3–25.

Киреева М.С. 1965 а. Растительные богатства морей Советского Союза // Растительные ресурсы. Т. 1, вып. 3. С. 323–335.

Киреева М.С. 1965 б. Сырьевые ресурсы водорослей морей Советского Союза // Океанология / АН СССР. Т. V, вып. 1. М. С. 14–21.

Киреева М.С. 1965 в. Значение подводных визуальных наблюдений при изучении распределения и запасов водорослей // Развитие морских подводных исследований. М.: Наука. С. 28–33.

Кириллов А.Н., Михайлова Т.А. 2002. Формирование ламинариевого фитоценоза на экспериментальном полигоне в районе острова Жижгинский // Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера: Сб. науч. тр. Архангельск: Правда Севера. С. 497–510.

Коренников С.Н., Макаров В.Н. 1975. Распределение и запасы сублиторальных промысловых водорослей в прибрежье п-ова Канин // Тр. ПИНРО. Вып. XXXV. Мурманск.

Коренников С.Н., Гемп К.П. 1976. О видовом составе сублиторальных водорослей в районе п-ова Канин // Ботанический журнал. Вып. 4. С. 561–565.

Коренников С. Н. 1979. Запасы водорослей в Белом море и перспективы их промысла // Сб. докл. III Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. Севастополь. С. 72–74.

Коренников С.П., Шошина Е.В. 1980. Состав и распределение водорослей в юго-восточной части Баренцева моря от мыса Микулкина до мыса Русский заворот // Ботанический журнал. Т. 65, № 6. С. 855–859.

Коренников С.Н., Каплицин А.Ю. 1987. Первые итоги применения изношенных автопокрышек для выращивания ламинарии в Белом море // Искусственные рифы для рыбного хозяйства: Тез. докл. Всесоюз. конф. М. С. 32–34.

Коротков А.Г., Холодов В.И., Поповичев В.Н. 1986. Изучение основных эколого-физиологических показателей метаболизма ульвы и расчет потока неорганического углерода через ее популяцию в условиях эвтрофирования // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря: Тез. докл. Всесоюз. конф. Мурманск. С. 128–129.

Коротков А.Г. 1988. Эколого-физиологическая характеристика популяции ульвы, обитающей в условиях загрязнения сточными водами // Тез. докл. III всесоюз. конф. по морской биологии. Ч. 1. Севастополь. Киев. С. 183–184.

Кузнецов В.В. 1946. Некоторые особенности экологии и роста *Laminaria digitata* // Докл. АН СССР. Т. 54, вып. 1. С. 123–128.

Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.: Изд-во АН СССР. 256 с.

Кузнецов В.В. 1962. Биологические особенности основных представителей беломорской флоры и условия их промыслового использования // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти. Архангельск. С. 131–140.

Кукк Э.Т., Кукк Х.А. 1976. Видовой состав, распределение и запасы промысловых водорослей юго-западной части Финского залива // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Т. 12. Рига: Звайгзне. С. 3–9.

Кукк Х.А. 1978. Донная растительность прибрежных вод южного берега Финского залива // Ботанический журнал. Т. 63, № 6. С. 844–852.

Куликова Н.М., Иванова И.К. 1974. Материалы по биологии и продукции черноморской zostеры // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. М. С. 79—81.

Куликова Н.М., Колесникова Е.А. 1976. Ассоциации цветковых растений в Севастопольской бухте // Биология моря. Вып. 36. Киев: Наукова думка. С. 17—25.

Куликова Н.М. 1979. Сравнительная характеристика фитоценозов zostеры из разных районов Черного и Азовского морей // Тез. докл. III всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. Севастополь. Киев. С. 84—85.

Лощя Черного моря. 1996. СПб. С. 13—65.

Макаров В.Н. 1979. Возрастная структура популяций *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в Белом море // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по альгологии — макрофитобентосу. Киев: Наукова думка. С. 88—89.

Макаров В.Н. 1981. Особенности спороношения беломорской *Laminaria saccharina* // Тез. докл. 2 Всесоюз. конф. по биологии шельфа (Севастополь, 1978). Киев. С. 70.

Макаров В.Н. 1982. Инструкция по биотехнике культивирования ламинарии сахаристой в двухгодичном цикле в условиях Белого моря / ПИНРО, Сев. отд. Мурманск. 60 с.

Макаров В.Н., Коренников С.П. 1980. Развитие сырьевой базы водорослевой промышленности Северного бассейна // Рыбное хозяйство. № 5. С. 46—48.

Макаров В.Н., Шошина Е.В. 1986. Водоросли-макрофиты Баренцева моря. Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: КНЦ, С. 52—67.

Макаров В.Н., Шошина Е.В. 1993. Рациональное использование водорослей-макрофитов побережья Кольского полуострова (современное состояние и перспективы исследования). Апатиты: КНЦ, 51 с.

Максимова О.В. 1979. Соотношение возраста, размерных и весовых характеристик некоторых представителей пор. *Fucales* Белого и Японского морей // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. Киев: Наукова думка. С. 90—92.

Максимова О.А. 1980. Некоторые сезонные особенности развития и определение возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. С. 73—79.

Максимова О.В. 2001. Формирование ювенильных популяций *Fucus vesiculosus* в эстуарии и приэстуарном районе (Кандалакшский залив, Белое море) // Тез. докл. VIII Региональной науч.-практ. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Архангельск. С. 94—96.

Максимова О.В., Кучерук Н.В. 1993. Эколого-морфологическая пластичность черноморской *Phyllophora nervosa* и проблемы существования филофорного поля Зернова // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora* (D.C.) Grev. М.: изд-е ИО РАН. С. 97—106.

Максимова О.В., Лучина Н.П. 2002. Современное состояние макрофитобентоса у побережья Северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию Черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М.: Наука. С. 297—308.

Мильчакова Н.А. 1988. Состав и распределение фитоценозов *Zostera marina* L. в некоторых бухтах Черного моря // Растительные ресурсы. Вып. 1. С. 88—100.

Мильчакова Н.А. 2001. Ресурсы макрофитов Черного моря: проблемы охраны и рационального использования // Экология моря. Вып. 57. С. 7—12.

Мильчакова Н.А. 2002. Систематический состав и распространение *Fucophyceae* Черного моря // Альгология. Т. 12, №3. С. 324—337.

Мильчакова Н.А. 2003 а. Систематический состав и распространение зеленых водорослей-макрофитов (*Chlorophyceae* Wille S.L.) Черного моря // Альгология. Т. 13, №1. С. 70–82.

Мильчакова Н.А. 2003 б. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) // Макрофитобентос. Севастополь. С. 152–208.

Мильчакова Н.А. 2004. Красные водоросли (*Rhodophyceae* Rabenh.) Черного моря. *Ceramiales*. Систематический состав и распространение // Альгология. Т. 14, №1. С. 73–85.

Мильчакова Н.А., Айзель В., Эрдуган Х. 2006. Систематический состав и распространение красных водорослей (*Rhodophyceae* excl. *Ceramiales*) Черного моря // Альгология. Т. 6, №2. С. 227–245.

Миничева Г.Г. 1989. Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке макрофитобентоса (на примере северо-западной части Черного моря): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 19 с.

Миничева Г.Г. 1990 а. Модель формирования структуры донной растительности и ее использование для прогноза изменений фитобентоса под влиянием эвтрофикации / Ин-т биологии южных морей АН УССР, Одесское отделение. Препринт, № 3892-В90, 3.07.90. 17 с.

Миничева Г.Г. 1990 б. Прогнозирование структуры фитобентоса с помощью показателей поверхности водорослей // Ботанический журнал. Т. 75, № 11. С. 1611–1618.

Миничева Г.Г. 1996 а. Динамика и долговременные изменения параметров поверхности фитобентоса северо-западной части Черного моря // Гидробиологический журнал. Т. 32, № 4. С. 3–9.

Миничева Г.Г. 1996 б. Реакция многоклеточных водорослей на эвтрофикацию экосистем // Альгология. Т. 6, №3. С. 250–257.

Миронова Н.В. 2000 а. Морфо-биологическая характеристика и распространение *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Черном море // Экология моря. Вып. 50. С. 48–52.

Миронова Н.В. 2000 б. Морфо-биологическая характеристика и распространение *Gracilaria dura* (Ag.) J. Ag. в Черном море // Экология моря. Вып. 51. С. 63–67.

Миронова Н.В. 2005. Экология, фитоценология и культивирование черноморской водоросли рода *Gracilaria*: // Автореф. дис. ... канд. биол. наук / ИнБЮМ. Севастополь. 21 с.

Митяева Н.А., Максимова О.В., Георгиев А.А. 2003. Флора макроводорослей северной части российского побережья Черного моря // Экология моря. Вып. 64. С. 24–29.

Михайлова Т.А. 2000. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море // Ботанический журнал. Т. 85, № 9. С. 88–103.

Михайлова Т.А., Мохова О.Н. 2000. Изучение восстановления сообществ фукусовых водорослей в Белом море // Вопросы рыболовства. Т. 1, № 2–3. Ч. 1. С. 56–57.

Михайлова Т.А. 2001 а. Развитие ценопопуляций *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) при заселении свободного субстрата в Белом море // Ботанический журнал. Т. 86, № 12. С. 24–31.

Михайлова Т.А. 2001 б. Итоги и перспективы рекультивации нарушенных промыслом ламинариевых сообществ Белого моря // Мат-лы конф. молодых ученых, посвящ. 80-летию ПИНРО. Мурманск: ПИНРО. С. 43–52.

Михайлова Т.А., Мохова О.Н. 2001. Изучение восстановления сообществ фукусовых водорослей в Белом море // Рыбное хозяйство. № 5. С. 40–41.

Михайлова Т.А., Бокова Е.М. 2005. Актуальность проблемы рекультивации в Белом море // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продук-

ты их переработки. Мат-лы Второй междунар. науч.-практ. конф. Архангельск. М.: ВНИРО. С. 155–158.

Михайлова Т.А. 2006. Восстановительная сукцессия после промысла ламинарий в Белом море // Мат-лы X науч. конф. Беломорской биол. станции им. Н.А. Перцова. М. С. 157–160.

Морозова-Водяницкая Н.В. 1936. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море // Тр. Севастопольской биол. станции. Т. V. М.: Изд-во АН СССР. С. 45–218.

Морозова-Водяницкая Н.В. 1941. К вопросу о растительной продуктивности Черного моря // Тр. Зоолог. ин-та АН СССР. Т. 7, вып. 2. С. 140–157.

Морозова-Водяницкая Н.В. 1948. «Филлофорное поле Зернова» и причины его возникновения // Памяти С.А. Зернова. М.;Л.: Изд-во АН СССР. С. 216–226.

Морозова-Водяницкая Н.В. 1959. Растительные ассоциации в Черном море // Тр. Севастопольской биол. станции. Т. 11. С. 3–28.

Мохова О.Н. 2005. Изменения в сообществах фукусовых водорослей под воздействием промысла // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Мат-лы Второй междунар. науч.-практ. конф. Архангельск. М.: ВНИРО. С. 63–67.

Муравский В.И., Бадудин В.В., Королев А.П. 1986. Мониторинг фуруцеллярии в Юго-Восточной Балтике // Сб. Тр. ПИНРО, Мурманск. С. 98–104.

Островчук П.П. 1973. Донная растительность Каркинитского залива Черного моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса. 40 с.

Парчевский В.П., Рабинович М.А. 1988. Продукция и урожай *Enteromorpha intestinalis* и перспективы использования ее в морской биотехнологии // Тез. докл. III Всесоюз. конф. по морской биологии. Севастополь. Ч. 2. Киев. С. 213–214.

Парчевский В.П., Рабинович М.А. 1989. Выращивание зеленой водоросли *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link. (*Chlorophyta*) на искусственных субстратах в районе стока хозяйственно-бытовых отходов // Тез. докл. Междунар. симп. по современным проблемам марикультуры в социалистических странах, 1989. М. С. 161–162.

Пельтихина Т.С. 2005. Ламинариевые водоросли Баренцева моря и их рациональное использование / ПИНРО. Мурманск. 122 с.

Петров К.М. 1960. Подводные ландшафты черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова // Изв. Всесоюз. географ. общ-ва. № 5. С. 392–405.

Петров К.М. 1961 а. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. II // Вестник Ленингр. ун-та. № 12. С. 116–134.

Петров К.М. 1961 б. Подводная растительность черноморского побережья Таманского полуострова и Северного Кавказа // Использование аэрометодов при исследовании природных ресурсов. М.;Л.: Изд-во АН СССР. С. 190–256.

Петров К.М. 1967 а. Подводная растительность береговой зоны Каспийского моря у Азербайджана // Опыт геолого-морфологических и гидробиологических исследований береговой зоны моря. М.;Л.: С. 103–157.

Петров К.М. 1967 б. Вертикальное распределение подводной растительности Черного и Каспийского морей // Океанология. Т. 7, вып. 2. С. 314–320.

Петров Ю.Е. 1974. Обзорный ключ порядков *Laminariales* и *Fucales* морей СССР // Новости систематики низших растений. Т. 10. С. 153–169.

Петров Ю.Е. 1975. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 53 с.

Погребняк И.И., Еременко Т.И., Островчук П.П. 1973. Запасы макроскопических водорослей и водных растений в северо-западной части Черного моря и его лиманов // Растительные ресурсы. Т. 9, № 3. С. 151–156.

Погребняк И.И., Островчук П.П. 1973 а. Фитоценозы мягких грунтов северо-западной части Черного моря // Мат-лы Всесоюз. симп. по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. Ч. 3. Киев: Наукова думка.

Погребняк И.И., Островчук П.П. 1973 б. О закономерностях распределения и продуктивности морской донной растительности: растительность восточных заливов северо-западной части Черного моря // Тез. докл. V Делегат. съезда Всесоюз. ботан. общ-ва. Киев.

Промысловые водоросли СССР. Справочник. 1971 / Возжинская В.Б., Цапко А.С., Блинова Е.И. и др. М.: Пищевая пром-ть. 269 с.

Пронина О.А. 2001. Современная методика и состояние запасов промысловых водорослей Белого моря. // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. общ-ва РАН. Т. 1. Калининград. С. 66–67.

Пронина О.А. 2002 а. Сырьевые ресурсы и промысел водорослей Белого моря // Рыбное хозяйство. № 4. С. 44–47.

Пронина О.А. 2002 б. Проблемы и перспективы использования сырьевой базы водорослей Белого моря // Мат-лы рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера: Сб. науч. тр. СевПИРО. Архангельск. С. 428–454.

Пронина О.А. 2002 в. К вопросу оценки состояния запасов промысловых водорослей Белого моря и перспективы их использования // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Мат-лы Первой междунар. науч.-практ. конф. Москва – Голицыно. М.: ВНИРО. С. 88–95.

Пронина О.А. 2005. Фукусовые водоросли Белого моря: сырьевая база, основы рационального промысла // Мат-лы Второй междунар. науч.-практ. конф. Архангельск. М.: ВНИРО. С. 80–84.

Пушкин А.Ф. 1968. Донные сообщества Чешской губы // Тр. ММБИ. Вып. 17 (21). С. 48–57.

Сабинин Д.А., Шапова Т.Ф. 1954. Темп роста, возраст, продукция *Cystoseira barbata* в Черном море // Тр. ИО АН СССР. Т. VIII. С. 119–146.

Силкин В.А., Миронова Н.В. 2005. Динамика продукционных и морфометрических показателей талломов грацилярии в культуре // Альгология. Т. 15, № 1. С. 14–27.

Сорокин А.Л., Ванюхин Б.И., Кильдюшевский Е.И., Гуревич Д.С. 1987. Методическое руководство по ландшафтному картированию морских макрофитов и оценке их запасов с применением аэрофотосъемки / ПИРО. Мурманск. 136 с.

Сорокин А.Л., Пельтихина Т.С. 1987. Запасы промысловых водорослей прибрежной зоны Мурмана и перспективы их промышленной эксплуатации // Рыбное хозяйство. № 2. С. 24–28.

Сорокин А.Л., Ванюхин Б.И., Пельтихина Т.С. 1985. Рекомендации по рациональной эксплуатации промысловых водорослей Мурмана / ПИРО. Мурманск. 52 с.

Сорокин А.Л., Ванюхин Б.И., Пельтихина Т.С. и др. 1988. Рациональный промысел водорослей Баренцева моря (рекомендации) / ПИРО. Мурманск. 47 с.

Сорокин А.Л., Ванюхин Б.И., Пельтихина Т.С. и др. 1989. Промысловые водоросли архипелага Шпицберген (методические рекомендации) / Ч. 2. ПИРО. Мурманск. 54 с.

Сорокин А.А., Пельтихина Т.С., Пестриков В.В. 1990. О возможности организации промысла ламинариевых водорослей на мелководьях Шпицбергена // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Резервные пищевые биологические ресурсы открытого океана и морей СССР». Калининград. С. 60–62.

Сорокин А.Л., Пельтихина Т.С. 1991. Ламинариевые водоросли Баренцева моря / ПИРО. Мурманск. 187 с.

- Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа.** 1994. Разд. Сообщества бентали. Водоросли / ММБИ РАН. Кольский науч. центр. Апатиты. С. 100–106.
- Тиховская З.П.** 1948. Сезонный цикл развития фукоидов на Восточном Мурмане // Сб., посвящ. памяти акад. С.А. Зерного. М.: Изд-во АН СССР.
- Тиховская З.П.** 1955. Циклы жизни *Fucus vesiculosus L.* на Восточном Мурмане // Тр. Мурманской биостанции. Т. II. С. 93–107.
- Толстикова Н.Е.** 1977 а. Некоторые особенности развития фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus L.*) и аскофиллума (*Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis*) на побережье Баренцева моря // Тр. ВНИРО, Т. 124. С. 31–36.
- Толстикова Н.Е.** 1977 б. Циклы развития *Fucus vesiculosus L.* и *Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis* на литорали Баренцева моря // Океанология. Т. XVII, вып. 1. С. 123–126.
- Толстикова Н.Е.** 1980. Наблюдения за развитием *Fucus vesiculosus L.* и *Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis* в течение года на литорали Восточного Мурмана. // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. С. 81–89.
- Трей Т.Я.** 1966. Об изучении прироста неприкрепленной фуруцеллярии в заливе Кассари // Тез. докл. на расширенном заседании Ученого совета БалтНИРХА. Рига. С. 24–25.
- Трей Т.Я.** 1973. Фитобентос прибрежных вод Западной Эстонии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига. 34 с.
- Трей Т.Я., Кулк Х.А.** 1974. Видовой состав бурых и красных водорослей прибрежных вод Эстонской ССР // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии – макрофитобентосу. М. С. 134–137.
- Трей Т.Я.** 1978. О факторах, обуславливающих распределение растительных сообществ в прибрежных водах Западной Эстонии // Проблемы современных экологических исследований природных экосистем Эстонии. Мат-лы Республик Конф. Тарту. С. 108–109.
- Трей Т.Я.** 1982. Обзор гидробиологических исследований в прилегающих к СССР районах Балтийского моря (1803–1980) / АН Эстон. ССР. Таллин. 46 с
- Флеров Б.К., Корсакова Н.В.** 1925. Водоросли юго-восточной части Баренцева моря (Печорское море) // Тр. плавучего мор. науч. ин-та. Вып. 15, М. 17 с.
- Флеров Б.К.** 1932. Водоросли побережья Новой Земли. 1. Распределение водорослей у берегов Новой Земли // Тр. ГОИН. Т. II, вып. 1. С. 7–41.
- Флеров Б.К., Корсакова Н.В.** 1932. Водоросли побережья Новой Земли. 2. Списки водорослей Новой Земли // Тр. ГОИН. Т. II. Вып. 1. С. 46–74.
- Характеристика** состояния запасов промысловых объектов в морях Северо-Европейского бассейна и в Северной Атлантике в 2002 г. и прогноз возможного вылова на 2004 г. Разд. Водоросли Белого моря. ПИНРО, 2003. Мурманск. С. 296–308.
- Шошина Е.В.** 1990. Биология *Ahnfeltia plicata (Rhodophyta)* Белого моря / АН СССР. Апатиты. Препринт. 43 с.
- Щапова Т.Ф.** 1954. Филлофора Черного моря // Тр. ИО АН СССР. Т. II. С. 3–35.
- Шевченко В.Н.** 2005. Состояние нерыбных промысловых объектов Черноморского бассейна (макрофиты) // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Мат-лы Второй междунар. науч.-практ. конф. Архангельск. М.: ВНИРО. С. 113–115.
- Maximova O.V., Moruchkova (Mitjaseva) N.A.** 2005. Long-term antropogenic transformation and contemporary state of the North Caucasian macrophytobenthos (Black sea) // Oceanology. Vol. 45, suppl. 1. Pp. 168–175.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Методы изучения распределения и запасов макрофитов	8
Баренцево море	13
Мурманское побережье	14
Фитобентос литорали	14
Запасы литоральных водорослей	20
Фитобентос sublиторали	21
Запасы sublиторальных водорослей	24
Остров Новая Земля	28
Остров Вайгач	29
Юго-восточная часть Баренцева моря	29
Архипелаг Шпицберген	30
Земля Франца-Иосифа	30
Белое море	32
Видовой состав и распределение фитобентоса	32
Запасы промысловых водорослей и трав	33
Методы восстановления (рекультивации) зарослей ламинариевых водорослей	37
Биология промысловых видов водорослей и трав северных морей России	39
Ламинариевые водоросли	39
Фукусовые водоросли	40
Анфельция	43
Морская трава zostера	44
Культивирование ламинариевых водорослей в Баренцевом и Белом морях	46
Балтийское море	54
Биология и запасы промысловых водорослей	54
Выбросы промысловых водорослей	58

Каспийское море	60
Черное море	64
Флора макрофитов	66
Ассоциации макрофитов	67
Биология, культивирование, восстановление биоценозов промысловых и потенциально промысловых водорослей и трав	76
Цистозира	76
Филлофора	79
Грациллярия	82
Ульва (морской салат)	84
Энтероморфа (кишечница)	86
Морские травы	86
Запасы промысловых водорослей и трав	87
Роль макрофитов в экосистеме	90
Азовское море	94
Литература	97

CONTENT

Preface	5
Methods for studies of distribution and resources of seaweeds and seagrasses	8
Barents Sea	13
Murman coast	14
Phytobenthos of the littoral zone	14
Resources of littoral seaweeds	20
Phytobenthos of the sublittoral zone	21
Resources of sublittoral seaweeds	24
Novaya Zemlya Island	28
Vaigach Island	29
Southeastern part of the Barents Sea	29
Spitsbergen Archipelago	30
Franz Josef Land	30
White Sea	32
Species composition and distribution of phytobenthos	32
Resources of commercial seaweeds and seagrasses	33
Recultivation techniques for laminaria seaweed thickets	37
Biology of commercial species of seaweeds and seagrasses of the northern seas of Russia	39
Laminaria seaweeds	39
Fucus seaweeds	40
Ahnfeltia	43
Seagrass zostera	44
Cultivation of laminaria seaweeds in the Barents and White Seas	46
Baltic Sea	54
Biology and resources of commercial seaweeds	54
Casts of commercial seaweeds ashore	58

Caspian Sea	60
Black Sea	64
Flora of seaweeds and seagrasses	66
Associations of seaweeds and seagrasses	67
Biology, cultivation, recovery of biocenoses of commercial and potentially commercial seaweeds and seagrasses	76
Cystoseira	76
Phyllophora	79
Gracillaria	82
Ulva (marine salad)	84
Enteromorpha	86
Seagrasses	86
Resources of commercial seaweeds and seagrasses	87
Role of seaweeds and seagrasses in the ecosystem	90
Sea of Azov	94
References	97

Блинова Екатерина Ивановна

**Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России
(флора, распространение, биология, запасы, марикультура)**

Заведующая редакцией *Г.П. Короткова*
Редактор *Л.Е. Кронская*
Художественный редактор *В.В. Веселова*
Корректор *Е.Н. Гаврилова*
Технический редактор *Н.Э. Боровик*
Компьютерная верстка *Н.Э. Боровик*

Подписано в печать 08.11.2007.
Печ. л. 7,12 + 16 с. вкл. Формат 70×100 1/16.
Тираж 200. Заказ № 51

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17
Тел.: (499) 264-65-33
Факс: (499) 264-91-87



Книга является первой сводкой (монографией) данных о видовом составе (флоре), распространении, биологии, запасах, марикультуре водорослей-макрофитов и трав в экосистемах литорали и сублиторали всех морей европейской части России.

Издание представляет интерес для широкого круга читателей: альгологов, гидробиологов, специалистов по мониторингу и охране экосистем морей, работников рыбной промышленности, преподавателей, студентов, любителей природы.

Издательство ВНИРО