

А.А. КАЛУГИНА-
ГУТНИК



ФИТОБЕНТОС
ЧЕРНОГО МОРЯ

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
Ордена Трудового Красного Знамени
Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского

А. А. КАЛУГИНА-ГУТНИК

ФИТОБЕНТОС ЧЕРНОГО МОРЯ

<http://biotex.ibss.org.ua>

Издательство «Наукова думка»
Киев — 1975

Книга представляет первую сводку данных о видовом составе, сезонной и многолетней динамике, вертикальном и горизонтальном распределении 292 видов зеленых, бурых и красных водорослей советских берегов Черного моря. Даны классификация донной растительности Черного моря и его гидробиотическое районирование. Приводятся промысловые карты водорослей для советских берегов Черного моря. Особое внимание уделено влиянию загрязнения прибрежных вод моря на биологию и распределение водорослей.

Рассчитана на альгологов, гидробиологов, работников рыбной промышленности и здравоохранения.

Ответственный редактор
чл.-кор. АН УССР *В. Н. ГРЕЗЕ*

Рецензенты:

д-р биол. наук *А. Д. ЗИНОВА*,
д-р биол. наук *Н. В. КОНДРАТЬЕВА*

Редакция общей биологии

К $\frac{21009-189}{M221(04)-75}$ БЗ-4-14-75

© Издательство «Наукова думка», 1975

ВВЕДЕНИЕ

Изучение фитобентоса Черного моря связано с разработкой ряда важных теоретических и практических задач.

Морские водоросли являются первичными продуцентами органического вещества, источниками кислорода, пищевой базой и убежищем для многих видов животных. Так же как и наземные растения, макрофиты аккумулируют солнечную энергию, дальнейшая трансформация которой приводит в движение всех обитателей прибрежной зоны моря. Кроме того, морские водоросли и травы непосредственно служат человеку в качестве ценного сырья для пищевой, текстильной, бумажной и мебельной промышленности, используются в медицине и в сельском хозяйстве.

Черное море является одним из наиболее богатых промысловыми водорослями морей СССР. В нем произрастают такие водоросли, как филлофора, цистозира, и цветковое растение zostера, образующие обширные подводные заросли. Все эти виды являются основным сырьем для производства агароида, альгината натрия и других веществ, широко применяемых в народном хозяйстве страны.

Для планового развития водорослевой промышленности необходимо наладить строгий учет имеющихся сырьевых запасов, выявить наличие запасов в малоизученных районах и на основе данных о процессах естественного воспроизводства зарослей дать научное обоснование рационального использования имеющихся растительных ресурсов Черного моря. Сведений по этим вопросам еще очень мало.

Инвентаризация черноморской альгофлоры на основе новейших методов систематики, сезонная и годовая динамика видового состава и влияние на него антропогенного фактора, биология видов, экологическая адаптация и внутривидовая дифференциация, структура фитоценозов и взаимоотношения между видами, слагающими их, — вот далеко не полный перечень проблем, стоящих перед современной морской альгологией. Решение их необходимо для разработки теоретических основ рационального использования растительных ресурсов водоема и создания управляемых морских подводных плантаций. Особенно важное значение приобретают вопросы искусственного разведения местных высокопродуктивных растений и акклиматизации новых, ценных в промысловом отношении, видов водорослей.

Учитывая огромное значение макрофитов, с одной стороны, и слабое освещение в литературе перечисленных выше вопросов, с другой,

при изучении водорослей Черного моря мы преследовали следующие цели:

1. Дать экологическую и фитогеографическую характеристику видового состава зеленых, бурых и красных водорослей и осветить вопросы происхождения черноморской альгофлоры, что является естественным и необходимым дополнением к опубликованному А. Д. Зиновой (1967) «Определителю зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР».

2. Определить сезонную и многолетнюю динамику видового состава макрофитобентоса Черного моря и степень влияния на него антропогенного фактора.

3. Описать структуру основных растительных ассоциаций, классифицировать их и составить карту донной растительности Черного моря.

4. Уточнить видовую и внутривидовую таксономическую структуру родов *Cystoseira* и *Phyllophora* в Черном море, которые являются наиболее массовыми и ценными в промысловом отношении водорослями.

5. Выявить основные черты биологии филлофоры, цистозиры и ульвы с учетом следующих данных: рост и развитие, сроки размножения, динамика численности популяций, продукция.

6. Установить распределение биомассы и запасов массовых видов макрофитобентоса и составить промысловые карты водорослей для отдельных районов Черного моря.

7. Дать общую оценку продуктивности макрофитов Черного моря.

8. Составить правила и рекомендации по добыче промысловых видов водорослей Черного моря.

К настоящему времени автором накоплено много данных о качественном составе и количественном распределении макрофитов, сезонной и годовой их динамике, биологии массовых видов и фитоценологических особенностях донной растительности Черного моря. Автор поставил перед собой задачу обобщить результаты своих исследований и имеющиеся литературные сведения о фитобентосе Черного моря. В настоящей работе рассматривается только макрофитобентос, состоящий в основном из зеленых, бурых и красных водорослей. При фитоценологической характеристике донной растительности были учтены харовые водоросли и водные цветковые растения.

Работа основана на материалах пятнадцатилетних (1959—1973 гг.) экспедиционных и экспериментальных исследований автора, выполненных на Новороссийской научно-исследовательской биологической станции им. проф. В. М. Арнольди и в Институте биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР.

Материал был собран автором в 12 альгологических и 2 гидробиологических экспедициях, проведенных с участием аквалангистов, вдоль советских берегов Черного моря, от Батуми до Тендровской косы, включая Филлофорное поле Зернова, Каркинитский и Джа-

рылгачский заливы (рис. 1) *. Кроме того, в Новороссийской и Севастопольской бухтах и у Карадага проведены сезонные и многолетние наблюдения видового состава и структуры фитоценозов. Общий объем выполненной работы включает 850 гидробиотических разрезов, охвативших глубины от 0 до 60 (90) м, 4999 станций, 6668 учетных площадок и 7560 качественных проб (табл. 1). Изучение биологии видов проводилось в районе Севастопольской бухты. Всего

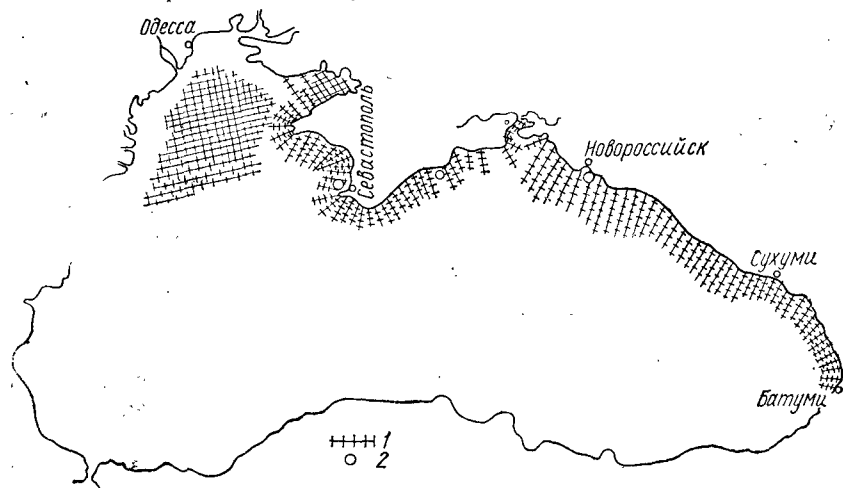


Рис. 1. Схема гидробиотических разрезов в Черном море (1959—1973 гг.).
1 — разрезы со станциями; 2 — места сезонных и многолетних наблюдений.

было обработано около 2 тыс. проб и проанализировано около 50 тыс. растений, в том числе по видам: *Cystoseira barbata* — 14 400, *S. crinita* — 13 200, *Phyllophora nervosa* — 4700, *Ph. brodiaei* — 320, *Ulva rigida* — 12 800.

Появление акваланга явилось крупным событием в истории освоения подводного мира, благодаря чему стало возможным изучать малодоступные для исследователя скалистые участки дна. Исследование донной растительности с применением легководолазной техники впервые было начато в СССР на Черном море (К. Петров, 1960—1970; Калугина, 1961—1969; Калугина и др., 1966, 1967; Калугина-Гутник, 1970—1974; Островчук, 1973). Несколько позже акваланг стал успешно применяться при изучении фитобентоса Белого, Баренцева, Балтийского, Охотского, Японского и Каспийского морей. В настоящее время акваланг настолько прочно вошел в арсенал гидробиотических исследований, что без него не-

* Альгологические экспедиции вдоль кавказского и крымского берегов проведены на любезно предоставленном нам СЧС «Первенец», принадлежащем Главчерноморрыбвуду. Исследования в районе Филлофорного поля Зернова выполнены на э/с АзЧерНИИРО «Гонец». За активное содействие в выполнении экспедиционных работ автор выражает свою глубокую признательность указанным организациям и личному составу экипажей судов.

мыслим никакой, даже самый простой, вид подводных наблюдений. Исходя из этого данные наших исследований основаны главным образом на сборах, проведенных с помощью аквалангистов. В работе принимал участие почти один и тот же состав аквалангистов, которые предварительно были ознакомлены с массовыми видами фитобентоса и с методикой подводных гидрботанических исследований*.

В супралиторальной и псевдолиторальной зонах отбор проб велся вручную с берега, на глубине 0,5—40 м — с помощью аквалангистов, глубже — драгой и дночерпателем «Океан».

Таблица 1

Количество проб фитобентоса, собранных для изучения состава и распределения фитобентоса и структуры фитоценозов Черного моря (1959—1972 гг.)

Район	Разрезов	Станций	Проб	
			количественных	качественных
От Батуми до Туапсе	71	497	220	127
От Туапсе до Анапы	63	372	1488	460
От Керчи до Карадага	10	50	92	54
Южный берег Крыма	29	190	408	227
Юго-западный берег Крыма	23	136	452	272
Каркинитский залив	21	148	270	138
Филлофорное поле Зернова	19	270	1080	215
Новороссийская бухта	462	2772	730	4350
Севастопольская бухта	92	332	1588	1450
Суджукская лагуна	44	120	180	72
Карадаг	16	112	160	195
Всего	850	4999	6668	7560

Опыт многолетних наблюдений показал, что изучение подводной растительности с применением легководолазного снаряжения очень эффективно и позволяет:

а) получить более точные данные: о видовом составе макрофитов изучаемого района; о структуре фитоценозов и границах их распространения; о численности и биомассе фитобентоса до глубины 40 м при любом грунте, рельефе дна и в различных сезонах года; о размере, возрастном и весовом составе популяций массовых видов;

б) точнее и с меньшей затратой времени определить запасы промысловых видов;

в) провести фото- и киносъемки распределения растительных сообществ;

* В экспедиционных работах принимали участие на общественных началах спортсмены-подводники Московского морского клуба ДОСААФ, возглавляемые инструкторами Н. Гордеевым, Б. Гулером, А. Жуковым, В. Королевым и В. Артемьевым. За огромную помощь, оказанную при отборе проб и наблюдениях под водой, всем этим товарищам автор выражает свою искреннюю и глубокую благодарность.

г) проверить работу различных приборов под водой (драги, дночерпателя и др.);

д) провести подводные наблюдения за процессами воспроизводства естественных зарослей макрофитов и при их искусственном разведении.

Сравнительное изучение различных методов отбора проб под водой позволило сделать вывод о том, что дночерпатели не пригодны для количественного учета не только макрофитов, растущих на твердых грунтах, но и водорослей, лежащих в виде пласта на ровном илистом или песчаном дне с примесью ракушечника. Согласно проведенным наблюдениям, весовые показатели фитобентоса, добытого с помощью дночерпателя, в полтора раза ниже, чем полученного аквалангистами (Калугина, 1969). Дночерпатели можно применять только при исследовании открытых фитоценозов со слабо развитым растительным покровом и расположенных на мягких грунтах.

Основным методом изучения структуры фитоценозов и картирования донной растительности был метод гидрботанических разрезов, прокладываемых перпендикулярно к берегу. Разрезы отстояли друг от друга у открытых берегов на расстоянии 2,5—3 мили, а в бухтах — 0,5—1 км. Таким образом, удалось выполнить среднемасштабную (для открытых берегов) и крупномасштабную (для бухт) геоботанические (подводные) съемки. Станции по разрезу всюду брались на стандартных глубинах: 0, 1, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50 и 60 м. Глубина отмечалась судовым эхолотом, а на мелководье — лотом со шлюпки.

На каждой станции с помощью металлической рамки размером 50 × 50 см брались четыре пробных площадки и две качественные пробы. При описании гидрботанических площадок учитывались следующие показатели: проективное покрытие, ярусность, обилие, высота растений, жизненность, физиономичность, видовой состав, численность, биомасса. Кроме того, отмечались глубина, грунт, рельеф дна, степень прибойности и защищенности, соленость и прозрачность воды. При описании фитоценозов в настоящей работе принята геоботаническая терминология в понимании В. Н. Сукачева и его школы. Видоизменен только один термин: «геоботанические профили» мы называем «гидрботаническими разрезами», как это сделано В. В. Громовым (1973а). В такой интерпретации в целом сущность термина не изменяется, но полнее отражается принцип применяемого метода при исследовании водной растительности, в отличие от наземной.

Большинство изученных водорослей исследованы в живом состоянии, и только часть из них — в фиксированном (формалином). При сравнительном изучении анатомо-морфологической структуры, роста и развития проростков, строения органов размножения водорослей широко применяли зарисовки с помощью рисовального аппарата РА-1 как для изготовления иллюстраций, так и в качестве рабочего метода. При микроскопических исследованиях пользовались световым микроскопом МБИ-3. Для сравнительного анализа

морфологических признаков растений очень эффективным оказался метод массового приготовления гербария, собранного по сезонам в различных условиях обитания. За период исследований было изготовлено около 50 тыс. гербарных образцов из различных районов моря, на основе которых постепенно в Институте биологии южных морей создается фондовый гербарий водорослей Черного моря.

Для сравнительной характеристики флористического состава в различных районах моря, а также между ассоциациями и по сезонам в одной и той же ассоциации определен коэффициент общности видов по формуле Жаккара: $C = c \times 100/a$, где c — количество видов, общих для сравниваемых ассоциаций, районов или сезонов, a — общее количество видов.

Рисунки водорослей выполнены Л. Б. Бурень, которая принимала участие во многих проводимых автором экспериментальных и полевых работах. Большую помощь в исследованиях оказывали И. К. Иванова, А. С. Адриановская и Л. И. Лыскова. Во время работы над этой книгой автор неоднократно получал ценные консультации от докторов биологических наук В. Д. Александровой, Н. В. Кондратьевой и Г. М. Зозулина и от кандидатов биологических наук Н. М. Куликовой, К. Л. Виноградовой, Л. П. Перестенко и Ю. Е. Петрова. Автор считает своим приятным долгом выразить указанным товарищам искреннюю признательность.

Глубокую благодарность за постоянное содействие и ценные советы при выполнении настоящей работы автор выражает своему дороговому учителю доктору биологических наук А. Д. Зиновой.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВОГО СОСТАВА ВОДОРΟΣЛЕЙ ЧЕРНОГО МОРЯ

Выяснение видового состава и его распределения в различных участках моря явилось первым этапом в изучении водорослей Черного моря. Еще в конце XVIII ст. появились работы С. Гмелина (Gmelin, 1768) и Габлицела (1785), в которых для Черного моря указано около десяти видов водорослей. В более поздних сводках (Agardh, 1822, 1824; Lamouroux, 1822; Lyall, 1825; Постельс, Рупрехт, 1840; Demidoff, 1842; Шперк, 1869; Плутенко, 1872; Срединский, 1872, 1882; Ришави, 1874—1890; Рейнгард, 1885; Декенбах, 1893—1903; Петков, 1904—1905; Teodoresco, 1907) число видов постепенно увеличивалось и достигло примерно 100. Начало экологического направления в изучении водорослей связано с именем С. М. Переяславцевой (1901, 1910), обратившей внимание на периодичность в развитии некоторых видов. Она впервые высказала мысль о сходстве флоры Черного моря с флорой Средиземного моря и постепенном обеднении в видовом отношении флоры Атлантического океана по мере продвижения ее во внутренние водоемы.

Многочисленные коллекции водорослей, собранные С. А. Зерновым в различных экспедициях по Черному морю, легли в основу ряда важных систематических сводок Н. Н. Воронихина (1908—1910). Флора водорослей Новороссийской бухты описана Е. С. Зиновой (1935), Одесского берега — И. И. Погребняком (1937, 1938), побережья Болгарии — С. Петковым (1919; Petkoff, 1932) и побережья Румынии — М. Челан (Celan, 1935—1964).

К концу 70-х годов, после исследований К. М. Петрова (1961а, б), К. Л. Виноградовой (1966), В. Сколки (Skolka, 1969) и С. Димитровой (1969а, б, в, 1973), изучение флористического состава водорослей Черного моря можно считать в основном законченным. Обобщением результатов этих исследований является «Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР» А. Д. Зиновой (1967), где для Черного моря указывается 277 видов водорослей.

Характерной чертой систематических исследований последних лет в Черном море является более углубленное изучение и описание некоторых видов водорослей на основе данных об их росте, развитии и экологической изменчивости (Celan, Vavagu, 1968; Калугина-Гутник, 1973а, 1974а; А. Зинова, Калугина, 1974).

Систематический состав водорослей Черного моря, за исключением побережья Турции, выяснен достаточно детально. Об этом

свидетельствует тот факт, что за последнее десятилетие в результате основательного изучения флористического состава в Черном море было обнаружено всего 15 ранее не отмеченных в нем видов и ни одного вида, нового для науки (К. Петров, 1961; Калугина, 1964, 1968в; Калугина, Лачко, 1966; Калугина, Куликова, Лачко, 1967; А. Зинова, 1967; Еременко, 1967; Димитрова, 1969—1973; Skolka, 1969; Celan, Bavaru, Elefteriu, 1969; Craciun, 1970; Калугина-Гутник, 1970б, 1973б, в, 1974б; А. Зинова, Калугина, 1974).

В настоящее время для флоры Черного моря известно 292 вида водорослей-макрофитов (из них зеленых — 84, бурых — 74 и красных — 134 вида), относящихся к 3 отделам, 5 классам, 28 порядкам, 61 семейству и 148 родам. Наиболее многочисленны представители семейства Chaetophoraceae (11 родов), Ulvaceae (5 родов), Chordariaceae (7 родов), Corallinaceae (8 родов), Ceramiaceae (8 родов), Rhodomelaceae (9 родов). Самые богатые роды — Enteromorpha (9 видов), Cladophora (10 видов), Ectocarpus (7 видов), Kylinia (7 видов), Ceramium (12 видов), Polysiphonia (11 видов), Laurencia (7 видов).

В период наших исследований у советских берегов Черного моря было обнаружено 218 видов водорослей, из них зеленых — 59, бурых — 63 и красных — 96.

Черное море, вследствие низкой солености воды, полуизолированности от Средиземного моря и своего положения (среди суши с континентальным климатом), отличается по гидрологическим условиям и флористическому составу фитобентоса от других морей, лежащих в той же биогеографической зоне. Два фактора — температура и соленость — в основном определяют таксономический состав и экологический характер черноморской альгофлоры.

Экологические условия прибрежной зоны очень своеобразны и тем резче проявляются, чем обширнее и мелководнее она. Здесь наиболее ощущается влияние пресных вод берегового стока, обуславливающее колебание солености воды. В последние годы возросло влияние такого мощного фактора, как загрязнение прибрежных вод канализационными стоками и нефтепродуктами, которые сильно изменяют экологические условия отдельных участков моря. Прогревание и охлаждение воды до дна способствуют более резким колебаниям температуры воды, а наличие взвесей в воде сказывается на качестве поглощаемого света (изменении его спектрального состава с глубиной) и на прозрачности воды. Процессы разложения отмерших организмов и регенерация питательных веществ, растворимых в воде, происходят в значительных масштабах, а на небольших глубинах при наличии турбулентности они более или менее равномерно распределяются в прибрежной зоне, за исключением сильно вдающихся в материк бухт и заливов. Все это в совокупности с другими физико-химическими и гидродинамическими факторами создает в прибрежной зоне особый режим, резко отличный от гидрологического режима центральной части моря, что в свою очередь сказывается на общих чертах прибрежной флоры и растительности Черного моря.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА ВОДОРΟΣЛЕЙ

В формировании флоры водорослей Черного моря большая роль принадлежит температуре. Континентальный характер района расположения Черного моря отражается на температуре воды. Годовые колебания температуры достигают 26° *, т. е. в 2,5 раза больше, чем в океане на тех же широтах. Зимой температура воды в северо-западной части, где поверхность моря покрывается льдом, достигает $-1,4^{\circ}$. В восточной половине моря средняя зимняя темпе-

Т а б л и ц а 2

Распределение видового состава водорослей по продолжительности вегетации *

Группа	Зеленые	Бурые	Красные	Всего
Многолетняя	2	16	57	75
	2,7	21,3	76,0	28,3
Однолетняя	58	11	51	120
	48,3	9,2	42,5	45,3
Сезонная летняя	5	17	17	39
	12,8	43,6	43,6	14,7
Сезонная зимняя	4	23	4	31
	12,9	74,2	12,9	11,7
Всего	69	67	129	265
	26,0	25,3	48,7	100,0

* В этой и последующих таблицах в числителе приводится количество видов, а в знаменателе — процент видов.

ратура воды не падает ниже $+8^{\circ}$. Таким образом, зимний режим северо-западной части моря приближается к субарктическому, а восточной — к режиму морей умеренных широт. Летом температура воды достигает $25-28^{\circ}$, т. е. равна температуре субтропических и даже тропических морей. При этом холодный (зимний) и теплый (летний) периоды очень длительные, а переходные (весенний и осенний) короткие.

Довольно своеобразен температурный режим прибрежной части моря в зоне обитания макрофитов. Наиболее резкие колебания температуры наблюдаются в мелководных участках. С глубиной сезонные колебания температуры воды постепенно снижаются и на глубине 30—40 м не превышают $2-4^{\circ}$.

Сезонная смена макрофитов в Черном море выражена резко и обуславливается в основном температурным и световым режимами, наличием биогенных веществ и циклом развития самих водорослей.

* Здесь и далее всюду температура указана в градусах Цельсия.

Фитогеографический состав водорослей в группах различной продолжительности

Виды	Арктическо-бореальная	Евразийско-бореальная	Среднебореальная	Нижнебореальная	Широкобореальная
Многолетние	$\frac{6}{8,6}$	—	$\frac{1}{1,3}$	$\frac{26}{34,7}$	$\frac{14}{18,7}$
Однолетние	$\frac{6}{5,0}$	$\frac{3}{2,3}$	—	$\frac{30}{25,0}$	$\frac{43}{35,8}$
Сезонные летние	—	—	—	$\frac{12}{30,8}$	$\frac{5}{12,8}$
Сезонные зимние	$\frac{6}{19,4}$	$\frac{5}{16,2}$	$\frac{1}{3,2}$	—	$\frac{17}{54,8}$

Водоросли Черного моря по срокам развития можно разделить на четыре группы: многолетние — с многолетним слоевищем; однолетние — с непрерывной сменой циклов во все сезоны; сезонные летние и сезонные зимние — с преимущественным развитием гаметофита или спорофита по отдельным сезонам. У двух последних групп сроки вегетации ограничены коротким периодом года, когда для их развития появляются благоприятные условия. Летние формы встречаются в период с мая по октябрь, а зимние — с ноября по апрель включительно.

Многолетняя группа включает 75 видов, что составляет 28,3% общего количества видов, для которых определены сроки вегетации*. Ядро многолетней группы образуют багрянки (76,0%), к которым относятся виды *Laurencia*, *Gelidium*, *Phyllophora*, *Gracilaria* и др. (табл. 2 и приложение 1). Бурые водоросли составляют 21,3% (*Cystoseira*, *Cladostephus*, *Nereia*, *Zanardinia*, *Sphacelaria* и др.), а зеленых всего 2,7% (*Ulva rigida* и *Codium vermilara*). Многолетние виды во все сезоны года являются доминантами и субдоминантами растительных сообществ. В количественном развитии большинства представителей данной группы наблюдаются два максимума — весенний и осенний. Ведущее место среди многолетних форм принадлежит нижнебореальным (34,7%) и бореально-тропическим (26,7%) элементам флоры, что указывает на их тепловодный характер (табл. 3).

Группа однолетних форм представлена наибольшим числом видов (120). Сюда относятся остальные зеленые водоросли (58 видов), 11 видов бурых и 51 — красных. Количественное развитие представителей данной группы имеет одновершинный характер с максимумом в весенне-летний период. Некоторые виды, например *Enteromorpha linza*, *E. intestinalis*, *Cladophora laetevirens*, *Ceramium*

* Для остальных 27 видов период вегетации установить не удалось из-за отсутствия достаточных сведений.

вегетации

Бореально-тропическая	Субтропическая	Тропическая	Космополиты	Эндемики	Всего
20	3	1	1	3	75
$\frac{20}{26,7}$	$\frac{3}{4,0}$	$\frac{1}{1,3}$	$\frac{1}{1,3}$	$\frac{3}{4,0}$	$\frac{75}{100}$
22	—	—	14	2	120
$\frac{22}{18,3}$	—	—	$\frac{14}{11,7}$	$\frac{2}{1,7}$	$\frac{120}{100}$
12	9	1	—	—	39
$\frac{12}{30,8}$	$\frac{9}{23,1}$	$\frac{1}{2,5}$	—	—	$\frac{39}{100}$
—	—	—	2	—	31
—	—	—	$\frac{2}{6,4}$	—	$\frac{31}{100}$

gibrum, *Callithamnion corymbosum*, в бухтах образуют полидоминантные ассоциации. Однако большинство однолетних водорослей относится к сопутствующим и редким видам, и только небольшая часть из них образует эпифитные синузии на цистозире, филлофоре и кодимуме. Фитогеографический состав группы весьма пестрый. В наибольшем количестве в ней представлены широкобореальные элементы (35,8%). В отличие от остальных групп водорослей в этой группе содержатся почти все виды-космополиты, обитающие в Черном море.

Сезонные летние виды развиваются при температуре воды 16—27°. К ним относится 39 видов, в основном бурые и красные водоросли (по 17 видов). Сюда входят виды родов *Corynophlaea*, *Stilophora*, *Feldmannia*, *Myriactula*, *Padina*, *Dilophus*, *Dasya*, *Ceramium ciliatum* и др.

В количественном развитии летних форм отмечается один максимум — в конце лета (август — сентябрь), после чего их слоевища начинают постепенно отмирать. Все они обитают в самой мелководной и хорошо прогреваемой прибрежной зоне на глубине 0—5 (10) м. Одни из них растут в качестве эпифитов на цистозире, образуя летние синузии (*Stilophora*, *Corynophlaea*, *Erythrotrichia*, *Ectocarpus agabicus*), другие обитают на скалах и камнях, создавая в теплый период года ассоциации (*Feldmannia*, *Dilophus*, *Nemalion*, *Ceramium ciliatum*). Очень своеобразен фитогеографический состав данной группы. Среди летних форм совершенно отсутствуют арктическо-бореальные и даже верхне- и среднебореальные и очень слабо представлены широкобореальные элементы флоры (12,8%). Ядро группы составляют нижнебореальные и бореально-тропические виды (61,2%), представленные главным образом ценозообразующими формами. В данную группу водорослей входят все известные для Черного моря субтропические и тропические виды (в сумме 25,6%).

Группа сезонных зимних форм является самой малочисленной и включает 31 вид (11,7%). Наличие в этой группе значительного

количества бурых водорослей (74,2%) свидетельствует об их большой требовательности к определенным условиям обитания. Сюда входят виды родов *Urospora*, *Bangia*, *Porphyra*, *Scytosiphon* и др., образующие самостоятельные ассоциации. Представители зимних форм водорослей произрастают в самой мелководной зоне при температуре воды 3—12°. Некоторые виды, например *Bangia fuscopurpurea*, *Urospora penicilliformis*, поднимаются за пределы уреза воды на высоту до 1 м, составляя в зоне заплеска на обнаженных скалах и валунах чистые зимние ассоциации. Замечено, что чем суровее зима, тем больших размеров достигает слоевища зимних форм. Например, в теплую зиму (при температуре воды 6—8°) длина слоевища порфиры и скитосифона достигает 3—5 и 10—15 см, а в суровую зиму (при температуре воды 2—4°) — 10—15 и 30—50 см соответственно. Аналогичная картина наблюдается и по мере продвижения зимних форм с восточного побережья к северо-западному, которое, как уже отмечалось, характеризуется наиболее суровыми зимними условиями. Фитогеографический состав группы соответствует характеру распределения и срокам развития ее представителей. В основном это широкобореальные (54,8%), арктическо-бореальные (19,4%) и верхнебореальные (16,2%) виды. Тепловодные элементы (нижнебореальные, бореально-тропические, субтропические и тропические виды) и эндемики среди данной группы отсутствуют.

Для каждой из четырех групп водорослей характерен определенный срок размножения. У большинства многолетних форм, относящихся к тепловодным элементам флоры, наблюдается два периода в развитии репродуктивных органов — весенний (наиболее активный) и осенний; и лишь у некоторых видов, главным образом у глубоководных (*Nereia*, *Phyllophora perversa*), сроки размножения приходятся на холодный период года. Многолетние формы холодноводного происхождения (*Phyllophora brodiaei*, *Ph. pseudoceranoides*, *Rhodochorton*) размножаются в летний период, а однолетние водоросли — почти круглый год (с марта по декабрь). У сезонных водорослей сроки размножения очень ограничены и приходятся у зимних форм на март — апрель и у летних — на июль — август (см. приложение 2). Если у многолетних и однолетних форм материнское растение после плодоношения продолжает расти, то у сезонных форм слоевища после размножения отмирают и разрушаются.

Наблюдая за сроками развития отдельных видов фитобентоса Новороссийской бухты и сопоставляя их с изменениями температуры воды и светового режима, Н. В. Морозова-Водяницкая (1927, 1930а) установила следующие биологические сезоны: зима — с декабря по январь (2 месяца), весна — с февраля по май (4 месяца), лето — с июня по сентябрь (4 месяца) и осень — с октября по ноябрь (2 месяца). Эти сезоны соответствуют годовому изменению солнечной радиации и продолжительности дня.

Количество видов водорослей в течение года сильно изменяется (Морозова-Водяницкая, 1927, 1930а; Еременко, 1967; Калугина-

Гутник, 1973б, 1974б). По данным наших многолетних наблюдений в различных участках моря, наибольшее число видов приходится на весенне-летний, а наименьшее — на осенне-зимний периоды (рис. 2). Так, максимальное число видов в Новороссийской и Севастопольской бухтах отмечено в мае. Это объясняется тем, что весной, наряду с началом массового развития однолетних и сезонных летних форм, все еще встречаются отдельные растения сезонных зимних форм. В осенний период такого смешения видов не наблюдается, поскольку большинство однолетних и летних водорослей заканчивают вегетацию за 1—1,5 месяца до появления зимних форм. В районе Карадага из-за частого поднятия холодных глубинных вод при сгонных ветрах прибрежные воды медленнее прогреваются, поэтому весенняя альгофлора начинает развиваться на 1—1,5 месяца позже, чем в Новороссийской и Севастопольской бухтах, и максимальное число видов приходится на июль.

Из рис. 2 также видно, что в начале года раньше всего появляются зеленые водоросли. В феврале поверхность прибрежных скал и валунов покрывается сплошным зеленым ковром из проростков энтероморфы, ульвы и кладофоры. В мае длина слоевища этих водорослей достигает 20—40 см. В марте появляются багрянки: на прибрежных твердых субстратах — *Scgamium gubrum*, *S. strictum*, *S. diaphanum*, *Callithamnion cogymbosum*, а на слоевищах цистозиры — виды родов *Kylinia*, *Acrochaetium*, *Erythrotrichia*, *Polysiphonia*. Большинство бурых водорослей начинает развиваться позже остальных (в апреле) и максимума достигает в июне.

Все эти данные свидетельствуют о том, что в жизни водорослей Черного моря существуют два очень важных периода, которые не соответствуют ни астрономическим сезонам, ни срокам развития наземной растительности. Первый приходится на февраль и март, когда еще не повышается температура воды в море, но идет массовое прорастание спор, второй — на апрель и май, когда наблюдается резкое повышение температуры воды и бурный рост макрофитов. Для большинства видов зеленых и многолетних форм бурых и красных водорослей прибрежной зоны Черного моря первый период

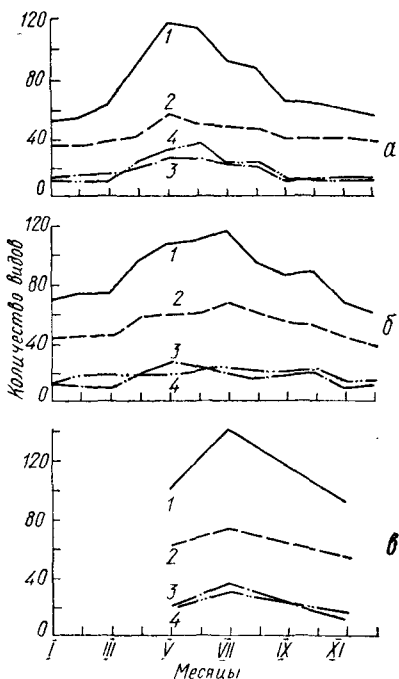


Рис. 2. Изменение количества видов водорослей по месяцам в Новороссийской (а) и Севастопольской (б) бухтах и у Карадага (в).

1 — общее количество видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли.

можно назвать «водорослевой весной», а второй — «водорослевым летом».

В целом фитобентос Черного моря представлен преимущественно широко распространенными эвритермными видами, среди которых немало космополитов. В определенные сезоны в основную массу этих видов вклиниваются стенотермные виды, изменяя общий видовой состав. На больших глубинах (свыше 20—25 м) состав альгофлоры остается почти постоянным круглый год вследствие слабых сезонных колебаний температуры глубинных вод.

ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ВИДОВОЙ СОСТАВ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Одним из мощных экологических факторов, влияющих как на многолетнюю динамику фитобентоса, так и на его горизонтальное распределение, является загрязненность прибрежной зоны. Источниками загрязнения служат бытовые и промышленные стоки и нефтепродукты, поступающие в море в результате хозяйственной деятельности человека. Впервые на это обратила внимание Н. В. Морозова-Водяницкая (1927, 1930а,б), которая на основании многолетних наблюдений за распределением водорослей в Новороссийской бухте выделила три основные группы организмов: поли-, мезо- и олигосапробные.

Из года в год загрязненность отдельных участков Черного моря возрастала. Особенно заметно эта тенденция проявилась в Новороссийской бухте, что, естественно, привлекло внимание гидробиологов. Начиная с 1960 г. сотрудниками Новороссийской биологической станции было продолжено изучение влияния гидрохимического режима Новороссийской бухты на состав и распределение флоры и фауны, начатое на этой же станции в 1925 г. В результате было установлено, что зоны загрязнения значительно сместились в сторону моря, и в 1964 г. Новороссийская бухта в целом уже считалась загрязненным районом (Калугина и др., 1967).

Увеличение загрязненности воды Новороссийской бухты повлекло за собой дальнейшие изменения в составе и распределении морских организмов. Так, Н. Ю. Миловидова (1966) отмечала смещение биоценозов к выходу из бухты в соответствии со смещением гидрохимических районов, что свидетельствовало об увеличении загрязненности воды.

Особенно чувствительными к изменению степени загрязненности воды оказались водоросли-макрофиты, поглощающие питательные вещества из окружающей среды всей поверхностью слоевища. Данные о динамике видового состава и распределении макрофитов Новороссийской бухты за последние 40 лет позволили вскрыть некоторые закономерности в изменении альгофлоры.

Степень и характер загрязненности в прибрежной зоне неравномерны, поэтому и воздействие ее на видовой состав фитобентоса неодинаково. По характеру распределения водорослей Новорос-

сийская бухта 40 лет тому назад была разделена Н. В. Морозовой-Водяницкой (1930а) на три флористических района: I — порт, II — средняя часть бухты и III — горло с открытой частью бухты.

В 1927—1930 гг. самым загрязненным районом был порт, где произрастали такие водоросли, как *Bangia fuscopurpurea*, *Urospora penicilliformis*, *Cladophora laetevirens*, *C. albida*, *Enteromorpha intestinalis*, *Ceramium diaphanum*, *Dilophus fasciola*, *Scytosiphon lomentaria*, виды рода *Ectocarpus* и др. Кроме них в порту местами сохранились формации *Cystoseireta*, *Zostereta*, *Enteromorpha* и *Ulveta* (рис. 3). Общее количество видов водорослей в порту составляло 37, из них зеленых — 18, бурых — 8 и красных — 11.

К 1960 г. в районе порта уже исчезла формация *Cystoseireta*. Отдельные кусты цистозирры встречались лишь на подводных массивах в северо-восточной части порта. Значительно сократилась площадь формации *Zostereta*. Однако видовой состав фитобентоса все еще был разнообразным и насчитывал 14 видов зеленых, 8 — бурых и 13 — красных водорослей. В 1964 г. заросли зостеры в порту значительно поредели, а обедневший видовой состав водорослей был представлен лишь обитателями перифитона: 7 видами зеленых, 2 — бурых и 10 — красных водорослей.

К 1968 г. небольшое пятно зостеры исчезло, и только у самого берега, на заиленном песке, пропитанном нефтью, можно было встретить отдельные, очень хилые растения *Zostera nana*. Флористический состав насчитывал 12 видов зеленых и 12 видов красных водорослей. Бурые водоросли, которые совершенно не выдерживают сильного загрязнения, в порту исчезли. Судя по составу альгофлоры и доминирующим видам, внешняя граница I флористического района в 1968 г. уже вышла за пределы порта и стала проходить за молами по линии городской пляж — цементный завод «Октябрь» (рис. 3, г).

Зона со средней степенью загрязнения в 1930 г. занимала среднюю часть бухты: от молов до линии завод «Октябрь» на восточном берегу и рыбзавод — на западном. Для II флористического района было характерно произрастание таких водорослей, как *Gelidium latifolium*, *G. crinale*, *Ceramium diaphanum*, *C. strictum*, *C. pedicellatum*, *Polysiphonia denudata*, *Chaetomorpha chlorotica* и др., и распределение формаций *Cystoseireta* на скалах, *Zostereta* — на мягких грунтах в Галацкой бухточке и у завода «Октябрь», *Ulveta* — у берега и *Gracilarieta* — в зоне ракушечника. Общее число видов в этом районе составляло 82. В 1960 г. внешняя граница района продвинулась к выходу бухты и достигла линии коса — Шесхарис. Число видов увеличилось до 93. В последующие годы загрязнение воды происходило с большей скоростью, что способствовало более интенсивному расселению вдоль берегов бухты фитоценозов *Ulva rigida* и *Enteromorpha linza*, с одной стороны, и сокращению ареалов некоторых видов и растительных сообществ, ранее произраставших в порту и за его пределами, с другой. Внешняя граница района всего за четыре года сместилась в сторону открытой части

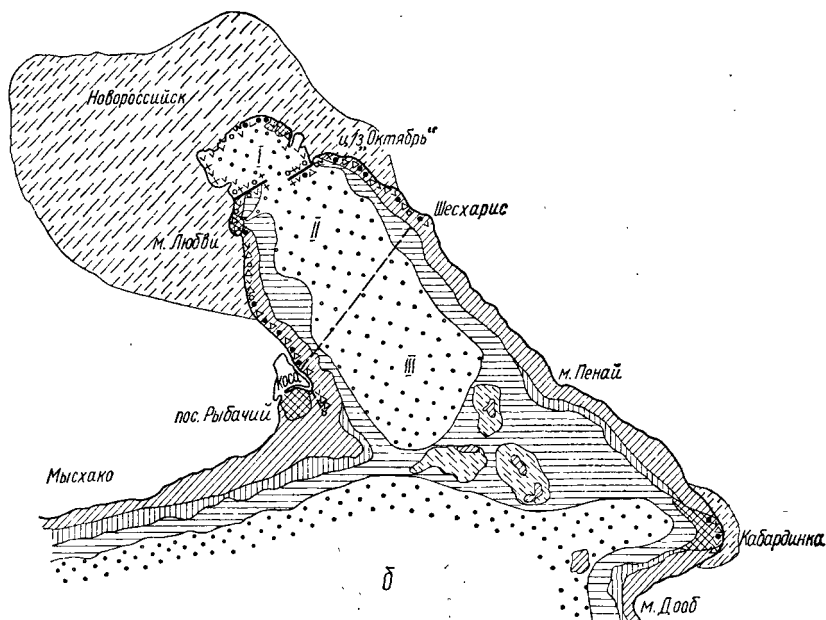
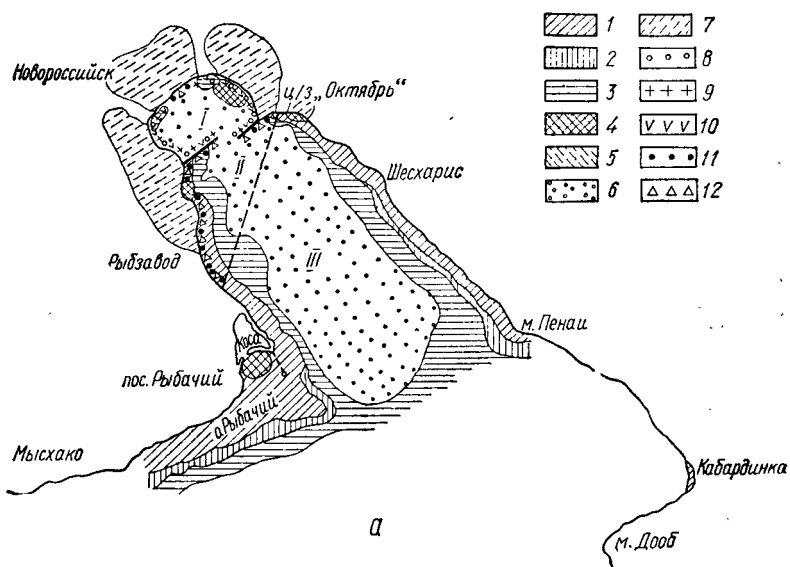
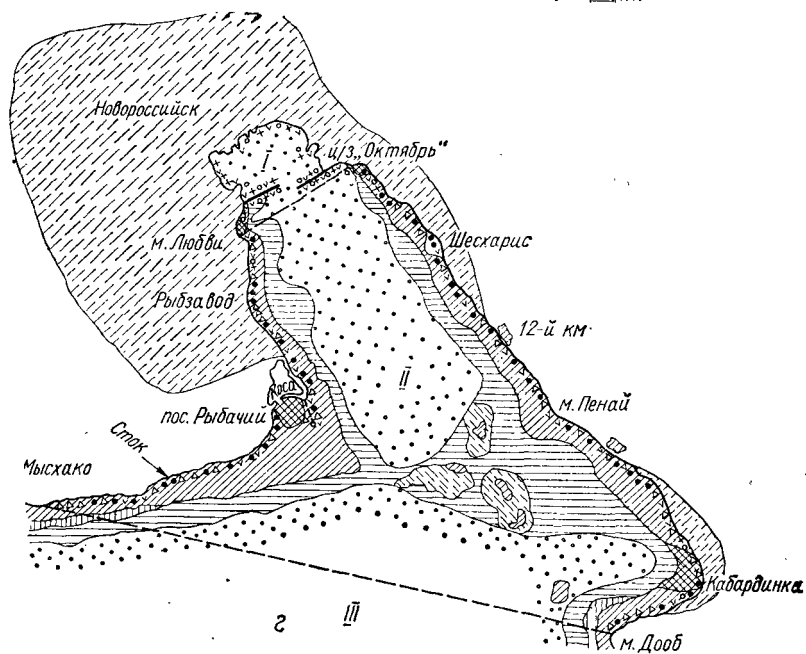
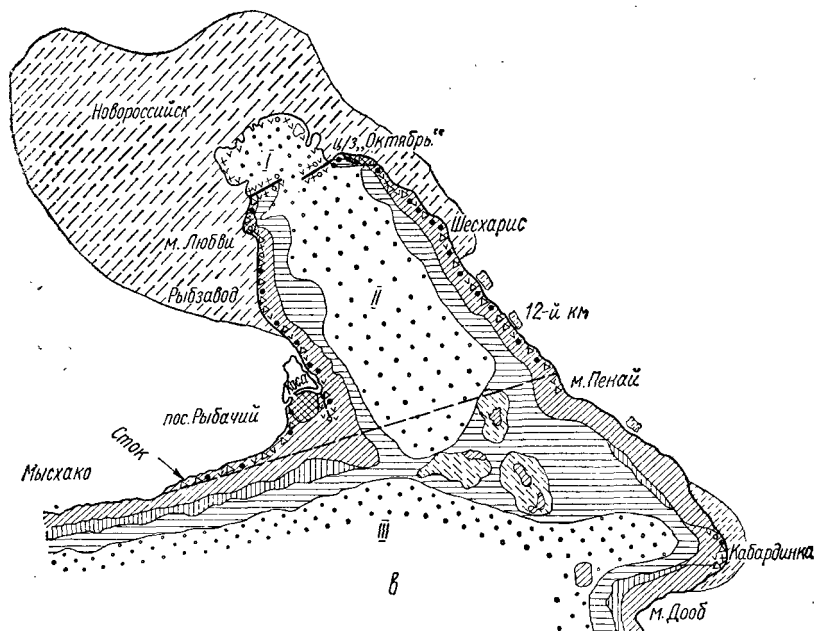


Рис. 3. Картошемы донной растительности Новоросийской бухты в 1927—
 а — 1927 г., б — 1960 г., в — 1964 г., г — 1968 г.; 1 — *Cystoseireta*, 2 — *Phyllopho-
 dinia prototypus*, 6 — ил, 7 — черта города, 8—12 — экологические сообщества с
intestinalis (10), *E. linza* (11), *Ulva rigida* (12). I—III — флористические районы.



1968 гг.

гета, 3 — Gracilarieta и Polysiphonieta, 4 — Zostereta, 5 — Nereia filiformis и Zana-
 участнем Callithamnion corumbosum (8), Ceramium rubrum (9), Enteromorpha

бухты по линии сток — мыс Пенай, и, таким образом, далеко вышла за черту города.

Появление в 1963 г. за пос. Рыбачий мощного канализационного стока сильно повлияло на развитие не только зеленых водорослей, но и многих видов красных и бурых, которые предпочитают условия со средней степенью загрязнения. Внешний облик растительности и ее флористический состав изменились уже через два-три месяца. Густые и чистые заросли цистозир вначале покрылись слоем осадков, затем многочисленными эпифитами зеленых и красных поли- и мезосапробных водорослей, а через полгода уже нисколько не отличались (по степени обрастания эпифитами) от цистозир, произрастающей у мыса Любви и у водной станции. Больше всего влияние канализационных вод сказалось на водорослях, расположенных на расстоянии 200—300 м по радиусу от стока, что соответствует глубинам 5—6 м. С глубиной такой резкой смены растительности в первый год не наблюдалось, и лишь постепенно, через три-четыре года исчезли заросли филлофоры.

Загрязнение бухты увеличивалось из года в год. Об этом свидетельствует не только изменение ареалов отдельных видов и ассоциаций, но и распределение по акватории бухты показателей БПК₅ и окисляемости воды (Калугина и др., 1967; Лысина, 1970). В 1968 г. внешняя граница района сместилась к линии Мысхако — Дооб, т. е. подошла к открытой части моря.

По мере загрязнения бухты и смещения границ II флористического района постепенно отодвигался в сторону моря III флористический район, характеризующийся чистой и прозрачной водой. В 1927—1930 гг. почти вся бухта считалась чистой, III флористический район занимал $\frac{2}{3}$ ее акватории, и в нем насчитывалось 43 вида водорослей. В последующие годы площадь района постепенно сокращалась, а состав населяющих его водорослей вначале увеличился до 67, а затем снизился до 58 видов. К 1968 г. III флористический район полностью вытеснился за пределы бухты. Для него характерно полное отсутствие ассоциаций зеленых водорослей. Изредка здесь произрастают некоторые виды, свойственные открытым и чистым участкам моря (виды родов *Cladophora* и *Chaetomorpha*). В прибрежной зоне встречаются *Ceramium ciliatum* и *Padina pavonia*, а в глубоководной — *Cystoseira barbata*, *C. crinita*, *Gracilaria verrucosa*, *Polysiphonia elongata*, *Zanardinia prototypus* и др. Между ассоциациями формаций *Cystoseireta* и *Polysiphonieta* простирается асс. (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica* *. Она охватывает нижнюю зону пояса скал и частично выходит на ракушечник. Внутренняя граница данной ассоциации изменялась в бухте по мере возрастания загрязненности воды и смещения флористических районов. В результате к 1968 г. сообщества филлофоры были вытеснены из бухты и сохранились лишь у открытых мысов, омываемых чистыми водами моря.

* В дальнейшем, при указании конкретных ассоциаций, будет применяться сокращение «асс.».

Изменение видового состава водорослей по районам бухты за период с 1927—1930 гг. по 1968 г. показано на рис. 4. Общее количество видов водорослей у западного берега (I—VII районы) больше, чем у восточного (IX—XIV районы). Такое несоответствие границ флористических районов на противоположных берегах бухты находится в зависимости от особенностей местных течений.

В районе Новороссийской бухты господствующими ветрами являются северо-восточные и южные (Лысина, 1970). Во время северо-восточных ветров наблюдается сгон у восточного берега и нагон — у западного, загрязненные поверхностные воды сгоняются к западному берегу, а затем направляются вдоль него к открытому морю. В период южных ветров воды открытого моря устремляются в бухту и даже при малых скоростях ветра удерживают своим напором поверхностные загрязненные воды в вершине бухты. В результате западный берег всегда гораздо сильнее загрязнен, чем восточный. Вот почему вдоль западного берега наблюдается более разнообразный видовой состав, и отмечается массовое развитие зеленых водорослей, расселение которых к выходу бухты шло значительно быстрее, чем у противоположного, восточного берега.

Особый интерес представляет анализ распределения водорослей по отделам. В распределении водорослей каждого отдела существует своя определенная закономерность, связанная со способностью организма реагировать на изменения окружающей среды.

Наиболее чувствительны к изменениям химического состава воды зеленые и бурые водоросли, причем к загрязнению они относятся по-разному. По мере возрастания загрязненности воды наблюдается тенденция увеличения количества видов зеленых водорослей (см. рис. 4). Среди них есть виды, которые предпочитают очень загрязненные места и совершенно не переносят чистых участков, где нет подтока сточных вод. К таким видам относятся представители полисапробной группы — *Enteromorpha intestinalis* и *Urospora penicilliformis* — пионеры зарастания самых загрязненных участков моря.

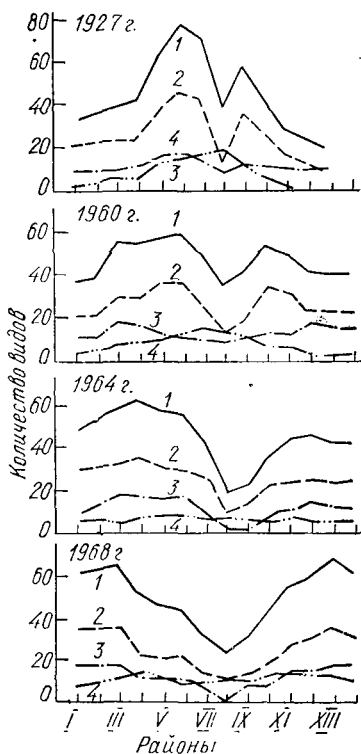


Рис. 4. Многолетняя динамика видового состава водорослей в отдельных районах Новороссийской бухты.

1 — общее количество видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли; I — Мысхако, II — сток, III — коса, IV — рыбзавод, V — 11-й причал, VI — мыс Лобви, VII — западный мол, VIII — порт, IX — цементный завод «Октябрь», X — водная станция, XI — Шесхарис, XII — 12-й км, XIII — мыс Пеная, XIV — мыс Дюбю.

Они образуют зеленый ковер не только в районе сброса вод, но и на внутренней поверхности сточных труб, и лишь резкое понижение освещенности не позволяет им расселяться далее в глубь трубы. Большинство же зеленых водорослей, такие, как *Ulva rigida*, *Enteromorpha linza*, *E. prolifera*, *Cladophora laetevirens*, *Chaetomorpha chlorotica* и др. развиваются на участках со средней степенью загрязнения. Эти виды не растут ни в сильно загрязненных, ни в чистых участках. Следовательно, для их нормальной жизнедеятельности также требуется присутствие в воде органических веществ, но в известных пределах.

Третья, небольшая группа зеленых водорослей, представленная *Chaetomorpha linum*, *Ch. aerea*, *Ch. crassa*, *Cladophora crystallina* и *C. dalmatica*, свойственна чистым берегам открытого моря. Последний вид можно встретить и в загрязненных участках, что свидетельствует о его большой лабильности.

Бурые водоросли, наоборот, очень плохо переносят загрязнение. Меньше всего их у вершины бухты и больше всего — в ее открытой части, причем у восточного берега число видов бурых водорослей значительно больше, чем у западного (см. рис. 4). Как уже отмечалось, это связано с различной степенью загрязнения противоположных берегов бухты. Однако среди бурых водорослей можно выделить виды, которые отличаются исключительной выносливостью к загрязнению. К ним относятся *Cystoseira barbata* и *Sphacelaria cirrhosa*. Обладая высокой лабильностью, цистозира сумела широко расселиться не только в Новороссийской бухте, но и во всем Черном море, образуя вдоль берегов густые подводные заросли. Для ее произрастания первостепенное значение имеет скорее субстрат, чем степень загрязнения воды, так как всюду, где есть твердый грунт, она образует заросли. Цистозира многие десятки лет росла в порту даже тогда, когда эта часть бухты уже была загрязнена. Но ее особи, в отличие от обитающих в чистых местах, характеризовались низкорослостью, уродливостью, малым числом боковых ветвей и пониженным темпом роста. Поверхность таллома покрыта слоем осевших взвешенных частиц, пропитанных нефтью.

Красные водоросли произрастают в условиях с различной степенью загрязнения и представлены всеми тремя группами форм: поли-, мезо- и олигосапробами. По мере приближения к вершине бухты их число постепенно сокращается и остаются только полисапробные формы. Наиболее вынослива к сильному загрязнению *Bangia fuscopurpurea*, которая, как и *Enteromorpha intestinalis*, может поселяться по краю канализационных труб. На участках с высокой степенью загрязнения также растут *Ceramium rubrum* и *Callithamnion coagulans*, но относить их к группе типичных полисапробных форм нельзя, так как они прекрасно растут на участках со средней степенью загрязнения. Большинство багрянок приурочено к чистым или слегка загрязненным участкам моря, и по мере выхода из бухты число их видов постепенно возрастает.

Среди водорослей Новороссийской бухты полисапробные виды

составляют 11,2, мезосапробные — 32,2 и олигосапробные — 56,6%. Таким образом, на долю поли- и мезосапробных водорослей приходится почти половина видов, произрастающих в Новороссийской бухте, что свидетельствует о ее значительном загрязнении.

Для сравнения на рис. 5 дано графическое изображение распределения видового состава макрофитов Севастопольской бухты. Меньше всего видов у вершины бухты, где они представляются зелеными водорослями. В средней части, куда входит внутренний рейд, наблюдается большое разнообразие макрофлоры, и, наконец, по мере приближения к открытой части моря, где слабее всего сказывается действие сточных вод, количество видов уменьшается. В распределении водорослей по отделам в Севастопольской бухте наблюдается та же закономерность, что и в Новороссийской.

Обращает на себя внимание качественный состав водорослей в Северной бухте в начале текущего столетия (табл. 4). Из 31 вида водорослей основными, по Н. Н. Воронихину (1908а), были следующие: *Cystoseira barbata* f. *hoppii*, *Gracilaria verrucosa*, *Ulva rigida*, *Dasya baillouviana*, *Laurencia obtusa*, *Polysiphonia subulifera*,

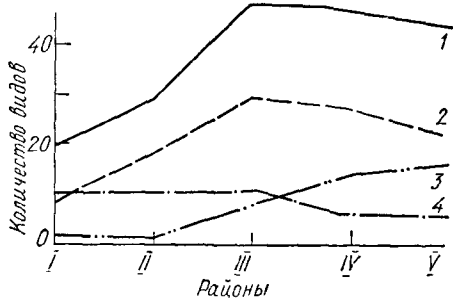


Рис. 5. Изменение количества видов водорослей по районам в Севастопольской бухте.

1 — общее количество видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли; I — вершина Северной бухты; II — средняя часть Северной бухты, III — внутренний рейд; IV — мыс Омега; V — мыс Херсонесский.

Таблица 4

Распределение количества видов водорослей в Севастопольской бухте в 1908 и 1965—1971 гг.

Отдел водорослей	Открытый берег		Рейд		Бухта Северная	
	1908	1965—1971	1908	1965—1971	1908	1965—1971
Зеленые	4	18	14	25	5	19
Бурые	18	29	13	18	6	8
Красные	40	58	46	48	20	28
Всего	62	105	73	91	31	55

Sphacelaria cirrhosa, *Enteromorpha clathrata*, *Chaetomorpha chlorotica*, *Ch. aerea*, *Cladostephus verticillatus* и ряд других видов, произрастающих на цистозире. Первые три вида образовывали ассоциации на обширной части дна Северной бухты, вплоть до Черной речки. Нижняя граница распространения водорослей проходила: у левого берега на глубине 2—4 м и у правого — на глубине 6—8 м.

К настоящему времени флора и растительность бухты претерпела огромные изменения. Из 55 видов, отмеченных нами для этого участка, основными являются следующие: *Ulva rigida*, *Enteromorpha intestinalis*, *E. linza*, *Ceramium rubrum*, *C. pedicellatum*, *C. diaphanum*, *Callithamnion corymbosum*, *Antithamnion cruciatum*, *Lomentaria clavellosa*, *Bryopsis plumosa*, *Bangia fuscopurpurea*, *Urospora penicilliformis*, *Ulothrix implexa*. В наиболее защищенных участках с илисто-песчаным дном произрастает *Zostera marina* f. *angustifolia* (в бухточке Голландия и у Черной речки). Ассоциации образуются только четырьмя видами: *Z. marina*, *E. intestinalis*, *B. fuscopurpurea* и *U. penicilliformis*. Из-за сильного загрязнения прибрежной зоны отмеченные растительные сообщества находятся в угнетенном состоянии. Большинство видов, произрастающих в Северной бухте, относятся к полисапробной группе. Нижняя граница их распространения проходит на глубине 2—3 м.

Для Главного рейда Н. Н. Воронихин приводил 73 вида водорослей. Основными из них были: *Cystoseira barbata*, *C. crinita* (= *C. barbata* f. *flaccida*), *Dilophus fasciola*, *Cladostephus verticillatus*, виды *Corallina*, *Chondria*, *Scytosiphon*, *Striaria*, *Nereia*, *Zanardinia*, *Stilophora*, *Arthrocladia*, *Phyllophora*, *Laurencia*, *Polysiphonia*, *Ulva*, *Chaetomorpha* и др. Все эти виды водорослей, особенно бурых, в настоящее время характерны для открытой части Севастопольской бухты. Вместо них в районе Главного рейда произрастают виды и ассоциации, которые Н. Н. Воронихиным были описаны 60 лет тому назад для вершины Северной бухты. Исключение составляет асс. *Gracilaria verrucosa*, вытесненная не только из вершины бухты, но и из Главного рейда, хотя зона крупного ракушечника, на которой располагалась эта ассоциация, еще существует. Вместо нее образовалась растительная группировка из *Compsothamnion gracilimum* с ареалом, ограниченным районом Главного рейда и глубинами 3—10 м.

Флора открытой части Севастопольской бухты включает виды, отмеченные ранее Н. Н. Воронихиным. Увеличение их числа от 62 до 105 связано главным образом с проникновением в открытый район бухты мезосапробных видов, таких, как *Ulva rigida*, *Enteromorpha linza*, *Chaetomorpha chlorotica*, *Gelidium crinale*, *Cladophora laetevirens*, *Callithamnion corymbosum* и др. Граница района со средней степенью загрязнения и характерным для него мезосапробным составом макрофитов за 60 лет переместилась от начала входа в Северную бухту до Стрелецкой бухты.

По фитосапробному составу альгофлора Севастопольской бухты очень близка к альгофлоре Новороссийской бухты и включает 10,8% полисапробных, 30,4% мезосапробных и 58,8% олигосапробных видов.

Многолетние изменения флористического состава водорослей отмечены не только для бухт, но и для открытой части моря. Об этом свидетельствуют результаты сравнительного анализа наших данных с данными Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936б), В. Н. Гене-

ральной (1950) и Е. И. Трениной (1959) по Карадагу. Как видно из табл. 5, из года в год число видов, отмеченных для Карадага, постепенно возрастало. Эта тенденция вполне закономерна, поскольку проведение наблюдений в различные сезоны и совершенствование

Т а б л и ц а 5

Изменение количества видов водорослей у Карадага за период с 1936 по 1971 гг.

Период	Зеленые	Бурые	Красные	Всего
По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936)	14	13	38	65
По данным В. Н. Генераловой (1950)	23	26	60	109
По данным Е. И. Трениной (1959)	14	18	34	66
Общее число видов за период с 1936 по 1959 гг.	14	26	61	111
По данным наших исследований (1970—1971 гг.)	37	39	81	157
Общее число видов для Карадага (1936—1971 гг.)	39	40	85	164

методов подводных исследований позволяют получить более полное представление о флоре и растительности исследуемого района. Однако следует особо отметить значительное возрастание числа видов зеленых водорослей, что не характерно для типично чистых районов моря. Сравнивая состав альгофлоры за последние 20—40 лет, можно сказать, что увеличение количества видов происходит главным образом за счет появления мезосапробных форм и свидетельствует о возникновении очагов загрязнения прибрежной зоны. Среди донной растительности Карадага доминирующее положение занимают олигосапробные виды (75,2%), несколько меньше представлены мезосапробные (21,2%) и еще меньше — полисапробные виды (3,6%).

Совершенно иное распределение видового состава макрофитов по отделам в бухте Омега (рис. 6), которая относится к бухтам полуоткрытого типа. Она характеризуется относительно чистой водой, поскольку источниками загрязнения являются два весьма небольших канализационных стока. Прямых источников нефтяного загрязнения здесь нет. Берега бухты постоянно омываются чистыми водами открытого моря. В вершине бухты отсутствуют виды,

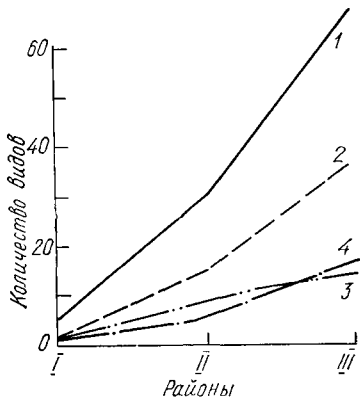


Рис. 6. Изменение количества видов водорослей по районам в бухте Омега.

1 — общее число видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли; I — вершина бухты, II — средняя часть бухты, III — у выхода из бухты.

свойственные для сильно загрязненных мест, т. е. полисапробы, не увеличивается число видов зеленых водорослей и не исчезают бурые водоросли. Даже такие типичные представители для мест со средней степенью загрязнения, как *Ulva rigida* и *Enteromorpha linza*, здесь развиты очень слабо. Общее число видов по направлению к вершине бухты понижается так же, как в Новороссийской и Севастопольской бухтах, что связано с сокращением площади дна, покрытой твердыми грунтами. При наличии последних донная растительность была бы такой же богатой и разнообразной, как и в средней части бухты.

Аналогичные данные можно привести для Геленджикской бухты, Тендровского, Егорлыцкого, Джарылгачского и Каркинитского заливов, где, несмотря на их замкнутость, при отсутствии прямых источников загрязнения группа мезо- и полисапробных водорослей представлена очень слабо. В этих районах донная растительность распределяется равномерно и достигает большого развития.

Загрязнение воды отрицательно сказывается не только на флористическом составе макрофитов, но и на их биомассе. Сопоставляя свои данные по биомассе водорослей с данными А. А. Калугиной (1964), В. В. Громов (1971), Н. Ю. Миловидова и Р. И. Смоляр (1971) пришли к выводу, что за последнее десятилетие в Новороссийской бухте значительно сократились заросли цистозиры. На ряде станций уменьшилось проективное покрытие дна водорослями, а на всех станциях средней части бухты снизилась их биомасса. Если в 1959—1960 гг. средняя биомасса цистозиры составляла $5,1 \text{ кг/м}^2$ (изменяясь от 1,4 до $9,8 \text{ кг/м}^2$), то в 1969 г. она снизилась до $1,3 \text{ кг/м}^2$ (изменяясь от 0,4 до $3,8 \text{ кг/м}^2$). Таким образом, за 10 лет биомасса цистозиры в загрязненных участках уменьшилась почти в четыре раза. Особенно снизилась биомасса водорослей у мыса Шесхарис на глубине 3 и 5 м, где водоросли временами покрываются слоем нефти. Соответственно уменьшилось и количество животных на цистозире.

Изложенное выше позволяет сделать вывод о том, что главная причина многолетних изменений фитобентоса в отдельных бухтах Черного моря — наличие постоянных источников загрязнения, действие которых на организм в свою очередь зависит от конфигурации бухты и от степени загрязненности и защищенности ее берегов от морских волн. Отрицательное воздействие загрязнения выражается в постепенном обеднении видового состава, смещении флористических районов, упрощении структуры фитоценозов, ухудшении состояния особей, слагающих их, снижении биомассы и сокращении зарослей некоторых видов фитобентоса. Подобная закономерность в распределении макрофитов характерна не только для Черного моря, но и для загрязненных участков Баренцева, Балтийского и Каспийского морей (Алфимов, 1962, 1965) и Белого моря (Калугина, 1958).

Во флоре Черного моря преобладает группа олигосапробных видов (61,3%, из них 25% произрастает как в олиго-, так и в мезосап-

робных условиях). Довольно многочисленна группа мезосапробных видов (30,8%). Группа полисапробных видов значительно меньше (7,9%).

Интересные данные получены при фитосапробном анализе отделов водорослей (табл. 6). Наибольшее количество полисапробных видов отмечено среди зеленых водорослей. У бурых водорослей, наоборот, данная группа полностью отсутствует. Ядро мезосапроб-

Таблица 6
Фитосапробный состав водорослей Черного моря

Группа	Зеленые	Бурые	Красные	Всего
Полисапробная	16	—	7	23
	19,0		5,2	7,9
Мезосапробная	44	11	35	90
	52,4	14,9	26,1	30,8
Олигосапробная	24	63	92	179
	28,6	85,1	68,7	61,3

ной группы составляют зеленые водоросли (52,4%), а олигосапробной — бурые (85,1%). Эти данные убедительно показывают исключительную требовательность макрофитов к определенному физико-химическому составу водной среды: зеленых водорослей — к наличию в воде большого количества растворенных органических веществ, а бурых — к их меньшему количеству. Красные водоросли представлены во всех трех группах, однако больше всего их в олигосапробной. По фитосапробному составу в целом флору водорослей Черного моря можно считать олигосапробной, поскольку представители данной экологической группы не только преобладают по количеству видов, но и доминируют в растительном покрове водоема.

Опытами, проведенными В. В. Громовым (1973б) в Новороссийской бухте, установлено, что одни и те же виды водорослей по-разному реагируют на бытовое и нефтяное загрязнение, что позволило автору несколько изменить представление о природе некоторых видов водорослей. Такие виды, как *Dasya baillouviana* и *Padina pavonia*, которые Н. В. Морозовой-Водяницкой (1927, 1930а,б) и нами отнесены к олигосапробным, не выносящим бытового загрязнения, хорошо переносят значительное нефтяное загрязнение. *Padina pavonia*, характерная для фитоценозов открытых и чистых берегов, развивается, даже если поверхность ее слоевища покрыта налетом нефти. В. В. Громов высказывает справедливую мысль о необходимости разграничения влияния на фитобентос бытового и нефтяного загрязнения. В связи с этим он предлагает шкалу сапробности, разработанную Н. В. Морозовой-Водяницкой и Е. А. Потеряевым, дополнить шкалой нефтеноустойчивости. Водоросли, хорошо переносящие нефтяное загрязнение, В. В. Громов рекомендует назвать нафт-

табионными с сохранением приставок олиго-, мезо- и поли-. По его данным, к полинафтабионной группе можно отнести *Chaetomorpha chlorotica*, *Enteromorpha clathrata*, *Padina pavonia*, к мезонафтабионной — *Cystoseira barbata*, *Ceramium rubrum*, *Gelidium latifolium* и к олигонафтабионной — *Cladostephus verticillatus*, *Jania rubens* и морские травы.

Наблюдения показывают, что среди водорослей-макрофитов встречаются виды, для нормальной жизнедеятельности которых обязательно присутствие в воде органических веществ, причем почти все они относятся к быстрорастущим высокопродуктивным формам. Большинство видов, населяющих менее загрязненные и чистые участки моря, относятся к многолетним растениям, хотя по своим размерам (кроме цистозиры) они не превосходят водорослей, свойственных загрязненным местам. Отсюда можно предположить, что сточные воды, попадая в море, оказывают стимулирующее действие на развитие некоторых видов фитобентоса, поэтому сформировалась определенная группа, характерная для загрязненных участков. Представителей этой группы можно встретить не только в бухтах, но и у открытых берегов моря, причем лишь возле населенных пунктов, где имеются выходы канализационных стоков. Так, зеленый ковер из *Ulva rigida*, *Enteromorpha linza* и *Cladophora laetevirens* хорошо прослеживается вдоль берегов Одессы, Евпатории, Ялты, Феодосии, Керчи, Анапы, Геленджика, Туапсе, Сочи, Гагр, Сухуми, Поти и Батуми.

Замечено также, что по числу видов, густоте зарослей, биомассе и занимаемой площади водоросли достигают максимального развития на участках с постоянным, но слабым притоком канализационных вод. Не исключено поэтому, что одной из причин богатого развития зарослей цистозиры у берегов Северного Кавказа является близость самой загрязненной бухты на Черном море — Новороссийской, постоянного источника поступления органических веществ в близлежащие открытые участки побережья. Вполне вероятно, что канализационные стоки, если они попадают в море в небольших количествах, оказывают благоприятное влияние на развитие водорослей, будучи своего рода источником удобрения подводных зарослей.

Какая связь существует между макрофитами и продуктами загрязнения воды? Водные растения, благодаря фотосинтезирующей способности, участвуют в биологической минерализации органических веществ, содержащихся в воде (Константинов, 1967). Выделяемый во время фотосинтеза кислород способствует минерализации сточных вод и образованию биогенных веществ, которые в процессе жизнедеятельности водорослей поглощаются ими. Следовательно, макрофиты активно участвуют в процессе очищения воды, и чем больше органические вещества подвергаются биологическому окислению, тем энергичнее идет процесс очищения водоема.

Минерализационная деятельность макрофитов зависит от интенсивности фотосинтеза, которая у черноморских водорослей в течение

года сильно изменяется. Наиболее активно процесс фотосинтеза протекает весной и осенью и менее всего — летом и особенно зимой (Ярцева, 1962; Яценко, 1963). В конце лета значительно увеличивается поступление в воду отмерших растений за счет массового опадания генеративных ветвей у цистозиры и завершения вегетационного периода у многих сезонных летних водорослей. Если учесть, что летом обычно преобладает тихая погода и перемешивание водных масс наиболее слабое, а из-за снижения интенсивности фотосинтеза у водорослей падает их минерализационная деятельность, то становится понятным, почему воды Новороссийской и Севастопольской бухт в летние месяцы гораздо сильнее загрязнены, чем в остальные периоды года.

Положительное действие загрязнения на произрастание водорослей довольно четко прослеживается только при загрязнении воды канализационными стоками, причем лишь до определенного предела. В местах с повышенной концентрацией продуктов загрязнения, особенно нефтяных, видимо, происходит интоксикация организмов, в результате чего даже стойкие к загрязнению водоросли погибают.

Так, летом 1963 г. после слива значительного количества нефти в порт Новороссийской бухты наблюдалась массовая гибель кустов *Callithamnion согumbosum*, произраставших у уреза воды с внутренней стороны восточного мола. Вымазанные нефтью слоевища водорослей приобрели бурую окраску и разрушились. Через три дня вся вертикальная поверхность мола стала темной и безжизненной, в то время как с внешней стороны мола, куда меньше попадала нефть, настенная растительность продолжала вегетировать.

Но главное, очевидно, не только в этом. Если взрослый организм еще до некоторой степени может выдерживать сильное загрязнение, то для появления молодого поколения растений создаются неблагоприятные условия. Водоросли размножаются спорами, которые, попадая на субстрат, прикрепляются к нему с помощью выпускаемой ими слизи, а затем уже прорастают. При большой загрязненности воды плавающие частицы, оседая на дно, пропитываются нефтью и застилают чистый субстрат, где могли бы осесть и прорасти споры водорослей. Таким образом, отрицательное действие больших концентраций загрязняющих веществ, особенно нефтепродуктов, может сказываться не только в химическом воздействии на организм, но и в чисто механическом, препятствуя появлению особей молодого поколения.

Так, в 1960—1961 гг. в порту и у внешней стороны западного мола Новороссийской бухты среди изреженных зарослей цистозиры молодые особи уже не встречались. Слоевища цистозиры состояли из старых и уродливых толстых стеблей с незначительным количеством коротких боковых веточек. По-видимому, условия, благоприятные для прорастания спор и развития проростков, здесь уже отсутствовали, что привело к постепенному изреживанию, а затем и к исчезновению зарослей цистозиры.

Из изложенного выше следует, что морские водоросли-макрофиты, как и представители фитопланктона и микробентоса (Алфимов, 1956, 1959), могут служить биологическими индикаторами степени загрязненности воды. Использование макрофитов для этой цели практически не вызывает особых затруднений и не требует специальной подготовки. Представляется целесообразным организовать экспериментальные исследования по усвояемости макрофитами веществ, содержащихся в сточных водах и нефтепродуктах. Эти исследования позволили бы выяснить такие важные вопросы, как стимулирующее или подавляющее действие загрязнения на рост и развитие водорослей, и определить предельно допустимые концентрации различных загрязняющих веществ для нормальной жизнедеятельности макрофитов, относящихся к различным группам сапробности. Продолжение многолетних наблюдений за динамикой видового состава макрофитов в районах с различной степенью загрязнения поможет более эффективно использовать водоросли в качестве биологических индикаторов загрязнения морской воды.

Постепенно нарастающие изменения видового состава и исторически сложившихся естественных растительных сообществ под влиянием загрязнения водной среды могут привести к необратимым изменениям в биологической структуре прибрежных участков, что впоследствии скажется на всем Черном море. Без преувеличения можно сказать, что при существующем темпе загрязнения неочищенными и слабо очищенными хозяйственно-бытовыми стоками и нефтепродуктами, связанном с ростом населения, флота и курортной зоны, к 2000 году вся прибрежная зона Южного берега Крыма и Северного Кавказа, некогда славившаяся чистотой своих вод, будет полностью загрязнена, олигосапробная альгофлора будет вытеснена мезосапробной, а в отдельных местах даже полисапробной. В связи с этим очень остро встает вопрос об охране донной растительности Черного моря и создании морских заповедников. Особенно бережно следует охранять северо-западный и северо-восточный районы, которые характеризуются наиболее высокой продуктивностью макрофитов.

Растительность, включая и макрофитобентос, занимает ведущее положение в структуре Черного моря, создавая первичную продукцию органического вещества, а следовательно, обеспечивая существование всего животного мира водоема. Отсюда вытекает необходимость охранять всю донную растительность: сохранять и по возможности расширять активную фотосинтезирующую площадь различных типов фитоценозов, поддерживать целостность их структуры и состава, оберегать от загрязнения водную среду, обеспечивать самовозобновляемость. Особое значение имеет сохранение всего генофонда растительного покрова — не только «полезных», но и редких и исчезающих видов. Соблюдение этих общих принципов охраны донной растительности возможно лишь при комплексном подходе к использованию природных ресурсов. Необходимым усло-

вием является правильная организация добычи промысловых видов и воспитание широких масс населения в духе уважительного и активного отношения к охране природы Черного моря.

ВЛИЯНИЕ СОЛЕННОСТИ ВОДЫ НА ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОДОРΟΣЛЕЙ

По мнению С. А. Зернова (1934), Черное море — морской бассейн, так как соленость 16‰, считается верхним пределом солоноватоводности. Согласно классификации солоноватых вод, принятой на симпозиуме Международного лимнологического объединения (1958), Черное море относится к миксомезогалинным водоемам,

Таблица 7

Фитогалинный состав флоры водорослей Черного моря

Группа	Зеленые	бурые	Красные	Всего
Морские	32 16,0	59 29,5	109 54,5	200 68,5
Солоноватоводно-морские	40 51,3	15 19,2	23 29,5	78 26,7
Солоноватоводные	7 87,5	—	1 12,5	8 2,8
Пресноводно-солоноватоводные	5 83,3	—	1 16,7	6 2,0

а опресненные предустьевые районы северо-западной части имеют β-мезогалинные воды.

По отношению к фактору солености в Черном море можно выделить четыре типа альгофлоры — морскую, солоноватоводно-морскую, солоноватоводную и пресноводно-солоноватоводную. Данных о солевыносливости бентосных водорослей Черного моря очень мало (Митвалли, 1970), поэтому мы определяли солевыносливость макрофитов по режиму солености воды в районе их обитания.

Для морских водорослей воды Черного моря являются средней с пониженной соленостью, поэтому в них могут обитать морские формы, имеющие широкий спектр солевыносливости. Пониженная соленость черноморских вод служит непреодолимым препятствием для проникновения стеногалинных морских видов. Несмотря на это, в Черном море преобладает группа морских водорослей, включающая 200 видов (68,5%). Ядро ее составляют красные (54,5%) и бурые (29,5%) водоросли (табл. 7). Зеленые водоросли представлены очень слабо и состоят в основном из видов, широко распространенных в Средиземном море. Представители группы обитают у открытых и чистых берегов с постоянной соленостью воды. К ним относятся виды родов *Codium*, *Zanardinia*, *Nereia*, *Dilophus*, *Padina*, *Cladostephus*, *Cystoseira*, *Corallina*, *Polysiphonia*, *Laurencia* и др.

Группа солоноватоводно-морская включает 78 видов (26,7%). Ядро группы составляют зеленые водоросли (51,3%), обитающие в опресненных участках Новороссийской и Севастопольской бухт и особенно вдоль Одесского побережья, где соленость воды колеблется в пределах 8—16‰. Сюда относятся виды родов *Ulothrix*, *Rhizoclonium*, *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Urospora* и др. Меньше всего представлены бурые водоросли (19,2%). К ним относятся виды рода *Ectocarpus*, *Scytosiphon*, *Pylaiella* и др., произрастающие в зимний период года, когда колебания солености воды минимальны. Большинство представителей солоноватоводно-морской группы широко распространены в Азовском и Каспийском морях, флора которых относится к типу солоноватоводно-морской.

Солоноватоводная и пресноводно-солоноватоводная группа водорослей очень малочисленны и включают соответственно 8 и 6 видов. В основном это зеленые водоросли (7 и 5 видов) родов *Ulothrix*, *Percursaria*, *Rhizoclonium*, *Prasiola*, *Cladophora*, *Asterocytis*, *Bangia*, обитающие в эстуариях рек с соленостью 5—8‰. В. В. Хлебович (1973) отмечает, что узкий солевой диапазон 5—8‰ является зоной стыка пресноводной и морской фаун, которую он относит к зоне «минимума видов». По его мнению, изучение влияния критической солености на жизнедеятельность организмов открывает большие перспективы для анализа различных сторон эволюции животного мира. То же самое можно сказать и в отношении макрофитов, обитающих в морских и пресных водоемах.

В связи с этим следует отметить очень интересную особенность в распределении альгофлоры. Как правило, в более опресненных участках обитают низкоорганизованные виды всех отделов водорослей. По мере повышения солености воды состав флоры постепенно сменяется высокоорганизованными видами. Так, например, у зеленых водорослей смена происходит от видов родов *Ulothrix* и *Enteromorpha* до *Codium*, у бурых — от *Ectocarpus* до *Cystoseira* и *Sargassum* и у красных — от *Asterocytis* и *Porphyra* до *Dasya*, *Laurencia* и др. В β -мезогалинных водах обычно отсутствуют высокоорганизованные виды со сложной структурой слоевища.

На побережье Черного моря ведущая роль принадлежит морским видам, и только в его северо-восточной части и в опресненных участках бухт преобладают солоноватоводно-морские виды. Представители морской и солоноватоводно-морской групп в сумме составляют 95,2%. Таким образом, альгофлора Черного моря, как и его диатомовая флора (Прошкина-Лавренко, 1963, 1971), в основном морская и широкоэвригалинная в сторону пониженной солености.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДОРосЛЕЙ

В альгологической литературе по Черному морю содержатся сведения о видовом составе макрофитов в основном на глубинах до 3—5 м. Данные о распределении водорослей на больших глубинах весьма отрывочны и не дают общего представления о закономернос-

тях вертикального распределения как видового состава, так и количественных показателей. Для выявления особенностей вертикального распределения фитобентоса нами были проведены многочисленные гидробиотические разрезы, от уреза воды до нижней границы обитания водорослей, у советских берегов Черного моря (Калугина, 1964, 1968б; Калугина, Куликова, Лачко, 1967; Калугина-Гутник, 1970б, 1973б, в, 1974б; Калугина-Гутник, Куликова, 1974).

Основным фактором, определяющим характер вертикального распределения макрофитов, является качественное и количественное распределение света в толще воды. По отношению к свету водоросли разделяются на две группы — фотофильные, или светолюбивые, и сциафильные, или тенелюбивые. Водоросли, принадлежащие к первой группе, преобладают во флоре Черного моря — их 248 видов. В массовом количестве они произрастают на глубине от 0 до 10—15 м. К ним относятся почти все известные для Черного моря зеленые (кроме *Codium vermilara* и некоторых видов *Cladophora* и *Brvopsis*), большинство бурых (виды *Dilophus*, *Padina*, *Scytosiphon*, *Cystoseira*, *Corynophlaea*, *Punctaria* и др.) и красных водорослей (виды *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Grateloupia*, *Laurencia*, *Kylinia*, *Chondria*, *Gelidium*, *Porphura* и др.).

Сциафильная группа насчитывает всего 44 (15,0%) вида красных (в основном), бурых (меньше) и зеленых (несколько видов) водорослей, верхняя граница распространения которых в зависимости от экспозиции дна и сезона проходит на глубине 5—10 (12) м. В массовом количестве они произрастают на глубине от 15 до 50 м. Характерными представителями сциафильной группы являются: *Phyllophora nervosa*, *Ph. brodiaei*, *Ph. pseudoceranooides*, *Ph. traillii*, *Polysiphonia elongata*, *Apoglossum ruscifolium*, *Nitrophyllum punctatum*, *Laurencia pinnatifida*, *Jania rubens*, *Gracilaria verrucosa*, *Arthrocladia villosa*, *Stictyosiphon adriaticus*, *Asperococcus bullosus*, *Striaria attenuata*, *Sphacelaria saxatilis*, *Zanardinia prototypus*, *Nereia filiformis*, *Codium vermilara*.

Вертикальное распределение водорослей в Черном море соответствует общей схеме вертикального подразделения материковой отмели, принятой на II Всесоюзном гидрологическом съезде (Дерюгин, 1928). Супралиторальная зона, охватывающая пояс, смачиваемый только во время шторма или прилива, наиболее ярко выражена у открытых берегов, где ее высота достигает 1—1,5 м над уровнем моря. В Черном море, в отличие от северных морей (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930), нет типичной литорали из-за отсутствия приливов и отливов. Ее аналогом является псевдолитораль (Зернов, 1913; Арнольди, 1948) — очень узкая и постоянно увлажняемая зона у уреза воды в пределах ± 10 см. Супралитораль занимает шельфовую зону до 80—90 м глубины.

На основании литературных данных (Воронихин, 1909; Зернов, 1913; Морозова-Водяницкая, 1936а, 1959; К. Петров, 1967а; Перестенко, 1969; Ercegovič, 1957в; Molinier, 1960; Pérès, 1961) и собственных материалов, касающихся характера вертикального распределения

фитобентоса, нами составлена схема вертикального подразделения шельфовой зоны Черного моря (табл. 8). В сублиторальной зоне ведущим в распределении растительных сообществ является световой фактор. Поэтому в основу деления этой зоны нами положен фотический принцип, разработанный Р. Молинье (1960) для Средиземного моря и позже использованный Л. П. Перестенко (1969) для Японского моря. Предлагаемая схема ближе всего к системам К. М. Петрова (1967а) и Л. П. Перестенко (1969). От первой она отличается номенклатурно, а от второй — выделением в горизонте сциафильной растительности двух этажей.

Сублиторальная зона разделяется на два горизонта — фотофильной и сциафильной растительности. Нижняя граница горизонта фотофильной растительности проходит на глубине 30—35 м, где почти полностью поглощается световая энергия. В Черном море эти глубины очень близки к компенсационной точке (Зенкевич, 1963, 1970). Горизонт фотофильной растительности делится на три этажа (I, II и III), которые соответствуют «верхнему», «среднему» и «нижнему» этажам, выделенным К. М. Петровым (1967а). Терминология К. М. Петрова, на наш взгляд, неудачна, поскольку в его представлении сублиторальная зона ограничена только 30-метровой изобатой, в то время как им сохранены принятые для сублиторали названия этажей, предложенные Е. Ф. Гурьяновой, И. Г. Заксом и П. В. Ушаковым (1930). Во избежание номенклатурной путаницы целесообразнее обозначать этажи римскими цифрами, как это сделано у Л. П. Перестенко, хотя принцип их выделения полностью соответствует данным К. М. Петрова.

Глубины 0—5 м (I этаж горизонта фотофильной растительности) характеризуются максимальной освещенностью, близкой к поверхностной, и почти полным поглощением лучей красной части спектра. На глубине 5—15 м (II этаж) освещенность снижается почти в пять раз, поглощаются лучи голубой части спектра и значительно сокращается длительность дня. На глубине 15—30 м (III этаж) освещенность падает в десять раз и продолжительность дня составляет не более часа (Петров, 1960б; Levring, 1966). К. М. Петров отмечает, что каждый этаж имеет свою гидродинамическую характеристику, зависящую от волнения поверхности моря. Больше всего волнение сказывается в I этаже, несколько слабее — во II и совершенно прекращается в III этаже (глубина 25—30 м).

Горизонт сциафильной растительности характеризуется слабым освещением. Однако по степени освещенности и развитию растительного покрова мы разделяем его на два этажа. В I этаже, ограниченном глубинами от 20—35 до 55—60 м, еще достаточно света для фотосинтетической деятельности растений, о чем свидетельствует наличие в этаже не только отдельных экологических группировок, но и целых сообществ с хорошо развитым растительным покровом. Во II этаже, который из-за слабой прозрачности воды в Черном море располагается на глубине от 55—60 до 80—90 м, освещенность очень слабая и не позволяет фотосинтезировать рас-

тениям. Здесь водоросли встречаются очень редко и не образуют растительный покров, в отличие от Средиземного и Красного морей, где благодаря повышенной прозрачности воды и наличию твердых субстратов нижняя граница горизонта сциафильной растительности опускается на несколько десятков метров глубже, чем в Черном море (Feldmann, 1938; Ercegović, 1957a, 1960, 1966; Калугина-Гутник, 1971a; Зинова, Калугина-Гутник, 1974).

Таблица 8

Вертикальное распределение количества видов водорослей в Черном море

Вертикальная зона	Глубина, м	Зеленые	Бурые	Красные	Всего
Супралитораль	0—1,5 над 0	6	4	4	14(4,9%)
Псевдолитораль	0—0,1	26	18	35	79(27,5%)
Горизонт фотофильной растительности					
I этаж	0,1—5	70	63	99	232(80,8%)
II этаж	5—15	8	17	51	76(26,4%)
III этаж	15—25 (30)	2	15	33	50(17,4%)
Горизонт сциафильной растительности					
I этаж	(25)30—60	1	7	18	26(9,0%)
II этаж	60—90	—	1	5	6(2,0%)

Как видно из табл. 8, наибольшее количество видов распространено на глубине 0,1—5 м, что соответствует I этажу горизонта фотофильной растительности. Здесь произрастает 232 вида макрофитов, или 80,8% общего числа видов, известных для Черного моря. Довольно много видов сосредоточено в псевдолиторали — 79 (27,5%) и во II этаже горизонта фотофильной растительности — 76 (26,4%). Далее вглубь число видов постепенно сокращается, и у нижней границы зоны распространения водорослей отмечено всего 6 видов.

По отделам водоросли распределяются в следующей закономерности. Зеленые водоросли в основном сосредоточены в псевдолиторали (26 видов) и в I этаже горизонта фотофильной растительности, т. е. в пределах 5-метровой изобаты. Глубже их количество резко падает. Область распространения бурых водорослей несколько шире и простирается до III этажа горизонта фотофильной растительности включительно. Глубже всего проникают багрянки.

На распределение водорослей по глубинам влияют также прозрачность воды и характер грунтов. Как следует из рис. 7, глубже всего водоросли спускаются у берегов с крутым склоном, где скалистые грунты местами простираются до глубины 20—25 м, а прозрачность воды достигает 15—18 м. Наиболее богата видами на этих участках зона от 1 до 20 м, глубже число видов резко уменьшается (рис. 7, I). По мере продвижения к вершине бухты прозрачность воды понижается, ширина зарослей макрофитов постепенно сужается и нижняя граница максимума видов перемещается на глубину 10—15 м (рис. 7, II). Самая узкая зона зарослей наблюдается

в закрытых и загрязненных участках бухт с прозрачностью воды 1—1,5 м, где мягкие грунты располагаются вблизи от берега; максимальное число видов приходится на глубину 1—3 м (рис. 7, III).

Фитогеографический состав флоры водорослей по глубинам в различных участках моря неодинаков и зависит от гидрологического режима того или иного района. Так, например, в Новороссийской бухте, где нет четкой температурной стратификации водных масс и наблюдается низкая прозрачность воды, вследствие чего многие глубоководные виды поднимаются к берегу до 1 м глубины, отсутствует четкая вертикальная обособленность флористического состава и фитогеографических элементов (Калугина-Гутник, 1973а, табл. 3).

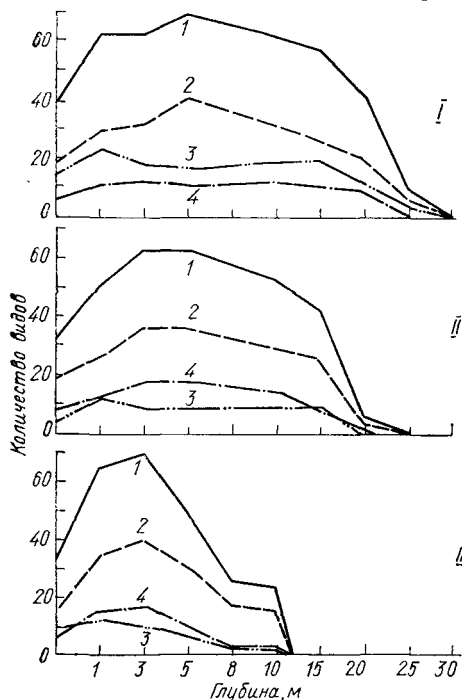


Рис. 7. Изменение количества видов водорослей по глубинам у Севастополя.

I — открытый берег (мыс Херсонесский), II — полукрытый берег, III — средняя часть Северной бухты; 1 — общее количество видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли.

нижнебореальные (85,7%) и тропические элементы (14,3%). На глубине 1—8 м также преобладают тепловодные элементы — нижнебореальные и бореально-тропические (в сумме 46,6%) — и широкобореальные (39,5%). В глубоководной зоне обитания (10—35 м) больше всего холодноводных элементов — широкобореальных и арктическо-бореальных (в сумме 52,2%). Характерно, что на всех глубинах фитали в основном обитают широкобореальные элементы флоры. В зимний период в самой прибрежной зоне тепловодный комплекс сменяется холодноводным. Вертикальная обособленность флористического состава и фитогеографических групп водорослей у открытого берега обусловлена хорошей циркуляцией, прозрачностью и термической стратификацией водных масс (Калугина-Гутник, 1973в, табл. 1).

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Видовой состав макрофитов в отдельных участках Черного моря и его распространение определяются своеобразием гидрологического, гидрометеорологического и физико-химического режимов, а также характером грунтов. Первостепенная роль в формировании флоры, как уже отмечалось, принадлежит температуре и солености. Понижение солености и температуры воды способствует формированию своеобразной и обедненной флоры, а повышение, наоборот, способствует формированию богатой альгофлоры. В отдельных участках моря на первое место выступает фактор загрязнения, который на формирование флоры района действует двояко: при повышении загрязнения флора обедняется, а при небольших концентрациях растворенных в воде органических веществ становится богаче и разнообразнее.

Вдоль открытых и чистых берегов моря со сплошным скаловым поясом альгофлора отличается более или менее постоянным и однообразным составом с незначительным повышением числа видов вблизи населенных пунктов (рис. 8). На участках побережья с изрезан-

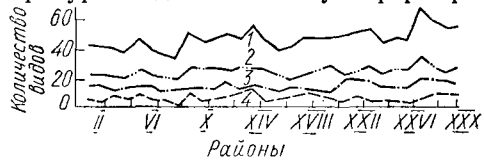


Рис. 8. Изменение количества видов водорослей по районам у Южного берега Крыма от мыса Ай-Фока (I) до мыса Херсонесского (XXX).

1 — общее количество видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли.



Рис. 9. Изменение количества видов водорослей по районам у юго-западного побережья Крыма от Севастополя (I) до мыса Тарханкут (VIII).

1 — общее количество видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли.

ной береговой линией и с прерывающимся скаловым поясом видовой состав подвержен значительным колебаниям (рис. 9). В обоих случаях по количеству видов бурые водоросли всегда превосходят зеленые. Наиболее богат флористический состав у выхода из загрязненных бухт (см. рис. 4 и 5). За пределами бухт количество видов несколько снижается. В таких бухтах флора зеленых водорослей всегда богаче, чем бурых, причем по мере удаления от вершины бухты количество видов зеленых водорослей сокращается, а бурых —

увеличивается. Их кривые (на рисунке) пересекаются перед выходом из бухты.

На основании анализа систематического состава, обилия, сезонной смены и распределения фитобентоса нами проведено районирование прибрежной части Черного моря, в результате чего выделено 14 флористических районов (табл. 9). В литературе имеются данные о районировании по составу альгофлоры некоторых участков северо-западной части моря, где выделено три района: два вдоль побе-

Таблица 9

Количество видов водорослей в флористических районах Черного моря

Район	Зеленые	Бурые	Красные	Всего
Одесский берег	28	15	31	74
Фидлофорное поле Зернова	1	12	18	31
Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопский	25	23	42	90
Каркинитский залив	35	34	59	128
Тарханкутско-Севастопольский	19	36	68	123
Севастопольская бухта	49	44	91	184
Южный берег Крыма	49	55	103	207
Прикерченский район	20	27	57	104
Новороссийская бухта	40	48	73	161
Северо-восточный берег	22	31	80	133
Юго-восточный берег	22	29	62	113
Побережье Турции	9	14	47	70
Побережье Болгарии	25	29	68	122
Побережье Румынии	35	26	58	119

режья Одесского залива и один вдоль юго-восточного побережья Каркинитского залива (Еременко, 1967, 1968). Остальная часть побережья Черного моря до сих пор не районирована. Приведем краткую характеристику флоры водорослей отдельных районов Черного моря.

Одесский берег. Флористический состав включает 74 вида, или 25,3% общего количества видов, известных для Черного моря. Ведущее место во флоре принадлежит красным и зеленым водорослям родов *Ceramium*, *Bangia*, *Porphyra*, *Polysiphonia*, *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Ulva*, *Ulothrix*. Бурые водоросли развиты очень слабо и представлены главным образом видами *Ectocarpus*, *Pylaiella* и *Cystoseira barbata* f. *hoppii*. Такие виды, как *Ulothrix tenuissima*, *Monostroma fuscum* и *Spongomorpha lanosa*, встречаются только у Одесского побережья, из них первый вид относится к космополитам, а второй и третий — к арктическо-бореальным элементам. Флора водорослей данного района очень своеобразна и имеет довольно слабое сходство с остальными флористическими районами моря, коэффициент общности видов с которыми колеблется в пределах 12—46, т. е. $C = 12 \div 46$. Наибольшее число общих видов с флорой Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопского района, Каркинитского залива и побережья Румынии (рис. 10).

Филлофорное поле Зернова. В этом районе обнаружен 31 вид водорослей (10,6%). Поскольку данный район ограничен большими глубинами (18—60 м), флора состоит только из красных и бурых водорослей. Из зеленых отмечен всего один вид (*Enteromorpha compressa*). Ведущее положение во флоре принадлежит *Phyllophora nervosa*, *Ph. brodiaei*, *Ph. pseudoceranoides*, *Polysiphonia elongata*, *Stictyosiphon adriaticus*, *Arthrocladia villosa*, *Striaria attenuata*, *Sphacelaria saxatilis*. Только для данного района отмечен вид *Ph. pseudoceranoides* — арктическо-бореальный элемент. *Ph. brodiaei* и *Sphacelaria saxatilis* характерны именно для данного района, присутствие их во флоре некоторых других районов моря носит случайный характер. Флора водорослей Филлофорного поля очень своеобразна. Коэффициент общности видов с остальными районами очень низок — от 11 до 20; больше всего общих видов с флорой Каркинитского залива.

Егорлыцко - Тендровско-Джарылгачско - Перекопский район. Для данного района известно 90 видов водорослей (30,8%). Мелководность залива и стабильный солевой режим водных масс благоприятствуют одинаково хорошему развитию как зеленых (25 видов), так и бурых (23 вида) водорослей. Ядро флоры района составляют багрянки (42 вида), из них ведущее положение среди зарослей занимают *Phyllophora nervosa* subf. *sphaerica*, *Polysiphonia elongata*, *Laurencia obtusa*, *Chondria tenuissima*. Однако в растительном покрове района доминируют водные цветковые растения и харовые водоросли (см. гл. II), которые в основном служат субстратом для произрастания зеленых, бурых и красных водорослей, за исключением отмеченных выше ценозообразующих видов. Только здесь были встречены *Enteromorpha maeotica* (эндемик), *Vaucheria litorea* (широкобореальный вид) и *Phyllophora nervosa* subf. *sphaerica*.

По составу флора района ближе всего к флоре Каркинитского залива (С-56). Коэффициент общности видов с остальными флористическими районами колеблется в пределах 29—52.

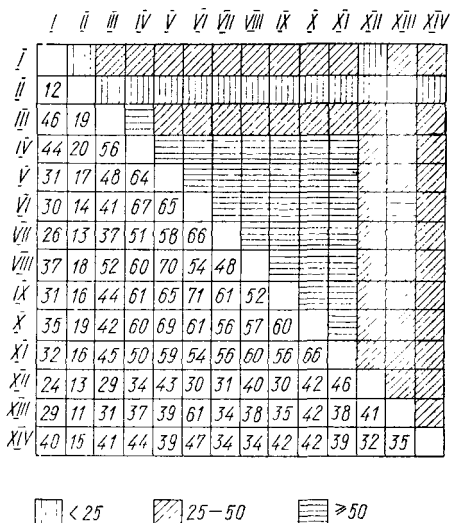


Рис. 10. Коэффициенты общности видов между флористическими районами Черного моря.

I — Одесский берег, II — Филлофорное поле Зернова, III — Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопский район, IV — Каркинитский залив, V — Тарханкутско-Севастопольский район, VI — Севастопольская бухта, VII — Южный берег Крыма, VIII — Прикерченский район, IX — Новороссийская бухта, X — Северо-восточный берег, XI — Юго-восточный берег, XII — побережье Турции, XIII — побережье Болгарии, XIV — побережье Румынии.

Каркинитский залив. Охватывает акваторию от Бакальской косы до выхода из залива и включает 128 видов водорослей (44,0%). По соотношению видов по отделам водорослей данный район аналогичен предыдущему, однако значительно отличается от него по качественному составу водорослей внутри каждого отдела, поскольку в заливе хорошо выражена фация скал. У открытых берегов ведущее положение занимает флора бурых и красных водорослей (*Cystoseira*, *Cladostephus*, *Dilophus*, *Phyllophora*, *Polysiphonia* и др.), а в закрытых акваториях (бухты Черноморская и Ярылгачская) — зеленых (*Enteromorpha*, *Cladophora*, *Ullothrix*, *Chaetomorpha*). Для данного района характерно развитие *Phyllophora nervosa* subf. *breviarticulata*.

По флористическому составу залив ближе всего к районам крымского берега, Прикерченскому и району северо-восточного берега ($C = 60 \div 67$). Коэффициент общности видов с остальными флористическими районами также значителен — в пределах 34—51, и только для района Филлофорного поля снижается до 20. Большинство видов, обнаруженных в заливе, широко распространено у берегов Крыма, Кавказа и Турции.

Тарханкутско-Севастопольский район. Флористический состав — 123 вида (42,1%) — несколько однообразен, что свойственно открытым участкам моря. Ведущее положение занимают красные водоросли, которые по числу видов почти в два раза превосходят бурые и в три раза — зеленые. Наиболее характерными для района являются: *Phyllophora nervosa*, *Asperococcus bullosus*, *Dasyopsis ariculata*, виды родов *Cystoseira*, *Laurencia*, *Cladostephus*, *Coralina*, *Jania* и др. Большинство из них характерны для всей открытой части Крымского побережья, за исключением *Ph. nervosa* var. *longiarticulata* и *Ph. nervosa* subf. *latifolia*, которые здесь образуют самостоятельные ассоциации. На участке между мысами Тарханкут и Урет водоросли произрастают от уреза воды, а далее на восток, вплоть до Севастополя, — на некотором расстоянии от берега из-за господства там песчаных грунтов (Калугина, Куликова, 1974). Водоросли в данном флористическом районе спускаются на глубину 60—80 м и занимают обширную прибрежную полосу в поясе скал, мидиевого и фазеолинового илов. Наиболее высокие коэффициенты общности видов — с флорой Прикерченского района ($C = 70$) и северо-восточного берега Черного моря ($C = 69$), а наименьший — с флорой побережья Румынии ($C = 39$) и Болгарии ($C = 39$).

Севастопольская бухта. Разнообразие экологических условий способствует развитию здесь довольно богатой альгофлоры, включающей 184 (62,6%) вида. Ведущее место принадлежит красным и зеленым водорослям, что свидетельствует о наличии загрязненных участков в данном районе. Массового развития достигают виды родов *Enteromorpha*, *Ulva*, *Cladophora*, *Urospora*, *Bryopsis*, *Porphyra*, *Ceramium*, *Gelidium*, а из бурых — *Cystoseira barbata* f. *hoppii* и *Scytosiphon lomentaria*. Только в районе Севастопольской бухты произрастают: *Prasinocladus marinus*, *Pilinia rimosa*, *Chlorocys-*

tis reinhardii, *Choreonema thuretii*, *Compsothamnion gracillimum*, *Alsidium corallinum*. Флора бухты сильно отличается от флоры соседних районов; наибольший коэффициент общности видов с флорой Новороссийской бухты ($C = 71$), что свидетельствует о значительном сходстве экологических условий этих районов. Наименьший коэффициент общности видов с флорой Одесского берега ($C = 30$) и побережья Турции ($C = 30$).

Южный берег Крыма. По количеству видов наиболее богатый район. В нем обнаружено 207 видов, или 70,9% общего числа видов водорослей Черного моря. Ядро флоры образуют красные и бурые водоросли, что характерно для открытых и чистых берегов. Тем не менее здесь отмечено 49 видов зеленых водорослей, т. е. столько же, сколько в Севастопольской бухте. Это связано с тем, что в настоящее время на Южном берегу Крыма сильно расширилась курортная зона, в результате чего в море стало больше поступать хозяйственно-бытовых вод, которые и способствуют развитию зеленых водорослей в отдельных участках.

23 вида (в основном нижнебореальные и бореально-тропические, 1 субтропический, 1 тропический и 2 эндемика — *Pseudulvella padsonii*, *Epicladia pontica*) не встречаются в других районах моря (см. приложение 1). Весьма характерны для данного района и такие виды, как *Nemalion helminthoides*, *Grateloupia dichotoma*, *Laurencia papillosa*, *Gelidiella antipai*, *Choristocarpus tenellus*, *Asperococcus bullosus*, *Phyllophora traillii*, *Polysiphonia breviarticulata*. Шире всего представлены виды родов *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Laurencia*, *Lomentaria*, *Antithamnion*, *Corallina*, *Chaetomorpha*. Наиболее высокие коэффициенты общности видов с флорой Севастопольской ($C = 66$) и Новороссийской ($C = 61$) бухт, наиболее низкие — с флорой побережья Турции ($C = 31$) и Одесского берега ($C = 26$).

Прикерченский район. Отличается обедненным составом альгофлоры и включает 104 (35,6%) вида. Поступление опресненных вод Азовского моря, с одной стороны, и наличие относительно загрязненной Керченской бухты, с другой, казалось бы, должны способствовать массовому развитию зеленых водорослей. Однако этого не наблюдается. Сильные течения в районе Керченского пролива благоприятно сказываются на развитии здесь бурых водорослей. По биомассе преобладают виды родов *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Gracilaria*, *Ulva*, *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Cystoseira* и морская трава *Zostera marina*. Видов, свойственных только флоре этого района, не обнаружено. Наибольший коэффициент общности видов с флорой Тарханкутско-Севастопольского района ($C = 70$).

Новороссийская бухта. Характеризуется значительным разнообразием альгофлоры и содержит 161 вид (55,1%). По составу и распределению водорослей западный и восточный берега бухты резко отличаются друг от друга. Это связано с особенностями гидрологического режима бухты, о чем было сказано выше. У западного берега преобладают зеленые водоросли (*Ulva*, *Enteromorpha*, *Cladophora*),

а у восточного — красные и бурые (*Phyllophora*, *Laurencia*, *Polysiphonia*, *Dilophus*, *Padina*, *Cystoseira*), что свидетельствует о смешанном характере флоры бухты. Именно поэтому в целом бурые водоросли здесь преобладают над зелеными, хотя бухта относится к сильно загрязненным участкам моря. Ядро альгофлоры составляют багрянки. Только здесь обнаружены *Microspongium gelatinosum*, *Streblonema oligosporum*, *Kylinia polyblasta*. Все они относятся к холодноводным элементам флоры. Наибольшее сходство с флорой Севастопольской бухты ($C = 71$).

Северо-восточный берег Черного моря. Занимает весьма обширную часть береговой зоны моря и включает 133 вида (45,5%). Береговая зона мало изрезана и чистая, поэтому флористический состав характеризуется однообразием и более или менее равномерным распределением видов вдоль берега, с небольшим повышением в районе Анапы, Геленджика и Туапсе. Ведущее место принадлежит красным и бурым водорослям. Зеленые водоросли развиты слабо. В данном районе расположены наиболее обширные и густые заросли цистозир с соответствующим для нее комплексом эпифлоры. Гораздо лучше, чем в других районах, здесь развиваются *Sodium vermilara* и *Nereia filiformis*. Виды, произрастающие в этом районе, широко распространены в Черном море, за исключением его северной части. Только здесь обнаружено два вида — *Ascocyclus magnusii* и *Dermatolithon corallinae*. Наибольшее сходство флора данного района имеет с флорой Тарханкутско-Севастопольского района ($C = 69$) и юго-восточного берега Черного моря ($C = 66$).

Юго-восточный берег Черного моря. Также занимает обширный и чистый участок моря с ровной береговой линией. Из-за господства вдоль побережья песчаных грунтов видовой состав водорослей района очень беден — всего 113 видов (38,7%). Ведущее положение занимают красные и бурые водоросли. Для данного района характерен только один субтропический вид — *Peyssonnelia squamaria*. Наибольшее число общих видов с флорой северо-восточного берега ($C = 66$).

Побережье Турции. В флористическом отношении изучено очень слабо, поэтому включает всего 70 (24,0%) видов. В действительности в данном районе должно быть гораздо больше видов: есть сведения о паличии вдоль турецкого побережья сплошного скалового пояса, который всегда заселяется богатой альгофлорой.

Согласно имеющимся отрывочным данным, ядро альгофлоры побережья Турции составляют багрянки. Наличие небольшого числа видов зеленых водорослей свидетельствует о развитии открытого типа растительности с преобладанием сообществ бурых и красных водорослей (цистозира, филлофора, лауренция и др.). Только вдоль побережья Турции произрастают *Herposiphonia secunda* и *Sargassum salicifolium*, относящиеся к тепловодным элементам флоры. Наибольший коэффициент общности видов с юго-восточным берегом ($C = 46$). Коэффициент общности видов с остальными районами невысок — в пределах 13—42.

Изучение альгофлоры побережья Турции — самой южной и, следовательно, самой тепловодной части Черного моря — представляет огромный интерес. Здесь расположен Босфорский пролив, через который происходит обмен видами Черным и Мраморным морями. Анализ полного состава альгофлоры побережья Турции позволил бы не только определить характер флоры данного района, но и значительно расширить наши представления о связи флоры водорослей Черного моря и Средиземного и о ее происхождении.

Побережье Болгарии. Для данного побережья известно 122 вида (41,7%) водорослей. Ведущее место принадлежит красным водорослям. Число видов бурых и зеленых водорослей почти одинаково. Наиболее характерными являются виды родов *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Ulva*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Laurencia*, *Antithamnion*, *Cystoseira*, *Phyllophora*. У побережья Болгарии отмечено восемь видов, которые не встречаются в других флористических районах. К ним относятся: *Monostroma latissimum*, *Sphacelaria tribuloides*, *Blastophysa polymorpha*, *Dictyosiphon chordaria*, *ErythroGLOSSUM sandrianum*, *Polysiphonia sertularioides*, *P. byssoides*, *Dasyopsis spinella*. Фитогеографический состав флоры довольно пестрый. Наибольший коэффициент общности видов с флорой Севастопольской бухты ($C = 61$). Число общих видов с остальными районами довольно низкое ($C = 11 \div 42$).

Побережье Румынии. Содержит 119 видов (40,7%). Ведущее положение во флоре занимают красные и зеленые водоросли, что свидетельствует о значительном опреснении данного участка моря. Типичными для флоры данного района являются виды родов *Ulothrix*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha*, *Rhizoclonium*, *Scytosiphon*, *Cystoseira*, *Kylinia*, *Peyssonnelia*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Chondria*, *Phyllophora*. Только для побережья Румынии отмечены *Ulothrix pseudoflaccida*, *Blidingia marginata*, *Vaucheria dichotoma*, *StrebloNema stilophorae*, *Kylinia hallandica*, *Ceramium corticatum*, которые относятся к различным фитогеографическим группам. Флора данного района сильно отличается от флоры соседних районов. Коэффициент общности видов равен: с флорой Каркинитского залива 44, Одесского берега — 40, Филлофорного поля — 16 и побережья Болгарии — 35. Наибольший коэффициент общности видов с флорой Севастопольской бухты ($C = 47$).

Таким образом, больше всего видов произрастает у Южного берега Крыма, в Севастопольской и Новороссийской бухтах и у север-восточного берега Черного моря. Меньше всего видов в районе Филлофорного поля, Одесского залива и у берегов Турции. По общему числу видов наиболее богат Крым — 246, на втором месте северо-восточный берег — 186. У побережья Румынии и Болгарии произрастает 169 и в северо-западной части советских берегов Черного моря — 113 видов, вдоль берегов СССР — 269 видов (см. приложение 1).

ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ ЧЕРНОГО МОРЕЯ И ЕЕ СВЯЗЬ С ФЛОРОЙ СОСЕДНИХ МОРЕЙ

Данные о составе альгофлоры и особенно о ее фитогеографическом характере представляют интерес при изучении биологии и продукции видов, а также при разработке мероприятий по интродукции и акклиматизации ценных промысловых объектов.

Помимо отечественных работ по флоре водорослей Каспийского (Киреева, Шапова, 1939, 1957а, б; Зинова, Забержинская, 1966; Забержинская, 1968а, б; Забержинская, Зинова, Петров, 1967), Азовского (Генералова, 1951а, б) и Черного морей, нами были использованы многочисленные сводки зарубежных альгологов по флоре Средиземного и Красного морей — всего более 400 названий. К наиболее важным относятся работы А. Д. Зиновой (1967), А. А. Калугиной-Гутник (1971), Ф. Хаука (Hauck, 1885), Г. Функа (Funk, 1927), С. Соважо (Sauvageau, 1912), Де Тони (De Toni, 1886, 1888), Ж. Фельдманна (Feldmann 1931а, б, 1933, 1937, 1942), Г. Амеля (Hamel, 1924—1939), Г. Папенфусса (Papenfuss, 1968), А. Эрцеговича (Ercegovič, 1952, 1957а, 1960), В. Тейлора (Taylor, 1957, 1960), Ф. Ардре (Ardré, 1970). Результаты сравнительного анализа флоры водорослей южных морей изложены в работе А. Д. Зиновой и А. А. Калугиной-Гутник (1974).

При определении фитогеографической принадлежности видов нами принята система широтного подразделения морей и океанов на зоны, разработанная А. Д. Зиновой (1962). Для более полного анализа флоры проведено разделение видов по характеру встречаемости на три группы — ведущие, сопутствующие и редкие.

В Черном море водоросли представлены десятью фитогеографическими группами (табл. 10).

Арктическо-бореальная группа содержит 18 видов, что составляет 6,1% общего числа видов. В группе ведущих на долю арктическо-бореальных элементов приходится всего 3 вида (3,7%) — *Phyllophora brodiaei*, *Sphacelaria cirrhosa*, *Scytosiphon lomentaria*, на долю сопутствующих — 2 (4,3%), а остальные 14 видов составляют редкие формы (см. приложение 1). Почти все представители арктическо-бореальной группы в Черном море являются обитателями глубинных вод или произрастают в холодный период года.

Верхнебореальная группа содержит 13 видов (4,5%). Все они относятся к редким формам.

Среднебореальная группа представлена только тремя видами (0,8%). Один из них — *Sphacelaria saxatilis* (сопутствующий вид) играет заметную роль среди донной растительности Филлофорного поля Зернова.

Нижнебореальная группа содержит 74 вида, что составляет 25,3% общего числа видов водорослей. В группе ведущих видов нижнебореальные элементы представлены 14 видами (25,9%), а в группе сопутствующих — 12 (25,5%). К ведущим видам относятся

бурые (*Cystoseira barbata*, *C. crinita*, *Nereia filiformis*, *Zanardinia prototypus* и др.) и красные водоросли (*Nemalion helminthoides*, *Grateloupia dichotoma*, *Phyllophora nervosa*, *Callithamnion corymbosum*, *Polysiphonia subulifera*, *P. opaca*, *Corallina mediterranea*). Все они являются доминантами и субдоминантами растительных

Таблица 10

Фитогеографический состав флоры водорослей Черного моря

Фитогеографическая группа	По всей флоре	По группе видов		
		ведущих	сопутствующих	редких
Арктическо-бореальная	18 6,1	3 3,7	2 4,3	14 7,3
Верхнебореальная	13 4,5	—	—	13 6,8
Среднебореальная	3 0,8	—	1 2,1	2 0,6
Нижнебореальная	74 25,3	14 25,9	12 25,5	48 25,1
Широкобореальная	91 31,1	13 24,1	16 34,1	62 32,5
Бореально-тропическая	55 18,9	20 37,0	11 23,4	24 12,6
Субтропическая	12 4,2	—	—	12 6,3
Тропическая	2 0,7	1 1,9	—	1 0,5
Космополиты	18 6,1	3 5,5	4 8,5	11 5,8
Эндемики	6 2,3	1 1,9	1 2,1	4 2,5
Всего	292 100	55 100	47 100	191 100

сообществ в Черном море. Зеленые водоросли полностью отсутствуют. К числу редких форм относится 46 видов. Почти все виды группы обитают в хорошо прогреваемой мелководной зоне, и только *Phyllophora nervosa*, *Nereia filiformis* и *Zanardinia prototypus* спускаются на большие глубины, где менее четко выражены температурные колебания воды. Несмотря на то что виды данной группы широко распространены в Черном море, больше всего они представлены у берегов Крыма и Кавказа.

Широкобореальная группа содержит 91 вид (31,1%): 13 (24,1%) ведущих, 16 (34,1%) сопутствующих и 62 (32,5%) редких форм. К ведущим видам относятся зеленые (*Cladophora laetevirens*, *C. dalmatica*, *C. vagabunda*, *Bryopsis plumosa*) и красные водоросли

Фитогеографический состав флоры водорослей по отдельным районам Черного моря

Флористический район	Фитогео			
	арктическо-бореальная	верхнебореальная	среднебореальная	нижнебореальная
Одесский берег	$\frac{11}{14,7}$	$\frac{4}{5,4}$	—	$\frac{10}{13,5}$
Филлофорное поле Зернова	$\frac{4}{12,9}$	—	$\frac{1}{3,2}$	$\frac{6}{19,4}$
Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопский	$\frac{7}{7,8}$	$\frac{2}{2,2}$	—	$\frac{19}{21,1}$
Каркинитский залив	$\frac{7}{5,5}$	$\frac{4}{3,1}$	$\frac{1}{0,8}$	$\frac{31}{24,2}$
Тарханкутско-Севастопольский	$\frac{5}{4,1}$	$\frac{3}{2,4}$	—	$\frac{28}{22,8}$
Севастопольская бухта	$\frac{9}{4,8}$	$\frac{8}{4,3}$	—	$\frac{43}{23,4}$
Южный берег Крыма	$\frac{8}{3,9}$	$\frac{4}{1,9}$	$\frac{2}{1,0}$	$\frac{57}{27,5}$
Прикерченский район	$\frac{6}{5,8}$	$\frac{2}{1,9}$	—	$\frac{22}{21,2}$
Новороссийская бухта	$\frac{10}{6,2}$	$\frac{5}{3,1}$	$\frac{1}{0,6}$	$\frac{32}{19,9}$
Северо-восточный берег	$\frac{7}{5,3}$	$\frac{1}{0,8}$	—	$\frac{32}{24,1}$
Юго-восточный берег	$\frac{3}{2,7}$	—	—	$\frac{27}{23,9}$
Побережье Турции	$\frac{1}{1,4}$	—	—	$\frac{23}{32,9}$
Побережье Болгарии	$\frac{7}{5,7}$	$\frac{4}{3,3}$	—	$\frac{30}{24,6}$
Побережье Румынии	$\frac{9}{7,6}$	$\frac{4}{3,3}$	—	$\frac{23}{19,3}$

(*Porphyra leucosticta*, *Kylinia virgatula*, *Phyllophora pseudocera-noides*, *Apoglossum ruscifolium*, *Polysiphonia elongata*). Бурые представлены всего двумя видами — *Stilophora rhizodes* и *Cladostephus verticillatus*. Водоросли широкобореальной группы в Черном море распространены повсеместно, на всех глубинах фитали.

Бореально-тропическая группа включает 55 видов (18,9%), в том числе 20 ведущих — представителей всех отделов водорослей: зеленых (*Ulva rigida*, *Enteromorpha linza*, *Codium vermilara* и др.), бурых (*Feldmannia irregularis*, *Dilophus fasciola*, *P. pavonia*) и особенно красных (*Ceramium strictum*, *C. diaphanum*, *Dasya bailouviana*, *Polysiphonia denudata*, *Chondria tenuissima* и др.).

Таблица 11

графическая группа						Всего
широкобореальная	бореально-тропическая	субтропическая	тропическая	космополиты	эндемики	
19	18	—	—	12	—	74
25,7	24,3			16,2		100
10	6	—	—	3	1	31
32,3	19,3			9,7	3,2	100
27	24	—	—	8	3	90
30,0	26,7			8,9	3,3	100
33	33	1	1	12	5	128
25,8	25,8	0,8	0,8	9,3	3,9	100
38	35	2	1	8	3	123
30,9	28,5	1,6	0,8	6,5	2,4	100
55	46	5	—	14	4	184
30,0	25,0	2,7		7,6	2,2	100
63	48	8	2	9	6	207
30,4	23,2	3,9	1,0	4,3	2,9	100
30	33	2	—	8	1	104
28,8	31,7	1,9		7,7	1,0	100
51	43	4	—	13	1	161
31,7	26,7	2,5		8,1	1,2	100
41	38	2	1	9	2	133
30,8	28,5	1,5	0,8	6,7	1,5	100
33	35	5	1	7	2	113
29,2	31,0	4,4	0,9	6,2	1,7	100
11	24	3	1	5	2	70
15,7	34,3	4,3	1,4	7,1	2,9	100
36	32	2	1	8	2	122
29,5	26,2	1,6	0,9	6,6	1,6	100
37	29	2	—	12	3	119
31,1	24,4	1,7		10,1	2,5	100

Почти столько же видов (24) в группе редких, и значительно меньше (11) — в группе сопутствующих видов.

Субтропическая группа представлена 12 редкими видами (4,2%). Все они относятся к группе сезонных летних форм и произрастают в самой мелководной зоне.

Тропическая группа представлена всего двумя видами (0,7%). Один из них — *Laugensia papillosa* — входит в группу ведущих видов, являясь содоминантом летней сезонной немалииновой ассоциации. Второй вид — *Herposiphonia tenella* — был отмечен для Южного берега Крыма еще в прошлом столетии и больше никем не был обнаружен в Черном море.

Космополиты включают 18 видов (6,1%), представленных в основном зелеными водорослями. В ведущую группу входит три вида — *Enteromorpha intestinalis*, *E. compressa* и *Ralfsia verrucosa*, а в сопутствующую — четыре: *Enteromorpha clathrata*, *Entocladia viridis*, *Ectocarpus confervoides*, *E. siliculosus*. Остальные 11 видов относятся к редким формам. Все космополиты, кроме *E. siliculosus*, произрастают в прибрежной зоне.

Эндемики насчитывают всего 6 видов зеленых и красных водорослей (в сумме 2,3%). Из них один вид — *Laurencia согонорус* — относится к ведущим (получил массовое развитие в Черном море), один вид — *Dasya baillouvia* — к сопутствующим и четыре — *Chaetomorpha zernovii*, *Epicladia pontica*, *Pseudulvella nadsonii*, *Gelidiella antipai* — к редким формам. Бурые водоросли среди эндемиков Черного моря отсутствуют.

Данные фитогеографического анализа флоры водорослей свидетельствуют о том, что условия существования в Черном море наиболее благоприятны для развития и распространения в нем нижнебореальных и бореально-тропических видов, которые в группе ведущих форм фитобентоса значительно преобладают над представителями широкобореальной группы. Вместе с тем последняя превосходит все фитогеографические группы по общему числу видов фитобентоса. Таким образом, во флоре водорослей Черного моря руководящая роль принадлежит трем элементам: широкобореальным, нижнебореальным и бореально-тропическим.

Из табл. 11 видно, что удельный вес арктическо-бореальных видов наиболее высок у Одесского берега (14,7%) и в районе Филлофорного поля (12,9%). Широкобореальные виды достаточно равномерно — в пределах 26 — 30% — распределены по всем районам моря, и лишь вдоль побережья Турции количество их снижается до 15,7%. То же самое можно сказать и в отношении нижнебореальных и бореально-тропических видов, число которых изменяется в пределах 19—32 и 19—24% соответственно, причем удельный вес представителей первой группы у побережья Одессы и Румынии падает до 13—18%. Наибольшее количество субтропических и тропических видов наблюдается у Южного берега Крыма, у восточных берегов и у побережья Турции. Космополиты более или менее равномерно распределены по всему Черному морю, но больше всего их у побережья Одессы (16,2%) и Румынии (10,1%). Эндемики по числу видов преобладают у Южного берега Крыма. У побережья Одессы они отсутствуют.

Чтобы яснее представить региональные особенности флоры, мы разделили фитогеографические группы на два комплекса — холодноводный (арктическо-бореальные, верхне-, средне- и широкобореальные виды) и тепловодный (нижнебореальные, бореально-тропические, субтропические и тропические виды). Космополиты и эндемики в эти комплексы не включены.

Результаты анализа фитогеографических комплексов, представленные в табл. 12, дают довольно четкое представление о своеобразии

зии альгофлоры, соответствующей гидрологическому режиму каждого района. Наиболее холодноводная флора преобладает у Одесского берега и на Филлофорном поле, где холодноводный комплекс видов составляет 45,8 и 48,4%, а тепловодный — 37,8 и 38,7% соответственно. Самой тепловодной оказалась флора юго-восточного берега Черного моря и побережья Турции, где тепловодный комплекс видов достигает 60,2 и 72,9%. Берега Крыма и Болгарии зани-

Таблица 12

Процент видов водорослей холодноводного (а) и тепловодного (б) комплексов и отношение количества видов красных водорослей к бурым (R/P) в различных районах Черного моря

Флористический район	а	б	R/P
Одесский берег	45,8	37,8	—
Филлофорное поле Зернова	48,4	38,7	1,5
Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопский район	40,0	47,8	1,7
Каркинитский залив	35,2	51,6	1,7
Тарханкутско-Севастопольский	37,4	53,7	1,9
Севастопольская бухта	39,1	51,1	2,0
Южный берег Крыма	37,2	55,6	1,9
Прикерченский район	36,5	54,8	2,1
Новороссийская бухта	41,6	49,1	1,5
Северо-восточный берег	36,9	54,9	2,9
Юго-восточный берег	31,9	60,2	2,1
Побережье Турции	17,1	72,9	3,3
Побережье Болгарии	38,5	53,3	2,3
Побережье Румынии	42,0	45,4	—

мают промежуточное положение, причем в целом их флора также является тепловодной, особенно флора Южного берега Крыма (55,6%). Очень своеобразна альгофлора Новороссийской бухты. Более континентальный характер климатических условий бухты, связанный с ее углубленностью в материк, с одной стороны, и своеобразный гидрологический режим, определяемый постоянным действием холодных, сильных и продолжительных северо-восточных ветров («бора»), с другой, заметно отразились на составе альгофлоры данного района. Флора водорослей Новороссийской бухты значительно холодноводнее флоры смежного с нею северо-восточного берега и по величине холодноводного комплекса приближается к Одесскому берегу.

Ж. Фельдманн (Feldmann, 1938) установил, что соотношение между количеством красных и бурых водорослей морских водоемов (R/P) указывает на принадлежность флоры к той или иной географической зоне. Для арктической зоны это соотношение равно 1,1, для бореальной — 1,3, для субтропической — 2,5, для тропической — 4. Соотношения, представленные в табл. 12, повторяют закономерность, выявленную на основании анализа холодно- и тепловодного

комплексов альгофлоры*. Флоры водорослей Филлофорного поля Зернова и Новороссийской бухты близки к флоре бореальной области ($R/P = 1,5$). Остальные районы имеют более тепловодный характер. Особенно выделяются юго-восточный берег и побережье Турции, величина индекса для которых приближается к показателям для средиземноморского побережья Франции и Югославии (Feldmann, 1938; Зинова, Калугина-Гутник, 1974).

Изучение ареалов отдельных видов черноморских водорослей за пределами бассейна показывает, что наибольшее число видов, произрастающих в Черном море, распространено вдоль Атлантического побережья Европы (232 вида), причем 51 из них отсутствует в Средиземном море (см. приложение 1). Почти такое же количество видов является общим с флорой Средиземного моря (216 видов), из них 16 относятся к средиземноморским эндемикам. Наименьшее число общих видов с флорой Азовского (39 видов) и Каспийского (51 вид) морей. Эти данные говорят о том, что альгофлора Черного моря имеет атлантическое происхождение и что атлантическая флора проникает через Средиземное море.

Не все иммигранты получили возможность развиваться в более тепловодном Средиземном море, отсюда и разорванность ареалов некоторых видов, пришедших с севера. В связи с этим во флоре Черного моря обнаруживается холодноводный комплекс из 13 видов: *Rhizoclonium riparium*, *Urospora penicilliformis*, *Spongomorpha lanosa*, *Acrosiphonia centralis*, *Pseudolithoderma extensum*, *Elachista fucicola*, *Punctaria plantaguinea*, *Streblonema oligosporum*, *Kylinia hallandica*, *Rhodochorton penicilliforme*, *Phyllophora brodiaei*, *Ph. traillii*, *Ph. pseudoceranoides*.

В целом флора Черного моря представляет собой обедненную флору Средиземного моря. Такие типично средиземноморские виды, как *Cystoseira barbata*, *C. crinita*, *Phyllophora nervosa*, *Corallina mediterranea*, доминируют среди донной растительности Черного моря. Массовое развитие здесь получили виды *Ulva*, *Cladophora*, *Bryopsis*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Gelidium*, *Laurencia*, *Dilophus* и др. Однако с переходом в черноморский бассейн указанные выше роды в видовом отношении сильно обедняются. Так, из 62 видов *Polysiphonia*, известных для Средиземного моря, в Черное море проникло 12, из 42 видов *Cystoseira* — 2, из 34 видов *Ceramium* — 12, из 17 видов *Gelidium* — 2. Некоторые группы водорослей, например представители тропической флоры — *Sargassum*, *Caulerpa*, *Halimeda*, *Digenia* и др., вовсе не смогли проникнуть в Черное море.

Флора водорослей Средиземноморского бассейна в настоящее время насчитывает 1234 вида, из них зеленых — 242, бурых — 278 и красных — 714 (Зинова, Калугина-Гутник, 1974). В Черном море эти виды составляют 23,6% (табл. 13). Большая часть водорослей представлена в Средиземном море — 93,2%, а наименьшая — в

* Для побережья Румынии и Одессы индексы не указаны, так как эти районы являются солоноватоводно-морскими и принцип Фельдманна для них неприемлем.

Каспийском (5,2%) и Азовском (3,3%) морях. В целом флора Средиземноморского бассейна носит бореально-субтропический характер ($R/P = 2,5$). Однако по мере продвижения с запада на восток индекс постепенно повышается, а в направлении Черное море — Каспийское понижается.

Таблица 13

Количество видов водорослей в морях Средиземноморского бассейна

Море	Зеленые	Бурые	Красные	Всего
Каспийское	28	13	24	65
	11,1	4,6	3,3	5,2
Азовское	18	5	18	41
	7,4	1,8	2,5	3,3
Черное	84	74	134	292
	34,7	26,6	18,7	23,6
Средиземное	212	254	684	1150
	87,6	91,3	95,8	93,2
Всего	242	278	714	1234
	19,6	22,6	57,8	100,0

По своему составу флора Черного моря приближается к флоре северного побережья Франции и Англии (Zinova, 1964; Зинова, Калугина-Гутник, 1974). В целом черноморская флора носит бореальный характер, средний между ниже- и верхнебореальным.

Фитогеографический анализ показывает, что моря Средиземноморского бассейна отчетливо выделяются по составу альгофлоры (табл. 14). Красное море населено тропической флорой Индийского океана. Основой флоры Средиземного моря является своеобразная реликтовая флора — остаток флоры Тетиса, к которой примешивается нижебореальная флора Атлантического океана. Черное и Азовское моря населены смешанной флорой — среднебореальной атлантической и средиземноморской. Флора Каспийского моря имеет очень мало сходства с флорой Средиземного моря, так как в основном состоит из широкобореальных атлантических форм и эндемиков. Во флоре Черного и Каспийского морей также содержатся вселенцы из пресных вод и далекие иммигранты-псевдореликты из Арктического бассейна, сохранившиеся здесь благодаря более континентальному их положению по сравнению со Средиземным морем.

Для каждой фитогеографической зоны можно выделить виды-индикаторы. Для тропической зоны характерно развитие видов *Sargassum* и *Caulerpa*, для нижебореальной подзоны — видов *Cystoseira* и для бореальной зоны опресненных районов — видов *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Ullothrix*. По температурным условиям в северо-западной части Черного моря и в Азовском море могли бы произрастать виды *Fucus* и *Laminaria*, характерные для типично

Таблица 14

Фитогеографический состав флоры водорослей южных морей

Фитогеографическая группа	Каспий- ское море	Азовское море	Черное море	Средизем- ное море	Красное море
Арктическо-бореальная	8 <u>12,1</u>	2 <u>4,7</u>	18 <u>6,2</u>	16 <u>1,4</u>	—
Верхнебореальная	3 <u>4,6</u>	—	15 <u>5,2</u>	9 <u>0,8</u>	—
Нижнебореальная	5 <u>7,6</u>	7 <u>16,7</u>	73 <u>25,0</u>	312 <u>27,1</u>	25 <u>6,0</u>
Широкобореальная	21 <u>31,8</u>	11 <u>26,2</u>	89 <u>30,5</u>	143 <u>12,4</u>	25 <u>6,0</u>
Бореально-тропическая	12 <u>18,2</u>	13 <u>31,0</u>	58 <u>19,8</u>	85 <u>7,4</u>	72 <u>17,3</u>
Субтропическая	1 <u>1,5</u>	—	12 <u>4,1</u>	87 <u>7,6</u>	34 <u>8,2</u>
Тропическая	—	—	2 <u>0,7</u>	60 <u>5,2</u>	180 <u>43,3</u>
Космополиты	8 <u>12,1</u>	7 <u>16,7</u>	17 <u>5,8</u>	11 <u>1,0</u>	9 <u>2,2</u>
Эндемики	8 <u>12,1</u>	2 <u>4,7</u>	8 <u>2,7</u>	427 <u>37,1</u>	71 <u>17,0</u>

морских водоемов средне- и верхнебореальной подзон бореальной зоны. За прошедшие 100 лет флора водорослей Черного моря потеряла несколько тепловодных видов: *Caulerpa prolifera*, *Sargassum salicifolium*, *Herposiphonia tenella*, *H. secunda* и др. В последние десятилетия, т. е. в годы наиболее интенсивного изучения видового состава водорослей, они никем не были обнаружены. В то же время отмечено появление ряда новых холодноводных видов.

ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОБЕНТОСА ЧЕРНОГО МОРЯ

В Черном море растительность покрывает всю прибрежную зону в виде сплошного ковра, прерывающегося лишь в местах с крайне неблагоприятными условиями (жидкий ил, чистый песок). Благодаря разнообразию жизненных форм, пластичности, ярусной структуре фитоценозов и эпифитизму, присущему морским водорослям, растения занимают любую освобождающуюся экологическую нишу и формируют такой покров, в котором слоевища часто переплетаются и покрывают друг друга, создавая непрерывную цепь взаимовлияний.

Водоросли исключительно чутко реагируют на окружающие условия. Как отмечает Н. В. Морозова-Водяницкая (1959), разные группы растений требуют различных, но определенных условий существования; они же являются в известной мере и активными создателями окружающих условий, например, повышают при массовом развитии активную реакцию среды. Морские водоросли-макрофиты прижизненно выделяют в воду 25—30% синтезируемого ими органического вещества, а в некоторых случаях и больше (Хайлов, 1971). В основном в воду попадают разнообразные метаболиты, которые могут немедленно включаться в биологические процессы. Лишь небольшая часть выделенного вещества трансформируется в «гумус», который менее активно участвует в биохимическом круговороте сообщества.

По данным К. М. Хайлова (1971) и Ерохина (1972), выделение органического вещества водорослями создает в прибрежной зоне моря, особенно в зарослях макрофитов, повышенные концентрации растворенного органического вещества, причем большая часть этого вещества представлена соединениями низкого молекулярного веса и, следовательно, более доступна для использования другими организмами.

Если в жизни наземной растительности основная роль принадлежит почве, которая обеспечивает растения необходимым питанием, то в развитии морских фитоценозов грунты играют роль субстрата. Питание водоросли получают из морской воды, содержащей все необходимое для поддержания жизни растений. В морской среде межбиocenотические связи играют гораздо большую роль, чем в наземной, так как продукты жизнедеятельности и отмирания организмов поступают в воду и распространяются не только в области данного фитоценоза, но и за его пределами.

Растительный покров прибрежной части Черного моря неоднороден, что обусловлено как многообразием условий различных районов, так и большим числом видов, приспособленных к жизни в различной среде. Существует большое разнообразие сочетаний растений — фитоценозов, отличающихся по видовому составу, строению, особенностям местообитаний. Водные фитоценозы изучает гидробиотаника или морская фитоценология, которую следует рассматривать как особый раздел геоботаники. Если геоботаника как самостоятельная наука (развившаяся на изучении исключительно наземных фитоценозов) существует уже около ста лет, то гидробиотаника стала развиваться совсем недавно.

Отечественная морская фитоценология берет свое начало с 30-х годов нашего столетия. Ее основатель — Н. В. Морозова-Водяницкая (1936а, 1959). Применяя геоботанические методы исследования, она описала 10 основных ассоциаций донной растительности Черного моря и по условиям обитания объединила их в 5 групп. Растительные ассоциации, описанные Н. В. Морозовой-Водяницкой, носят весьма обобщенный характер, и скорее их можно отнести к категории формаций, чем ассоциаций. Тем не менее ее характеристика ассоциаций содержит обильную информацию не только о статистических, но и о динамических элементах структуры: сезонной динамике, сукцессиях, межвидовых взаимоотношениях компонентов ассоциации и пр. Н. В. Морозова-Водяницкая впервые пришла к выводу о том, что большинство положений, выдвигаемых геоботаниками при определении сущности ассоциации, вполне применимы к морским донным фитоценозам.

Для северо-восточного побережья Черного моря К. М. Петров на основе 85 станций приводит описание 66 ассоциаций. Ассоциации К. М. Петрова (1960а, 1961а, б) характеризуются слишком дробным выделением, с одной стороны, и отсутствием данных о границах и видовом составе, с другой. Общее число видов указано только для формаций. Создается впечатление, что К. М. Петров описывает отдельные участки фитоценозов, а не ассоциацию как обобщенную конкретность фитоценозов. Отсутствие глубокого анализа описанных фитоценозов привело автора к выделению большого числа не существующих в природе ассоциаций, что, естественно, создает путаницу в представлении о донных растительных сообществах. Многие ассоциации, особенно в формациях *Cystoseira barbata*, выделены в группы ассоциаций только по эпифитным синузиям, хотя последние являются временными компонентами сообществ. Большинство ассоциаций, принадлежащих к одной и той же формации (например, *Corallina*, *Ceramium ciliatum*, *Dilophus repens*, *D. fasciola*, *Phyllophora peruvosa* и др.), сходны и по структуре растительного покрова, и по экологическим условиям, что не дает права выделять их в самостоятельные ассоциации. Изложенное выше позволяет сделать вывод, что описанные К. М. Петровым ассоциации являются всего лишь отдельными фитоценозами, а формации — их ассоциациями. Ассоциация — не просто набор видов, а исторически сложившее-

ся растительное сообщество, поэтому при ее выделении необходимо учитывать совокупность признаков. Структура ассоциации выражается ярусностью, обилием, проективным покрытием, высотой растений, биомассой, определенным видовым составом и т. д. Только однородные по структуре и экологии фитоценозы можно выделить в ассоциацию. При этом «ассоциацию следует признать конкретным явлением природы, приняв при этом во внимание, что, в отличие от частных, конкретных фитоценозов, она представляет обобщенную конкретность» (Шенников, 1964, с. 385). Таким образом, ассоциация должна отвечать всем признакам, характеризующим ее как сообщество, причем исключение даже одного из них уже не дает основания относить конкретный фитоценоз к данной ассоциации.

При определении понятия «ассоциация» мы придерживаемся теоретических положений геоботанической школы В. Н. Сукачева (1934, 1957) и Е. М. Лавренко (1959) с учетом рекомендаций, изложенных в резолюции 3-го Всесоюзного совещания по классификации растительности (Александрова, 1972). К ассоциации мы относим любую растительную группировку, обладающую следующими основными признаками:

- 1) сходством доминирующих видов и структуры фитоценозов;
- 2) определенным видовым составом и наличием константных видов, образующих ядро ассоциации;
- 3) определенной физиономичностью группировки, которая выявляется в количественном соотношении видов;
- 4) определенными размерами занимаемой площади с характерным комплексом экологических условий;
- 5) наличием определенных взаимоотношений внутри компонентов, слагающих сообщество, и между группой организмов и средой.

На основании анализа 6668 описанных гидробиотанических площадок и 7500 качественных проб нами выделено для донной растительности советских берегов Черного моря 40 ассоциаций и для каждой определены следующие параметры: грунт, рельеф дна, глубина, границы, степень прибойности и загрязненности, проективное покрытие, ярусность, обилие, высота растительного покрова, видовой состав, константные формы, сроки развития, численность, биомасса, запасы, годовая продукция, удельная продукция. В результате вскрыт ряд общих закономерностей в динамике структуры и распределении фитоценозов, проведена классификация ассоциаций по характеру вертикального и горизонтального распределения, составлена карта растительности водоема, проведено геоботаническое районирование и сделана попытка классифицировать донную растительность Черного моря.

КЛАССИФИКАЦИЯ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Классификацией донной растительности морей и океанов пока что никто не занимался. Это связано с тем, что морские гидробиотанические исследования стали развиваться совсем недавно после

появления акваланга. В геоботанической литературе растительность морей рассматривается как единое целое и относится к одному типу растительности *Thalassium* (Diels, 1908; Ильинский, 1937)*.

Первая попытка классифицировать морскую донную растительность принадлежит К. М. Петрову (1970). Для северо-восточного побережья Черного моря им описано 66 ассоциаций, которые объединены в 24 формации и 6 типов растительности: бентосные сообщества диатомовых водорослей, сообщества однолетних зеленых, бурых и красных водорослей, сообщества известковых кустистых красных водорослей, сообщества многолетних бурых и красных водорослей, сообщества корковых водорослей и сообщества морских трав. Столько же типов растительности указывается К. М. Петровым и для побережья Каспийского моря (Азербайджан). В основу его классификации положены жизненные формы доминирующих видов. На наш взгляд, данная классификация очень громоздка, и в ней отсутствует иерархическая соподчиненность таксонов. Отсутствие таких промежуточных таксономических единиц, как группы и классы формаций, естественно, привело автора к выделению большого числа типов растительности.

Нами предлагается следующая классификация донной растительности Черного моря:

Тип растительность морских водорослей — *Thalassophycion*

Класс формаций сообщества твердых грунтов — *Thalassophycion sclerochthonophytia*

Группа формаций сообщества зеленых водорослей — *Chlorophyta Ulveta*

Ulva rigida — *Ceramium rubrum*

Ulva rigida — *Cladophora albida*

Ulva rigida — *Apoglossum ruscifolium* — *Callithamnion granulatum*

Enteromorpha

Enteromorpha intestinalis + *Ceramium rubrum* + *Callithamnion corymbosum*

Enteromorpha linza + *Polysiphonia opaca*

Enteromorpha intestinalis

Cladophoreta

Cladophora vagabunda + *Enteromorpha intestinalis* + *Callithamnion corymbosum*

* В существующих классификациях растительности земного шара очень редко указываются водные растения, особенно морские водоросли. Так, Л. Дильс (Diels, 1908) в формацию *Hydatophyta* ввел тип — растительность морей (*Thalassium*). Х. Брокманн-Ерош и Е. Рюбель (Brockmann-Jerosch, Rübel, 1912; Rübel, 1933) в травянистый тип растительности (*Herbosa*) включили класс формации *Aquiherbosa* (травянистые сообщества, растущие в воде). В классификации Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) содержатся следующие три класса сообществ водной растительности: сообщества плавающих растений (*Lemnetea*), сообщества «подводных морских лугов» (*Zosteretea marinae*) и сообщества солонатоводных водоемов (*Ruppiaetea maritimae*). В 1964 г. на X Международном ботаническом конгрессе в Эдинбурге была создана специальная комиссия, которая составила и опубликовала проект международной классификации растительности. В этой классификации выделена группа формаций свободноплавающих макроскопических водорослей, входящая в класс формации водной растительности (Александрова, 1969).

- Urosporeta**
 Urospora penicilliformis
- Группа формаций сообщества бурых водорослей — Phaeophyta
- Cystoseireta**
 Cystoseira crinita + C. barbata — Cladostephus verticillatus —
 Corallina mediterranea
 Cystoseira barbata f. hoppii + C. crinita f. bosporica — Dilophus
 fasciola f. fasciola
 Cystoseira barbata f. hoppii — Ulva rigida
 (Cystoseira barbata) — Phyllophora nervosa — Cladophora dalmatica
- Dilopheta**
 Dilophus fasciola f. repens + Polysiphonia opaca + Ceramium
 ciliatum + Enteromorpha compressa
- Feldmannieta**
 Feldmannia irregularis
- Scytosiphoneta**
 Scytosiphon lomentaria
- Группа формаций сообщества красных водорослей — Rhodophyta
- Phyllophoreta**
 Phyllophora nervosa f. longiarticulata
 Phyllophora nervosa subf. latifolia
 Phyllophora nervosa subf. intermedia
 Phyllophora nervosa subf. nana
 Phyllophora nervosa subf. breviararticulata
 Phyllophora nervosa subf. sphaerica
 Phyllophora brodiaei
 Phyllophora pseudoceranoides + Ph. brodiaei
- Chondrieta**
 Chondria tenuissima + Laurencia obtusa
- Polysiphonieta**
 Polysiphonia elongata + Zanardinia prototypus
- Antithamnieta**
 Antithamnion cruciatum + Ectocarpus siliculosus
- Lophosiphonieta**
 Lophosiphonia obscura
- Grateloupieta**
 Grateloupia dichotoma + Ceramium rubrum
- Nemalieta**
 Nemalion helminthoides — Laurencia papillosa
- Bangieta**
 Bangia fuscopurpurea
- Gracilarieta**
 Gracilaria verrucosa + Nereia filiformis
- Porphyreta**
 Porphyra leucosticta + Bryopsis plumosa
- Класс формаций сообщества мягких грунтов — Thalassophycion malacochthonophytia**
- Группа формаций — сообщества харовых водорослей — Charophyta
- Lamprothamnieta**
 Lamprothamnium papulosum + Chara vulgaris
 Lamprothamnium papulosum
- Chareta**
 Chara aculeolata
- Тип растительность морских трав — Thalassoroion**
- Класс формаций сообщества мягких грунтов — Thalassoroion malacochthonophytia**
- Группа формаций сообщества морских цветковых растений — Thalassospermatophytia
- Zostereta**
 Zostera marina

Zostera nana
Potamogetoneta
Potamogeton pectinatus
Ruppieta
Ruppia spiralis
Zannichellieta
Zannichellia majoris — *Zostera nana*

Данная классификация построена на физиономическо-экологической основе, принятой в советской геоботанике (Лавренко, 1947, 1959). Однородные по составу доминирующих видов, структуре и экологии фитоценозы составляют основную таксономическую единицу растительности — ассоциацию. Сходные по составу доминантов господствующего яруса ассоциации объединяются в формации. Формации, принадлежащие к одному и тому же отделу водорослей и морских трав, составляют группу формаций. Таких групп пять: сообщества зеленых водорослей (*Chlorophyta*), сообщества бурых водорослей (*Phaeophyta*), сообщества красных водорослей (*Rhodophyta*), сообщества харовых водорослей (*Charophyta*) и сообщества морских цветковых растений (*Thalassospermatophyta*). Группы формаций водорослевых сообществ по признакам как состава сообществ, так и их экологии объединены в два класса формаций: сообщества морских водорослей (зеленых, бурых, красных), приуроченных к твердым грунтам (*Thalassophycion sclerochthonophytia*), и сообщества морских водорослей (харовых), произрастающих на мягких грунтах (*Thalassophycion malacochthonophytia*)*. В основу выделения таксонов высшего ранга положены две большие систематические группы водных растений — водоросли и травы. Таким образом, соблюдая принцип соподчиненной иерархии таксонов, мы пришли к выводу о существовании среди морских фитоценозов двух типов растительности — растительность морских водорослей (*Thalassophycion*) и растительность морских трав (*Thalassoion*).

Фитоценозы выделенных нами типов растительности отличаются друг от друга не только по занимаемой ими экологической нише, но и по происхождению. Если для водорослей море является родной стихией, то водные цветковые являются вторичными вселенцами в море. Следует заметить, что сведение морской растительности в два типа отнюдь не исключает многообразия и богатства морских фитоценозов по сравнению с сухопутными.

Разработанная нами классификация не ограничивается только четырьмя отделами водорослей, принадлежащими к макрофитобентосу. Она может быть использована и при классификации фитоценозов, относящихся как к планктонным, так и к бентосным сообществам микроводорослей. Например, ассоциации и формации диатомовых водорослей могут составить пятую группу формаций — сообщества диатомовых водорослей, разделенную на два класса

* Грунты с ракушечником, илистым или песчаным ракушечником мы относим к твердым грунтам, так как водоросли на данных экотопах прикрепляются к твердому субстрату, т. е. к раковинам моллюсков.

формаций — сообщества планктонных диатомовых водорослей и сообщества бентосных диатомовых водорослей. То же самое можно сказать в отношении синезеленых и других отделов водорослей, населяющих море. Каждое новое растительное сообщество должно найти свое место в данной системе. По мере дальнейшего изучения морских фитоценозов она будет пополняться новыми единицами разного таксономического ранга, но принцип ее построения, видимо, должен сохраниться. Эти соображения убеждают нас в правильности построения классификационной системы, которая отражает естественный характер распространения растительных сообществ в Черном море.

Предлагаемая нами система может быть использована и при классификации растительности любого другого морского водоема, в частности Каспийского, Азовского, Средиземного, Красного или Белого морей, так как в каждом из них имеются сообщества морских трав и водорослей. Разными будут только названия ассоциаций и формаций, и это вполне естественно, поскольку каждый водоем характеризуется свойственным ему флористическим составом и растительными сообществами.

Наша классификационная система отнюдь не претендует на законченность. Она только подытоживает результаты фитоценологических исследований на данном этапе их развития. Основная задача заключается в том, чтобы дать общее представление в несколько упорядоченной форме о донных фитоценозах Черного моря. По мере дальнейшего развития фитоценологических работ, с охватом как сезонных наблюдений, так и новых гидрботанических методик, несомненно, будут расширяться и углубляться наши представления о границах и структуре морских фитоценозов. В настоящее время очень мало известно о взаимоотношении видов, слагающих фитоценозы и биоценозы в целом. В связи с определением понятия ассоциации в морской растительности большой интерес представляет выявление межбиоценотических взаимоотношений, так как, по выражению Л. А. Зенкевича (1970), водная среда, по сравнению с воздушной, «создает относительную непрочность границ биоценозов и внутрибиоценотических связей» (с. 25). Важнейшей задачей является также изучение не только продуктивности наиболее распространенных в Черном море фитоценозов, но и путей трансформации в них отдельных структурных компонентов и систем в целом, а также разработка способов регуляции накопления биологической продукции и других важных для человека биогеоценологических процессов.

ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ ДОННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Характеристика фитоценозов дается в последовательности, принятой в отечественной геоботанике. В связи с тем что большинство фитоценозов Черного моря обладает олиго- и полидоминантной структурой, в выборе названий ассоциаций более приемлемым оказался способ скандинавской геоботанической школы, в свое

время предложенный в СССР В. В. Алехиным. Названия ассоциаций даны по доминантам каждого яруса начиная с верхнего, причем доминанты различных ярусов соединяются знаком тире, а одинаковых — знаком плюс. Ниже ассоциации рассмотрены в систематическом порядке согласно разработанной нами классификации донной растительности Черного моря. Наиболее подробная характеристика дана тем ассоциациям, которые широко распространены в Черном море, играют большую роль в жизни зарослевых биоценозов и имеют промысловое значение. Для менее распространенных или малопродуктивных ассоциаций дается краткая информация об их структуре.

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ — THALASSOPHYCIUM

Фитоценозы, относящиеся к типу растительность морских водорослей, занимают господствующее положение в растительном покрове Черного моря и располагаются в основном на твердых грунтах и значительно реже — на мягких (харовые). Они формируют всю зону фитали, нижняя граница которой проходит на глубине 80—90 м.

Класс формаций сообщества твердых грунтов — *Thalassophycion sclerochthonophytia*

К классу формаций сообщества твердых грунтов относятся фитоценозы, доминантами которых являются зеленые, бурые и красные водоросли. Ассоциации располагаются на твердых грунтах: скалах, валунах, камнях, гравии, ракушечнике с примесью илистого песка или песчанистого ила. Растительный покров образует сомкнутые и открытые ассоциации. Первая группа ассоциаций приурочена к скалисто-каменистым грунтам, а вторая — к иристо-песчаным и песчано-илистым ракушечникам.

Группа формаций сообщества зеленых водорослей — *Chlorophyta*

Ассоциации данной группы формаций занимают самую мелководную часть побережья и характеризуются преобладанием олиго- и полидоминантной структуры, мозаичным расположением и ярко выраженной сезонной сменой как видового состава, так и растительных сообществ в целом. Сообщества зеленых водорослей принадлежат к мезо- и полисапробным экологическим группировкам и строго приурочены к защищенным и загрязненным участкам моря. В группу входят 4 формации и 8 ассоциаций.

Формация *Ulveta*

1. Асс. *Ulva rigida* — *Ceramium rubrum*. Фитоценозы трехъярусные, однолетние, олигодоминантные, сомкнутые, мезосапробные. Степень развития растительного покрова средняя. Общее проек-

тивное покрытие 80—100%, высота зарослей в различные сезоны колеблется в пределах 8—20 см.

Первый ярус слагается пластинчатой зеленой водорослью *Ulva rigida*, которая определяет физиономичность всего сообщества. Проективное покрытие, обилие и высота яруса в различные сезоны изменяются следующим образом: весной — 50—70%, Cor_3 , 15 см; летом — 60—90%, Soc , 20 см; осенью — 40—50%, Cor_2 , 10 см; зимой — 20—30%, Cor_1 , 8 см. В весенне-летний период в первом ярусе развивается *Enteromorpha linza* (5—20%, Cor_1).

Второй ярус состоит из нескольких содоминантов, которые подвержены значительным сезонным изменениям. Руководящую роль в ярусе играют следующие виды: зимой — *Bryopsis plumosa*, *B. hypnoides*, *Callithamnion corymbosum*, *Porphyra leucosticta* и летом — виды *Enteromorpha* и особенно *Cladophora* (*C. laetevirens*, *C. albida*). К круглогодичным представителям яруса относятся *Ceramium rubrum* (20—40%, Cor_3 , gr.), *C. diaphanum* (1—5%, Sp, gr.) и *Gelidium crinale* (1—3%, Sp, gr.). Общее проективное покрытие яруса 50—60%, высота 3—4 см. Виды, слагающие второй ярус, располагаются группами или отдельными куртинами, создавая большую мозаичность.

Третий ярус образован очень мелкими ярко-пурпурового цвета кустиками, состоящими из *Antithamnion cruciatum*, *A. plumula* и *Lomentaria clavellosa*. Они стелются по поверхности скал, камней, раковин моллюсков и вегетируют круглый год. Общее проективное покрытие яруса высокое — 40—60%.

Всего в ульвовых фитоценозах зарегистрирован 51 вид, из них видов, имеющих 100%-ную встречаемость, — 21 (41,2%). Кроме упомянутых выше видов к ним относятся: *Kylinia virgatula*, *K. secundata*, *Gelidium latifolium*, *Ectocarpus arabicus*, *Peyssonnelia rubra*, *P. dubyi*, *Polysiphonia denudata*, *Cruoriopsis rosenvingii*. Остальные 30 видов, кроме сезонных *Bangia*, *Scytosiphon*, *Ulothrix implexa* и *Erithrotrichia carnea*, являются случайными в данной ассоциации.

Исходя из данных табл. 15, количество видов во всех отделах водорослей ассоциаций несколько изменяется по сезонам. Однако качественный состав водорослей подвержен гораздо большим сезонным изменениям, что было отмечено при характеристике ярусной структуры сообщества. Это связано с большой динамичностью гидрологического режима и биологическими особенностями видов, слагающих данную ассоциацию. О разнокачественности ее видового состава, обусловленной преобладанием в нем сезонных форм, также свидетельствует сравнительно низкий средний коэффициент общности видов (62). Характерное для ассоциации превышение по числу видов зеленых водорослей над бурыми в 2—2,5 раза является типичным для α - и особенно β -мезосапробных растительных группировок.

Представление о количественном соотношении отдельных компонентов ассоциации дает рис. 11. Основная часть биомассы зарослей состоит из ульвы. По отношению к общей биомассе макрофитов ассоциации биомасса ульвы составляет: весной — 80,1, летом —

92,4, осенью — 62,1 и зимой — 88,3%. Наиболее высокая биомасса ассоциации отмечена летом (1240 г/м²), наименьшая — осенью (246 г/м²).

Из рис. 11 также видно, что в весенне-летний период доминирующий вид достигает максимального развития у самого берега (глуби-

Т а б л и ц а 15

Изменение количества видов водорослей по сезонам в различных ассоциациях Черного моря

Отдел водорослей	Общее число видов	Гесна	Лето	Осень	Зима
Акц. <i>Ulva rigida</i> — <i>Ceramium rubrum</i>					
Зеленые	11	8	8	8	8
Бурые	9	5	3	3	4
Красные	31	23	20	25	24
Всего	51	36	31	36	36
Акц. <i>Cystoseira barbata</i> f. <i>hoppii</i> — <i>Ulva rigida</i>					
Зеленые	22	20	18	8	12
Бурые	24	23	16	7	8
Красные	47	43	38	30	28
Всего	93	86	72	45	48
Акц. <i>Phyllophora nervosa</i> f. <i>longiarticulata</i>					
Зеленые	7	3	7	2	1
Бурые	9	7	7	6	5
Красные	24	16	16	16	11
Всего	40	26	30	24	17
Акц. <i>Chondria tenuissima</i> + <i>Laurencia obtusa</i>					
Зеленые	3	3	3	3	3
Бурые	10	4	10	6	5
Красные	11	9	11	10	9
Всего	24	16	24	19	17

на 1 м), в то время как в осенне-зимний период — на некотором расстоянии от него (глубина 3—5 м). Эта особенность связана с изменениями гидродинамических условий местообитания. Во время частых штормов, наблюдающихся осенью и зимой, многие водоросли и особенно ульва, произрастающие у самого берега, срываются волнами. Сохраняются в основном те растения, которые расположены в более спокойной, глубоководной зоне. Весной и летом преобладает тихая погода, способствующая массовому развитию водорослей в самой мелководной части берега.

Средняя годовая биомасса макрофитов ассоциации для различных участков составляет 1,2 кг/м². Поскольку данное растительное сообщество в основном состоит из однолетних и сезонных форм,

годовая продукция макрофитов ассоциации довольно велика и достигает 14 кг/м^2 , а удельная продукция — 11,6.

Ассоциация располагается на скалах и камнях защищенных бухт вблизи выходов канализационных стоков, обогащающих воду органическими веществами. Нижняя граница ассоциации проходит на глубине 5—6 м. Максимального развития ульвовые фито-

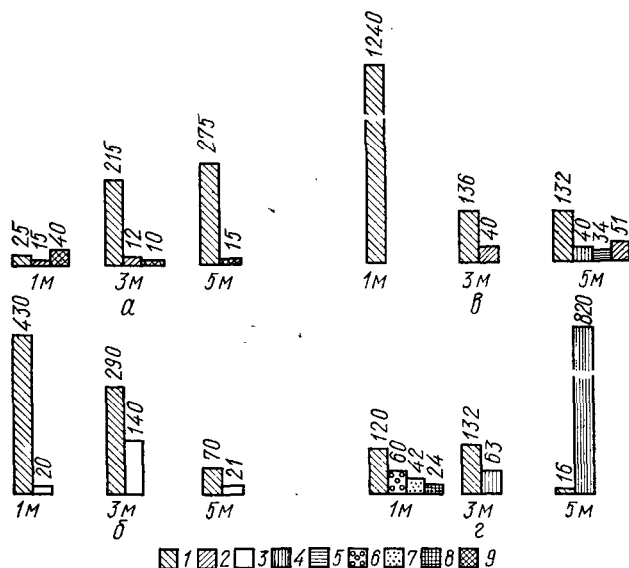


Рис. 11. Изменение биомассы макрофитов (в г/м^2) по сезонам и глубинам в асс. *Ulva rigida* — *Ceramium rubrum*. а — февраль, б — май, в — август, г — ноябрь; 1 — *Ulva rigida*, 2 — *Bryopsis hypnoides*, 3 — *Ceramium rubrum*, 4 — *Cystoseira barbata* f. *hoppii*, 5 — *Zanardinia prototypus*, 6 — *Gelidium crinale*, 7 — *Grateloupia dichotoma*, 8 — *Callithamnion corymbosum*, 9 — прочие виды.

ценозы достигают на глубине 1—3 м в β-мезосапробных экологических условиях. Распространение ассоциации носит локальный характер, и она хорошо развивается у западного берега Новороссийской бухты (от мола до рыбзавода), в Анапской и Керченской бухтах, в Феодосийском заливе, у Севастополя (Северная бухта) и у Одесского берега. Фрагменты ассоциации также встречаются вблизи крупных населенных пунктов (Батуми, Сухуми, Гагры, Туапсе, Геленджик, Ялта, Евпатория).

Распространение: Азовское, Черное и Средиземное моря.

2. Асс. *Ulva rigida* + *Cladophora albida*. Фитоценозы простые, однолетние, монодоминантные, сомкнутые, мезосапробные, представлены крупными пластинами неприкрепленной формы *U. rigida*, слоевища которой достигают в диаметре 1—3 м и более. Этот вид определяет экологическую обстановку сообщества. Слоевища ульвы почти сплошь покрывают дно зеленым ковром с проективным покрытием 80—100%. В летние месяцы, когда от сильного прогревания

водной толщи в бухтах под пологом ульвы создается дефицит кислорода, происходит массовое отмирание водорослей и проективное покрытие ассоциации уменьшается до 20—30%.

Ассоциация отличается очень бедным флористическим составом и включает 12 видов водорослей и 2 вида цветковых растений. Это связано не только с тем, что ульва своим почти сплошным покрывалом препятствует проникновению к грунту других видов водорослей и трав. Главная причина заключается в том, что данная ассоциация располагается на илстых и илесто-песчаных грунтах, где прикрепленные водоросли произрастать не могут. Сопутствующие виды ассоциации произрастают в неприкрепленном состоянии и лежат на поверхности слоевища ульвы. Большая часть из них относится к зеленым водорослям (*Cladophora albida*, *C. sericea*, *Enteromorpha clathrata*, *Ulothrix implexa*, *Rhizoclonium implexum*, *Chaetomorpha chlorotica*, *Urospora penicilliformis*), меньшая — к красным (*Polysiphonia denudata*, *P. subulifera*, *Laurencia obtusa*, *Bangia fuscopurpurea*) и бурым (*Ectocarpus confervoides*).

Наибольшая биомасса макрофитов ассоциации отмечена весной (1266 г/м²) и осенью (1060 г/м²), наименьшая — зимой (182 г/м²) и летом (424 г/м²). Отношение биомассы доминирующего вида к общей биомассе макрофитов ассоциации изменяется от 78 до 100%. Средняя годовая биомасса макрофитов ассоциации равна 610 г/м². Исходя из данных биологии неприкрепленной *Ulva rigida*, годовая продукция макрофитов ассоциации составляет 6,5 кг/м², а удельная продукция — 10,6.

Ульвовая ассоциация строго локализована и приурочена к сильно защищенным участкам бухт и лиманов, с ровным рельефом дна и с илстыми и илесто-песчаными грунтами. Однако генетически она связана с прикрепленной *U. rigida*, растительные сообщества которой обычно располагаются поблизости на твердых грунтах. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 0,4—0,5 м, нижняя — на глубине 5—8 м. Максимального развития достигает на глубине 1—3 м. Участки данной ассоциации встречаются в кутовой части Камышовой и Казачьей бухт (у Севастополя). По устному сообщению И. И. Погребняка, неприкрепленная ульва в большом количестве располагается в Сухом лимане, а также в других лиманах Одесского побережья.

Распространение: Азовское и Черное моря.

3. Acc. *Ulva rigida* — *Apoglossum ruscifolium* — *Callithamnion granulatum*. Фитоценозы двухъярусные, однолетние, сомкнутые, олигодоминантные, мезосапробные, со средним развитием растительного покрова. Общее проективное покрытие 80—100%.

Эдификатор господствующего яруса — фотофильное растение *U. rigida* (40—60%, Soc, 10—15 см). Второй ярус состоит из сциафильной водоросли *A. ruscifolium* (20—40%, Сор₃, 2 см).

На участках ассоциации отмечено 28 видов водорослей, из них зеленых — 5, бурых — 3 и красных — 20 видов. Ядро ассоциации, включая и доминанты, составляют: *Callithamnion granulatum*, *C.*

corymbosum, *C. rubrum*, *Lomentaria clavellosa*, *Phyllophora nervosa*, *Polysiphonia elongata*, *Codium vermilara*, *Cladophora laetevirens*. Все они имеют 100% -ную встречаемость.

Анализ видового состава ассоциации обнаруживает в ней две экологические группы — фотофилов и сциафилов, совместное произрастание которых на первый взгляд кажется невозможным. Первая группа водорослей, куда относятся *U. rigida*, *C. corymbosum*, *C. granulatum*, *C. rubrum*, *Gelidium latifolium*, характерна для мелководных участков загрязненных бухт, а вторая, представленная *Ph. nervosa*, *A. guscifolium*, *Polysiphonia elongata*, *C. vermilara*, — для глубоководной части открытых и полузакрытых берегов, с чистой и прозрачной водой, причем виды второй группы здесь поднимаются до уровня воды.

Развитие в одном сообществе представителей двух противоположных экологических групп водорослей обусловлено постоянным загрязнением и затенением берегового склона. Источником загрязнения служат чайки, обитающие на скалах, и летучие мыши, поселяющиеся в расщелинах скал. Влияние экологических факторов на донную растительность в течение года неодинаково. Летом длительная штилевая погода благоприятствует загрязнению берегов, а в отдельные дни даже образованию пленки, поэтому в данное время года в большом количестве развиваются зеленые водоросли (*Ulva*, *Cladophora*, *Enteromorpha*). В зимний период частые штормы способствуют очищению берегов от помета, что отрицательно сказывается на развитии мезосапробных водорослей.

Характерная особенность растительности гротов и расщелин — ее мозаичное расположение и темная окраска слоевищ: сюда никогда не проникают прямые солнечные лучи. Наибольшего развития ассоциация достигает летом за счет массового произрастания *U. rigida* и *Aroglossum guscifolium*. С глубиной биомасса первого вида постепенно возрастает от 82 до 312 и второго — от 22 до 416 г/м². Численность ульвы колеблется в пределах 112—176 экз/м². Вся прибрежная часть (0—0,5 м) покрыта сплошным пурпуровым ковром из *C. corymbosum* и *C. granulatum*, причем второй вид встречается значительно чаще и достигает высоты 8—10 (12) см. Биомасса каллитамниона составляет 90 г/м², проективное покрытие 60—80%.

Биомасса ассоциации в зависимости от глубины изменяется от 90 (0,2 м) до 816 (5 м) г/м². Средняя биомасса сообщества составляет 350 г/м², а годовая продукция — 2120 г/м². Удельная продукция ульво-апоглоссумовой ассоциации значительно ниже, чем ульво-церамиевой, и равна 6,1.

Ульво-апоглоссумовая ассоциация имеет очень узкую локализацию в районе Карадага, где она располагается в двух участках — у Ворот Карадага и в Мышином гроте.

Распространение: Черное море.

4. Асс. *Enteromorpha intestinalis* + *Ceramium rubrum* + *Callithamnion corymbosum*. Фитоценозы простые, сомкнутые, однолетние, полидоминантные, полисапробные. Развитие растительного покрова среднее. Проективное покрытие 60—100%, высота 5—10 см.

Доминант ассоциации — *E. intestinalis* (30—50%, Soc, 5—10 см), а субдоминанты — *Ceramium rubrum* (20—40%, Сор₃, 5—8 см) и *Callithamnion corymbosum* (5—10%, Сор₁, 3—5 см).

Ассоциация включает 28 видов водорослей, из них зеленых — 12 и красных — 16 видов. Видовой состав подвержен сезонным колебаниям — от 20 видов летом до 14 видов зимой. Ядро ассоциации составляют: *E. intestinalis*, *C. rubrum*, *C. diaphanum*, *C. pedicellatum*, *C. corymbosum*, *Cladophora laetevirens*, *Polysiphonia pulvinata*, *Antithamnion plumula*, *A. cruciatum*, *Lomentaria clavellosa*, которые произрастают круглый год. Остальные виды относятся к сезонным формам. В летний период в массовом количестве развиваются виды *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Kylinia*, *Ulothrix* и др., а в зимний — виды *Bangia*, *Urospora*, *Porphyra*, *Scytosiphon* и др.

Н. В. Морозова-Водяницкая (1959) отмечает, что виды данной ассоциации обладают исключительной выносливостью к сапробности среды. Однако по мере приближения к загрязненным участкам из состава растительного покрова выпадают виды, которые не выдерживают большой концентрации органических веществ в воде. Наиболее выносливые к загрязнению *Enteromorpha intestinalis* и *Bangia fuscopurpurea* на одних и тех же участках дна образуют самостоятельные ассоциации: летом — *E. intestinalis*, а зимой — *Bangia fuscopurpurea*. По мере удаления от источников загрязнения в состав этих ассоциаций постепенно входят новые виды в следующем порядке: *C. corymbosum*, *Ceramium diaphanum*, *C. rubrum*. В результате сукцессии структура растительного покрова изменяется от монодоминантной к полидоминантной с мозаичным расположением ее отдельных компонентов.

Биомасса асс. *E. intestinalis* + *C. rubrum* + *C. corymbosum* в течение года на одних и тех же участках испытывает небольшие колебания, так как постоянно происходит смена видов: зимой тепловодных холодноводными, а летом холодноводных тепловодными. Однако в различных участках моря биомасса ассоциации колеблется в пределах 0,2—1,6 кг/м². Средняя годовая биомасса ассоциации равна 0,2—0,3 г/м².

Исходя из данных Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936а) о годовой продукции доминирующих видов, годовая продукция ассоциации составляет 1,5 кг/м², а удельная — 5,5.

Ассоциация приурочена к изолированным загрязненным участкам побережья с твердыми грунтами и встречается в Батумской, Геленджикской, Новороссийской, Анапской, Керченской и Севастопольской бухтах, у причалов крупных портов Крыма и Кавказа,

у Одесского берега и у берегов Румынии. Описание донной ассоциации приводится в работах Н. В. Морозовой-Водяницкой (1959), К. М. Петрова (1960а, 1961а, б), П. П. Островчука (1973) и М. С. Челан (1959).

Распространение: Каспийское, Азовское, Черное, Средиземное моря.

5. Acc. *Enteromorpha linza* + *Polysiphonia opaca*. Фитоценозы простые, сомкнутые, однолетние, α -мезосапробные, монодоминантные, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 80—100%, высота 20—30 см. Доминант — *E. linza* — образует лентовидные, с волнистыми краями, пластины высотой 20—30, а иногда и до 50 см и шириной 2—5 см. Субдоминанты — *P. opaca* (10—15%, 2—3 см) и *Callithamnion corymbosum* (5—10%, Sp, 2—3 см).

Для данной ассоциации характерно развитие зеленых (*E. intestinalis*, *Cladophora laetevirens*, *C. albida*, *Urospora*, *Bryopsis*) и красных (*Ceramium ciliatum*, *C. rubrum*, *C. diaphanum*, *Lophosiphonia obscura*, *Porphyra*) водорослей. Бурые водоросли представлены только двумя видами (*Scytosiphon lomentaria* и *Ectocarpus confervoides*), появляющимися в зимний период. Всего на участках ассоциации обнаружено 15 видов, которые подвержены сезонным колебаниям.

Наибольшая биомасса ассоциации, представленная главным образом биомассой *E. linza*, наблюдается в июле — 1,8 кг/м². Численность этого вида достигает более 8000 экз/м². Остальные виды в количественном отношении представлены слабо.

Ассоциация приурочена к загрязненным участкам открытых и закрытых берегов и располагается на скалах, камнях, трубах, массивах и других подводных сооружениях на глубине 0—5 м. Максимального развития достигает на глубине 1 м.

Распространение: Каспийское, Азовское, Черное, Средиземное моря.

6. Acc. *Enteromorpha intestinalis*. Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, полисапробные, однолетние, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 50—100%, высота 10—40 см. Доминант — *E. intestinalis* (40—100%, Soc) — образует зеленые бордюры в сильно загрязненных и опресненных участках бухт. В состав ассоциации входит очень ограниченное число видов: зимой — *Bangia fuscopurpurea* и *Urospora penicilliformis*, летом — *E. prolifera*, *Cladophora liniformis* и *C. laetevirens* и круглый год — *Callithamnion corymbosum* и *Ceramium diaphanum*. Все они отмечены единично, а в опресненных участках вообще выпадают из состава сообщества. В сильно опресненных и загрязненных участках *E. intestinalis* образует чистые заросли; слоевища ее состоят из очень тонких нитей, шириной 1—2 мм и длиной 10—15 см.

Наибольшего развития ассоциация достигает весной (580—620 г/м², 60—80 тыс. экз/м²), наименьшего — зимой (10—50 г/м²,

300—500 экз/м²). Средняя годовая биомасса ассоциации равна 240 г/м². В августе от сильного действия солнечных лучей большинство растений обесцвечивается и разрушается. Осенью в связи с падением уровня воды в Черном море участки ассоциации обнажаются и большинство растений погибает. Растительный покров сохраняется только на постоянно увлажняемых прибоем участках берега. Активное появление проростков начинается с февраля, хотя образование спор и их прорастание у *E. intestinalis* наблюдаются в течение года.

По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936а), средняя годовая продукция энтероморфы составляет 290 г/м², а удельная — 4,0.

Ассоциация располагается в псевдолиторали и в сублиторали на глубине 0—20 см. Наиболее характерные участки ее представлены в районе порта Новороссийской бухты и в куту Северной бухты у Севастополя.

Распространение: Каспийское, Азовское и Черное моря.

Формация *Cladophoreta*

7. **Acc. *Cladophora vagabunda* + *Enteromorpha intestinalis* + *Callithamnion corymbosum*.** Фитоценозы простые, полусомкнутые, полидоминантные, однолетние, мезосапробные, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 60—90%, высота 5—10 см. Содоминанты — *Cladophora vagabunda* (20—40%, Сор₃, 5—10 см), *Enteromorpha intestinalis* (30—30%, Сор₂, 5—10 см) и *Callithamnion corymbosum* (10—20%, Сор₁, 3—5 см).

На участках ассоциации зарегистрировано 22 вида водорослей, из них зеленых — 10, бурых — 1 и красных — 11. Видовой состав подвержен сезонным изменениям и представлен зимой видами *Gracilaria*, *Scytosiphon*, *Porphyra*, а летом видами *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Enteromorpha*. Наибольшего развития ассоциация достигает в июне — июле, с биомассой 500—600 г/м². Средняя биомасса доминантов в это время года составляет: у *C. vagabunda* 286, у *C. corymbosum* 140 и у *E. intestinalis* 160 г/м². В зимний период биомасса доминирующих видов снижается, но общая биомасса ассоциации остается почти в одних и тех же пределах за счет массового развития зимних форм.

Ассоциация располагается повсеместно в опресненных и загрязненных участках прибрежной зоны как у закрытых, так и у открытых берегов моря, образуя плотные зеленые бордюры.

Распространение: Каспийское, Азовское и Черное моря.

Формация *Urosporeta*

8. **Acc. *Urospora penicilliformis*.** Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, сезонные зимние, полисапробные, со средним развитием растительного покрова. Проективное покры-

тие 70—100%, высота 3—5 (10) см. Доминант — *U. penicilliformis* — образует почти чистые заросли в виде ярко-зеленых ковриков, покрывающих у уреза воды поверхность скал, валунов и массивов. Развивается с декабря по апрель. Наибольшей биомассы (0,8—1,2 кг/м²) достигает в марте, в период самой низкой температуры воды. В состав ассоциации входит довольно ограниченное число видов *Bangia*, *Scytosiphon*, *Ectocarpus* и *Porphyra*, которые в структуре ассоциации особой роли не играют.

Участки ассоциации приурочены к супралиторали и псевдолисторали и к сильно загрязненным и опресненным участкам берега. Является типичной для района порта Новороссийской бухты и кутовой части Северной бухты (у Севастополя). Отмечена также для Одесского побережья (Еременко, 1965) и окрестностей Аджиджи (Челен, 1959).

Распространение: Азовское и Черное моря.

Группа формаций сообщества бурых водорослей — *Phaeophyta*

Ассоциации, принадлежащие к данной группе формаций располагаются на глубинах от 0 до 15—20 м и характеризуются полидоминантной и многоярусной структурой, мозаичным расположением сообществ и четкой сезонной сменой видового состава. Сообщества бурых водорослей занимают господствующее положение в прибрежной зоне открытых участков моря и относятся к олигосапробной экологической группировке. В данную группу формаций входят 4 формации и 7 ассоциаций.

Формация *Cystoseireta*

9. **Acc. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*.** Фитоценозы четырехъярусные, сомкнутые, полидоминантные, многолетние с высокоразвитым растительным покровом. Общее проективное покрытие 80—100%, средняя высота 60—70 см, максимальная — 170 см. Главную роль в создании аспекта ассоциации во все сезоны года играют высокие, древовидно расчлененные слоевища эдификаторов *C. crinita* и *C. barbata*. Ведущее место в структуре ассоциации принадлежит также доминантам и субдоминантам нижележащих ярусов (*Cladostephus verticillatus*, *Dilophus fasciola*, *Corallina mediterranea*) и эпифитным синузиям (*Polysiphonia subulifera*, *Ceramium strictum*, *Laurencia coroporus*, *Sphacelaria cirrhosa*).

Господствующий ярус образован *C. crinita* f. *crinita* (70—80%, Soc) и *C. barbata* f. *barbata* (20—30%, Cop₁), которые создают экологическую обстановку данного сообщества. На них образуют эпифитные синузии: в течение круглого года — *Laurencia coroporus* и *Sphacelaria cirrhosa*, а в весенне-летний период — виды *Polysiphonia* и *Ceramium*.

Второй ярус также представлен бурыми водорослями — *Cladostephus verticillatus* (Sp) и *Dilophus fasciola* (Cop). Проективное

покрытие яруса изменяется от 5—10% весной до 40—50% в конце лета. С декабря по май из состава ассоциации выпадает *Dilophus fasciola* в связи с окончанием у него вегетационного периода. Высота яруса на глубине 0,2—3 м составляет 3—4 см, а глубже — 5—10 см.

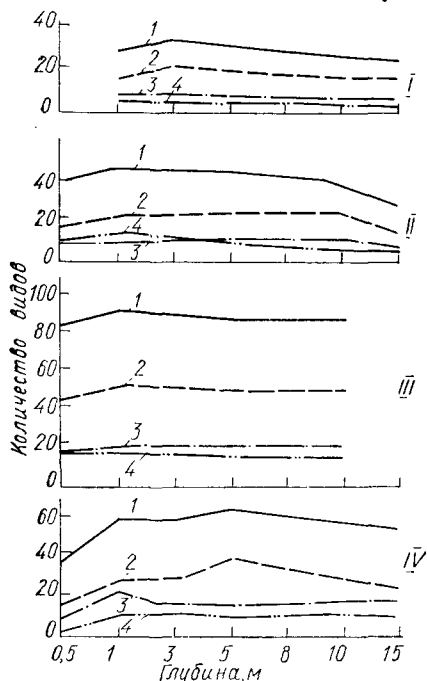


Рис. 12. Распределение видов водорослей по глубинам и районам в асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*.

I — Пицунда, II — Новороссийская бухта, III — Карадаг, IV — Севастопольская бухта; 1 — общее число видов, 2 — красные, 3 — бурые, 4 — зеленые водоросли.

приобретают простую олигодоминантную структуру. Подобные участки ассоциации характерны для кавказского (от Батуми до Туапсе) и крымского (от Севастополя до Бакальской косы) берегов (Калугина-Гутник, 1970б, 1973б, в, 1974б).

Общее число видов, зарегистрированных на участках ассоциации, равно 120. Из них 21 вид (17,5%) имеет 100%-ную встречаемость. К ним относятся: *C. crinita*, *C. barbata*, *Sphacelaria cirrhosa*, *Cladostephus verticillatus*, *Corynophlaea umbellata*, *Myriactula rivulariae*, *Stilophora rhizodes*, *Dilophus fasciola*, *Ceramium strictum*, *Polysiphonia subulifera*, *Laurencia coronopus*, *L. obtusa*, *Corallina mediterranea*, *Gelidium latifolium*, *Melobesia farinosa*, *Peyssonnelia rubra*, *P. dubyi*, *Kylinia virgatula*, *Cladophora dalmatica*, *Chaetomorpha linum*, *Ch. aerea*.

Третий ярус состоит из низкорослых водорослей, образующих плотные дерновины: *Corallina mediterranea* (30—40%, Cor_1), *Cladophora dalmatica* (40—50%, Cor_2), *Gelidium latifolium* (10—15%, Cor_3). Общее проективное покрытие 60—70%, высота яруса 1—2 см.

Четвертый ярус представлен корковыми багрянками, стелющимися на твердом субстрате. К ним относятся виды *Peyssonnelia*, *Cruoriopsis*, *Melobesia*, *Lithothamnion*, *Phymatolithon*. Благодаря яркой окраске корочек от белого до темно-красного цвета поверхность скал и валунов всегда пестрит и привлекает мозаикой красок. Проективное покрытие яруса 30—40%.

На участках ассоциации, граничащих с песчаными пляжами, нижние части слоевища цистозирры, а также растения II—IV ярусов часто засыпаются песком. При длительном нахождении в погребенном состоянии эти водоросли погибают, и тогда фитоценозы

Как видно из рис. 12, наиболее богатым флористическим составом отличаются участки цистозировой ассоциации, расположенные у берегов Крыма, где на отдельных глубинах число видов достигает более 70 (III—IV). Беднее всего видовой состав ассоциации у юго-восточного побережья — 38 видов (I), что связано с господством здесь подводных песчаных пляжей. Из этого рисунка также видно, что максимальное количество видов в ассоциации обитает на глубине 1—10 м. У самого берега, а также глубже 10 м число видов

Т а б л и ц а 16

Изменение количества видов водорослей в цистозировой ассоциации по месяцам

Отдел водорослей	Севастопольская бухта					Карадаг			
	Общее число видов	Весна	Лето	Осень	Зима	Общее число видов	Весна	Лето	Осень
Зеленые	12	5	12	6	4	22	16	19	14
Бурые	17	12	13	11	7	25	14	25	10
Красные	38	30	25	24	22	72	55	64	51
Всего	67	47	50	41	33	119	85	108	75

постепенно снижается. На всех исследованных участках ассоциации число видов бурых водорослей больше, чем зеленых, что указывает на принадлежность данного растительного сообщества к олигосапробной группе.

Флористический состав на участках ассоциации, расположенных в различных районах Черного моря, сильно изменяется. Коэффициент общности видов в ассоциации в различных районах Крыма колеблется от 56 до 62, между северо-восточным и юго-восточным берегами равен 58 и между берегами Крыма и Кавказа — 38. Средний коэффициент общности видов всех обследованных участков ассоциации достигает 52, что свидетельствует о стабильности ее флористического состава.

Видовой состав ассоциации также подвержен значительным сезонным колебаниям (табл. 16). Наиболее богат и разнообразен он весной и особенно летом, что связано с массовым появлением сезонных летних форм. Наименьшее число видов отмечено зимой.

О качестве зарослей ассоциации можно судить по ее биомассе в различных районах Черного моря. Как видно из рис. 13, наибольшая биомасса макрофитов в ассоциации наблюдается в Новороссийской бухте (III — 8,7 кг/м²) и у Анапы (IV — 8,1 кг/м²), а наименьшая — у Пицунды (I — 1,9 кг/м²) и у мыса Евпаторийского (VII — 1,7 кг/м²). В количественном отношении всюду преобладает *S. crinita*, биомасса которой изменяется от 1,2 до 4,5 кг/м². На втором месте стоит *S. barbata* (0,2—3,3 кг/м²). Биомасса сопутствующих видов незначительная, в пределах 0,01—1,6 кг/м². Биомасса всех видов цистозир в различных участках составляет 75—96%

общей биомассы макрофитов ассоциации. Больше всего сопутствующих видов отмечено (летом) у Анапы (24,9%), Туапсе (12,3%), в Новороссийской бухте (11,8%), у Карадага (11,5%) и в Каркинитском заливе (10,1%). У Пицунды, в связи со слабым развитием эпифитных синузий и растений, слагающих нижние ярусы, сопутствующие виды в ассоциации практически отсутствуют.

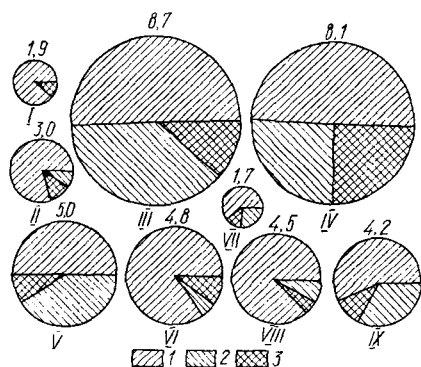


Рис. 13. Соотношение биомассы макрофитов в различных участках Черного моря в ас. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*.

I — Пицунда, II — Туапсе, III — Новороссийская бухта, IV — Анапа, V — Карадаг, VI — Севастопольская бухта, VII — мыс Евпаторийский, VIII — мыс Тарханкут, IX — Каркинитский залив; 1 — *Cystoseira crinita*, 2 — *C. barbata*, 3 — прочие виды (Указаны значения биомассы в $кг/м^2$).

(250—446 $г/м^2$). В июле биомасса этих видов снижается, но резко возрастает биомасса *P. subulifera* (1040—1350 $г/м^2$). В ноябре, как правило, биомасса всех эпифитов на цистозире резко падает и исчисляется 10—50 $г/м^2$.

Таблица 17

Изменение процентного отношения биомассы цистозире к сопутствующим ей видам в цистозировой ассоциации по глубинам и сезонам

Глубина, м	Севастопольская бухта				Карадаг		
	Весна	Лето	Осень	Зима	Весна	Лето	Осень
1	92,2	92,7	95,8	96,0	89,4	86,8	91,8
3	92,5	90,0	93,4	89,6	75,7	74,2	87,5
5	93,3	93,5	86,9	98,3	74,4	78,2	90,3
10	95,1	94,4	88,3	94,4	81,2	90,3	91,7
15	100,0	100,0	96,4	100,0	—	—	—

Замечено, что у открытых берегов вблизи загрязненных бухт, например у мыса Омега (у Севастополя), эпифитные синузии развиваются значительно слабее, чем у чистых берегов, где поблизости отсутствуют источники загрязнения (район Карадага). Эта закономерность связана с экологией видов, слагающих синузии. Такие

виды, как *P. subulifera*, *L. coronopus* и *Ceramium arborescens*, предпочитают расти у чистых берегов, поэтому в районе Карадага в цистозировой ассоциации их общая биомасса достигает 1500—1800 г/м², в то время как в районе Севастополя она не превышает 500 г/м². Именно поэтому среднегодовая биомасса сопутствующих видов и эпифитных синузий составляет у Севастополя 7,0, а у Карадага 15,6% общей биомассы макрофитов ассоциации.

Цистозировая ассоциация принадлежит к числу наиболее распространенных ассоциаций в Черном море и занимает прибрежную полосу скал и валунов. Она приурочена к открытым и чистым берегам и располагается сплошной полосой у берегов Кавказа (от Анапы до Сочи), Крыма (прерываясь в Керченской и Феодосийской бухтах и в Каламитском заливе), вдоль юго-восточного побережья Каркинитского залива, у берегов Румынии, Болгарии и Турции. Вдоль побережья от Батуми до Сочи из-за господства песчаных грунтов заросли ассоциации изреженные и прерывистые. Они располагаются на выходах коренных пород в районе Кабулети, залива Скурджа, Пицунды и Гагр.

Верхняя граница ассоциации в различных участках моря проходит на глубине 0,3—2 м, нижняя — на глубине 10—22 м. Центр ассоциации находится на глубине 1—10 м, где верхний ярус в основном состоит из *S. crinita* и эпифитных синузий на ней. Биомасса сопутствующих видов здесь варьирует в пределах 8—26% общей биомассы макрофитов. Глубже 10 м происходит «затухание» ассоциации, поскольку биомасса почти всех видов постепенно снижается. Участие сопутствующих видов в ассоциации падает до 1—4%.

Средняя биомасса макрофитов ассоциации для советских берегов Черного моря, по нашим подсчетам, равна 3,8 кг/м². Годовая продукция ассоциации, полученная на основании наших данных по продукции *S. crinita* и *S. barbata* (см. гл. II) и данных Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936а) по продукции некоторых сопутствующих видов, достигает 8,0 кг/м², а удельная продукция — 2,2.

Распространение: Черное и Средиземное моря.

10. Acc. *Cystoseira barbata* f. *hoppii* + *S. crinita* f. *bosphorica*—*Dilophus fasciola* f. *fasciola*. Фитоценозы двухъярусные, сомкнутые, олигодоминантные, многолетние, олигосапробные, с хорошо развитым растительным покровом. Проективное покрытие 50—90%, высота 40—80 см.

Доминант — *S. barbata* f. *hoppii* (50—80%, Soc, 40—60 см) и субдоминант — *S. crinita* f. *bosphorica* (5—10%, Cop₁, 30—50 см) образуют первый ярус зарослей. Во втором ярусе развиваются *Dilophus fasciola* f. *fasciola* (20—30%, Cop₂, 10—15 см), *Cladostephus verticillatus* (3—5%, Sp, 10—12 см) и *Halopteris scoparia* (Sp).

В состав ассоциации входит 60 видов водорослей, из них зеленых — 10, бурых — 21 и красных — 29. Ядро ассоциации, помимо доминантов, образуют следующие виды: *Corallina mediterranea*, *Jania rubens*, *Polysiphonia subulifera*, *P. opaca*, *P. denudata*, *Laurencia*

obtusa, *L. paniculata*, *L. coronopus*, *Eudesme virescens*, *Dilophus spiralis*, *Dictyota linearis*. Видовой состав подвержен сезонным изменениям. Наиболее характерными видами, развивающимися в качестве эпифитов на цистозире с марта по май, являются *Punctaria latifolia*, *P. plantaguinea*, *Desmotrichum undulatum* и *Giraudya sphacelarioides*.

Основную часть биомассы ассоциации составляет биомасса *S. barbata* f. *hoppii*: весной — 3,7, летом — 1,0, осенью — 3,5 и зимой — 2,0 кг/м². Биомасса *S. cripita* f. *bosphorica* изменяется от 0,2 до 0,9 кг/м², а общая биомасса ассоциации от 1,0 до 3,8 кг/м². Биомасса сопутствующих видов в среднем составляет 7,6% биомассы макрофитов данного сообщества. Средняя годовая биомасса ассоциации равна 2,4 кг/м², годовая продукция — 15,4 кг/м² и удельная — 6,4.

Ассоциация приурочена к полузащищенным и чистым участкам бухт со скалистым и каменистым субстратом. Верхняя граница проходит на глубине 0,2 м, нижняя — на глубине 5—6 м. Центр ассоциации приходится на глубину 1—3 м. Отмечена при входе в Геленджикскую, Новороссийскую, Казачью, Камышовую, Стрелецкую, Черноморскую и Ярылгачскую бухты.

Распространение: Черное и Средиземное моря.

11. Acc. *Cystoseira barbata* f. *hoppii* — *Ulva rigida*. Фитоценозы четырехъярусные, сомкнутые, многолетние, мезосапробные, полидоминантные, с хорошо развитым растительным покровом. Общее проективное покрытие 70—100%, высота — 40—50 см. Экологическую обстановку данного сообщества во все сезоны года создают *S. barbata* f. *hoppii* и *U. rigida*.

Доминант господствующего яруса — *S. barbata* f. *hoppii* (40—90%, Soc, 50—70 см). На слоевищах цистозире обильно образуются эпифитные синузии: зимой — из *Porphyra leucosticta*, *Bryopsis plumosa*, *Bangia fuscopurpurea*, *Scytosiphon lomentaria*, видов *Ectocarpus*, а летом — из видов *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Corynophlaea* и особенно *Kylinia* и *Erithrotrichia*. Круглогодичными эпифитами являются: *Sphacelaria cirrhosa*, *Polysiphonia denudata*, *Ceramium rubrum*, *S. strictum*, *Chaetomorpha chlorotica*.

Второй ярус состоит из зеленой водоросли *U. rigida* (10—50%, Soc). Высота яруса зависит от сезона и колеблется от 4—6 см зимой до 15—20 см летом. В летний период в этом ярусе появляется *Enteromorpha linza* (30—50%, Soc). В менее загрязненных участках удельный вес ульвы снижается, и вместо нее развивается *Cladostephus verticillatus* (5—15%, Cop₁).

Третий ярус состоит из многочисленных низкорослых водорослей (*Polysiphonia opaca*, *Lophosiphonia obscura*, *Gelidium crinale*, *Ceramium rubrum*, *Callithamnion corumbosum*, виды *Cladophora*, *Chaetomorpha* и др.), образующих рыхлые дерновины. Высота яруса 2—4 см, проективное покрытие 40—60%.

Четвертый ярус представлен мелкими, стелющимися по субстрату водорослями, образующими пурпуровый налет. Сюда входят:

Antithamnion cruciatum, *A. plumula*, *Spermothamnion strictum*, *Lomentaria clavellosa* и корочки видов *Peyssonnelia* и *Cruoriopsis*. Проективное покрытие яруса 20—30%.

Флористический состав ассоциации чрезвычайно богат и разнообразен и включает 93 вида. Из них 40 видов (43,0%) имеют 100%-ную встречаемость. К ним относятся все упомянутые выше виды, образующие яруса растительного покрова.

Наибольшее число видов в ассоциации отмечено весной и летом — за счет массового развития однолетних и сезонных летних форм (см. табл. 16). Флора осенне-зимнего периода менее богата и представлена многолетними и сезонными зимними формами.

Анализ коэффициента общности видов в ассоциации между различными сезонами показывает картину, аналогичную для асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Cogallina mediterranea*. Это сходство вполне закономерно, поскольку обе ассоциации занимают одинаковые грунты и глубины. Коэффициент общности видов в данном сообществе в различные сезоны колеблется от 50,6 до 71,7 при средней его величине 59,0.

Данные о характере количественного распределения отдельных компонентов ассоциации представлены на рис. 14. У *C. barbata* f. *hoppii* биомасса значительно выше, чем у остальных видов, и изменяется от 43 до 1230 г/м². В летние месяцы большого развития достигают *Enteromorpha linza* (842 г/м²) и *U. rigida* (551 г/м²). С глубиной биомасса почти всех видов водорослей снижается и только у *U. rigida* повышается.

Численность *C. barbata* f. *hoppii* колеблется от 10 до 106, *U. rigida* — от 14 до 198 и *Enteromorpha linza* — от 365 до 4356 экз/м².

Отличительной чертой цистозирово-ульвовай ассоциации является то, что эпифиты, густо поселяющиеся на слоевищах цистозир, произрастают круглый год, образуя сезонные синузиды.

Средняя численность и биомасса *C. barbata* f. *hoppii* для участков ассоциации составляют соответственно 242 экз/м² и 2900 г/м². Если по биомассе *C. barbata* f. *hoppii* мало отличается от *C. barbata* f. *barbata* (входит в состав цистозировой ассоциации), то по годовой продукции она превосходит ее в 2,5 раза. Довольно высокой годовой удельной продукцией (8—10) обладает *U. rigida*. Исходя из данных по годовому приросту доминирующих (см. гл. III) и сопутствующих (Морозова-Водяницкая, 1936а) видов, годовая продукция ассоциации достигает более 20 кг/м². Высокая удельная продукция ассоциации (6,4) связана с быстрым темпом роста зеленых и некоторых сезонных красных водорослей и особенно генеративных ветвей у *C. barbata* f. *hoppii*.

Ассоциация приурочена к более или менее защищенным участкам бухт с мезосапробными условиями. Верхняя ее граница проходит на глубине 0,2—0,3 м, нижняя — на глубине 5—6 м. Максимального развития ассоциация достигает на глубине 1—3 м.

Участки ассоциации распространены вдоль западного берега

Новороссийской бухты, в Анапской и Геленджикской бухтах, в Федосийском заливе (фрагменты), у Севастополя (бухты Казачья, Стрелецкая, Камышовая, Северная) и Евпатории. По данным

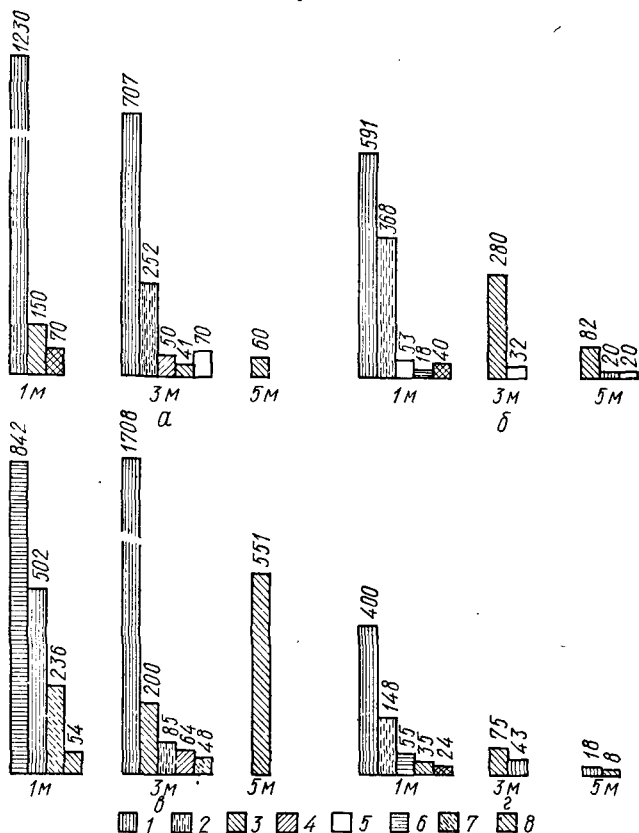


Рис. 14. Изменение биомассы макрофитов в г/м² по сезонам и глубинам в асс. *Cystoseira barbata* f. *hoppii* — *Ulva rigida*. а — зима, б — весна, в — лето, г — осень; 1 — *Cystoseira barbata* f. *hoppii*, 2 — *C. crinita*, 3 — *Ulva rigida*, 4 — *Bryopsis hypnoides*, 5 — *Ceramium rubrum*, 6 — *Enteromorpha linza*, 7 — *Cladophora laetevirgens*, 8 — прочие виды.

Т. И. Еременко (1965, 1967), участки данной ассоциации располагаются вдоль Одесского берега на глубине 0,5—4 м.

Распространение: Азовское, Черное и Средиземное моря.

12. Асс. (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica*. Фитоценозы четырехъярусные, многолетние, полидоминантные, сомкнутые, со средним развитием растительного покрова. Общее проективное покрытие 70—90%, высота 30—60 см. Слоевиды доминирующих видов грубые, густо обросшие губками, мшанками, гидроидами и эпифитными водорослями.

Верхний ярус образован отдельными группами *C. barbata* (Sp,

гр.) и очень редко — *C. crinita* (Soc). Проективное покрытие 10—20%, высота яруса 40—60 см.

Второй ярус доминирует в растительном покрове и состоит из *Phyllophora nervosa* f. *breviarticulata* (50—70%, Soc, 8—12 см). В качестве субдоминантов в данный ярус входят: *Cladostephus verticillatus* (5—10%, Soc₁), *Nereia filiformis* (1—3%, Sp) и *Codium vermilara* (1—2%, Sp).

Третий ярус состоит из низкорослых дерновин *Corallina granifera*, *Gelidium latifolium* и *Cladophora dalmatica* высотой 2—4 см. Проективное покрытие 15—20%.

Четвертый ярус образован корковыми водорослями, описанными для этого же яруса цистозировой ассоциации.

Общее число видов, обнаруженных на участках ассоциации, равно 68. Из них 29 видов (42,6%) имеют 100%-ную встречаемость. Ядро ассоциации составляют следующие виды: *Nereia filiformis*, *Cladostephus verticillatus*, *Asperococcus bullosus*, *Codium vermilara*, *Gelidium latifolium*,

Apoglossum ruscifolium, *Nitophyllum punctatum*, *Laurencia pinatifida*, *Zanardinia prototypus*, *Jania rubens*, *Phyllophora traillii*, *Spermothamnion strictum*, *Rhodochorton purpureum*, *Rh. penicilliforme*, *Audouinella membranacea*.

Минимальное число видов в ассоциации наблюдается зимой и осенью (почти все они представлены многолетними формами, составляющими основное ядро ассоциации), а максимальное летом, за счет появления отдельных экземпляров некоторых летних форм (виды *Stilophora*, *Cladophora*, *Dictyota*, *Dilophus*, *Chaetomorpha* и др.), которые в аспекте ассоциации особой роли не играют. Средний коэффициент общности видов между сезонами, равный 78,5, свидетельствует об относительной стабильности видового состава данного сообщества.

Биомасса макрофитов в ассоциации в различных участках моря колеблется в пределах 250—4200 г/м². На протяжении всего года

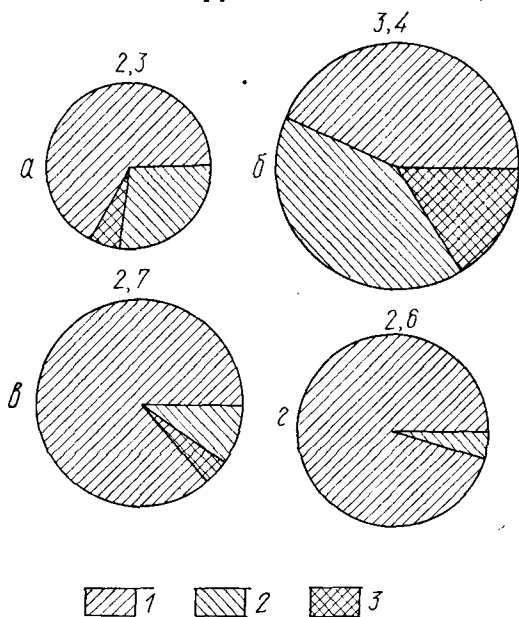


Рис. 15. Соотношение биомассы макрофитов в асс. (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica*.

а — весна, б — лето, в — осень, г — зима, 1 — *Phyllophora nervosa* f. *breviarticulata*, 2 — *Cystoseira barbata*, 3 — прочие виды. (Указаны значения биомассы в кг/м²)

в количественном отношении преобладает *Ph. nervosa* f. *breviarticulata* (68—94%). На долю *S. barbata* приходится от 6 до 44, а на остальные виды от 1 до 19% общей биомассы макрофитов ассоциации (рис. 15). Самая высокая биомасса макрофитов в фитоценозах наблюдается летом (3,4 г/м²), за счет появления некоторых сезонных форм и развития боковых ветвей у цистозир. В остальное время года общая биомасса снижается вследствие слабого развития сопутствующих видов и боковых ветвей у цистозир. Биомасса *Ph. nervosa*, характеризующейся слабым приростом слоевища, по сезонам изменяется незначительно (Калугина-Гутник, 1970а). Годовая продукция макрофитов ассоциации составляет 0,8 кг/м², а удельная — 0,6.

Цистозирово-филлофоровая ассоциация представляет переходную полосу между цистозировой и филлофоровой ассоциациями. Верхняя граница ее проходит на глубине 10—12 м, нижняя — на глубине 15—18 м. Фитоценозы приурочены к скалистым и каменистым грунтам и распространены преимущественно у берегов Северного Кавказа, от Туапсе до Анапы (Петров, 1961а, б; Калугина, 1964), и у Крымского побережья, от Феодосии до мыса Тарханкут (Калугина-Гутник, 1973в; Калугина-Гутник, Куликова, 1974). Фрагменты ассоциации отмечены в районе Пицунды и Гудаут (Калугина-Гутник, 1970б).

Распространение: Черное и Средиземное моря.

Формация *Dilopheta*

13. **Асс. *Dilophus fasciola* f. *repens* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum* + *Enteromorpha compressa*.** Ассоциация простая, замкнутая, однолетняя, полидоминантная, олигосапробная. Растительный покров образован комплексом видов, тесно смыкающихся друг с другом с помощью присосок, ризоидов и ползучих побегов. Популяции некоторых видов располагаются обособленно, образуя мозаичность. Проективное покрытие ассоциации 80—100%. Ведущее место в структуре растительного покрова принадлежит *Dilophus fasciola* f. *repens* (30—60%, Soc, 5—6 см), *Polysiphonia opaca* (5—15%, Cop₂, 2—4 см), *Ceramium ciliatum* (5—10%, Cop₁, 1—2 см) и *Enteromorpha compressa* (10—15%, Cop₂, 5—8 см). Типичным для растительного покрова ассоциации является пятнистое расположение популяций *Padina pavonia* (Cop₁₋₂, гр.).

На участках ассоциации зарегистрировано 40 видов водорослей, из них зеленых — 13, бурых — 11 и красных — 16 видов. Флористический состав ассоциации подвержен большим сезонным изменениям. Наибольшего развития она достигает летом. Руководящее положение в это время года занимают летние формы: *D. fasciola*, *E. compressa* и *C. ciliatum*. Биомасса первого вида колеблется от 46 до 180, второго — от 120 до 2528 и третьего — от 106 до 368 г/м². Численность дилофуса и энтероморфы очень высокая и достигает соответственно 5000 и 20 000 экз/м². Несколько ниже биомасса со-

путствующих видов: *Corallina officinalis* (260 г/м²), *Cladostephus verticillatus* (118 г/м²), *Laurencia coroporus* (18 г/м²). Биомасса макрофитов ассоциации колеблется от 488 до 2634 г/м².

Зимой многие виды *Dilophus*, *Padina*, *Ceramium*, *Stilophora* и других родов выпадают из ассоциации, растительный покров сильно изреживается и в основном состоит из *E. compressa* (20—30%, *Cor*₁) и *P. ораса* (5—10%, *Sp*). Биомасса ассоциации снижается до 200—300 г/м². В это время года появляется ряд зимних форм (*Porphyra*, *Scytosiphon*, *Ectocarpus* и др.), которые несколько изменяют физиономичность данного сообщества.

Характерная особенность дилофусовой ассоциации состоит в том, что ее видовой состав и биомасса подвержены резким сезонным колебаниям, причем по числу видов зеленые водоросли преобладают над бурьми, хотя данное сообщество и приурочено к открытым и чистым берегам. Это связано с тем, что дилофусовая ассоциация располагается в самой мелководной зоне на глубине от 0,1—0,2 до 3—4 м, где высокая освещенность способствует произрастанию зеленых водорослей, а резкие сезонные температурные колебания определяют четкую смену видового состава макрофитов.

Средняя биомасса и годовая продукция макрофитов ассоциации невелики и равны соответственно 380 и 1682 г/м². Удельная продукция ассоциации составляет 4,1. Близкие к этим цифрам величины приводит для данной ассоциации Н. В. Морозова-Водяницкая (1959а).

Дилофусовая ассоциация относится к широко распространенным растительным сообществам и располагается на скалах, валунах, камнях и реже на крупном гравии узкой полосой вдоль открытых и чистых берегов Крыма и Кавказа. Описания отдельных фитоценозов ассоциации на побережье Северного Кавказа и Каркинитского залива содержатся в работах К. М. Петрова (1961а, б) и П. П. Островчука (1973).

Распространение: Черное и Средиземное моря.

Формация *Feldmannieta*

14. Асс. *Feldmannia irregularis*. Фитоценозы простые, сомкнутые, сезонные летние, монодоминантные, олигосапробные. Проективное покрытие 80—100%, высота растительного покрова 0,5—1 см.

Доминант — бурая водоросль *Feldmannia irregularis*, субдоминант — корковая бурая водоросль *Ralfsia verticosa*, на поверхности которой довольно часто поселяется фельдманния. На слоевищах последней в большом количестве произрастают диатомовые водоросли.

Фельдманниевая ассоциация развивается с мая по ноябрь при температуре воды 16—26°. В конце вегетации биомасса достигает 60 г/м² (годовая продукция). Располагается повсеместно в прибойных местах на отвесных скалистых берегах в супралиторальной зоне

на высоте 0—80 см над урезом воды. В период длительной штилевой погоды слоевища фельдманнии засыхают, образуя сплошную корочку. При увлажнении корочки разбухают, и водоросли продолжают расти.

Распространение: Черное и Средиземное моря.

Формация *Scytosiphoneta*

15. Acc. *Scytosiphon lomentaria*. Фитоценозы простые, полусомкнутые, сезонные зимние, монодоминантные. Проективное покрытие 60—90%, высота 30—40 см. Развитие растительного покрова выше среднего.

Доминант — *Scytosiphon lomentaria* (50—80%, Soc) — образует довольно густые заросли у уреза воды и определяет экологическую обстановку всего сообщества. В ассоциацию входит 25 видов, из них зеленых — 7, бурых — 3 и красных — 15. Типичными для ассоциации являются: *Urospora penicilliformis*, *Rhizoclonium implexum*, *Ectocarpus confervoides*, *Porphyra leucosticta*, *Bryopsis plumosa*, *B. hypnoides*.

Ассоциация развивается с ноября по май при температуре воды 6—12°. Следует отметить, что сроки развития *S. lomentaria* более растянуты — с октября по май включительно — у открытых берегов и в северо-западной части моря и несколько сжаты в закрытых бухтах — Севастопольской и Новороссийской, где сцитосифон появляется только в декабре и к маю заканчивает вегетацию.

Наибольшего развития ассоциация достигает в марте, ее биомасса в это время составляет 1200—1450 г/м². Весной происходит «затухание» ассоциации, и в мае она сменяется весенне-летними сообществами.

В период созревания и выхода спор из многоклеточных спорангиев в феврале—марте коровые клетки сцитосифона постепенно разрушаются, и на их месте возникают многочисленные нити эктокарпусов и колоний диатомовых водорослей, отчего слоевище приобретает пушистый вид, напоминающий *Chorda tomentosa* Lyngb. Вполне вероятно, что массовое развитие эпифитов связано с активным выделением метаболитов в процессе постепенного разрушения слоевища сцитосифона.

Ассоциация приурочена к псевдолиторальной зоне и широко распространена вдоль побережья как в чистых, так и в загрязненных участках Черного моря.

Распространение: Азовское, Черное и Средиземное моря.

Группа формаций сообщества красных водорослей — *Phodophyta*

Ассоциации данной группы формаций занимают господствующее положение на больших глубинах — от 15 до 60 м и более. Они характеризуются преобладанием монодоминантной и реже олигодоминантной структуры и постоянством видового состава

во все сезоны года. Сообщества красных водорослей в основном относятся к олигосапробной экологической группировке. Эта группа формаций представлена наибольшим числом растительных сообществ и включает 10 формаций и 17 ассоциаций.

Формация *Phyllophoreta*

16. Acc. *Phyllophora nervosa* f. *longiarticulata*. Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, многолетние, олигодоминантные, со средним развитием растительного покрова. Общее проективное покрытие 50—80%, высота 20—25 см.

Господствующий ярус, создающий экологическую обстановку данного сообщества, образован *Ph. nervosa* f. *longiarticulata* (50—80%, Soc), которая произрастает как в прикрепленном, так и в неприкрепленном виде. В отличие от цистозирово-филлофоровой ассоциации, здесь слоевища филлофоры очень удлинены, ярко окрашены и слабо покрыты эпифитами. Под действием сильных придонных течений слоевища отрываются от субстрата и переносятся по дну, образуя небольшие свалы.

Нижний ярус едва заметен. Он образован редкими багряными корочками из *Peyssonnelia* и *Cruoriopsis* и мелкими ярко-пурпуровыми кустиками *Antithamnion cruciatum* и *Lomentaria clavellosa* (5—10%, Cop₁).

На обследованных участках ассоциации отмечен 41 вид водорослей. Из них 17 видов (42,5%) имеют 100%-ную встречаемость. Ядро ассоциации составляют шесть видов: *Ph. nervosa* f. *longiarticulata*, *Ph. traillii*, *Polysiphonia elongata*, *Laurencia pinnatifida*, *Zanardinia prototypus*, *Nereia filiformis*. Остальные виды встречаются как в цистозирово-филлофоровой ассоциации, так и в полисифониево-занардиниевой.

Как видно из табл. 16, наименьшее число видов в ассоциации наблюдается зимой (17 видов), причем все они представлены многолетними формами, составляющими ядро ассоциации. Следует отметить, что здесь не обнаружено ни одной сезонной зимней формы, которые в этот период года пышно развиваются у самого берега. По-видимому, в зоне распространения филлофоровой ассоциации сезонные температурные колебания водных масс значительно меньше, чем на мелководье, что препятствует проникновению на большие глубины сезонных зимних форм. Наибольшее количество видов в ассоциации отмечено летом, за счет проникновения в нее отдельных экземпляров некоторых сезонных летних форм (виды *Stilophora*, *Cladophora*), которые в аспекте ассоциации никакой роли не играют.

Коэффициент общности видов в ассоциации между сезонами колеблется в пределах 52,7—75,5 при средней величине 62,8. Высокий коэффициент общности и высокий удельный вес постоянных видов свидетельствуют о значительной выровненности условий местобитания ассоциации в разные сезоны.

Наибольшая биомасса макрофитов ассоциации приходится на май ($3,2 \text{ кг/м}^2$) и сентябрь ($3,1 \text{ кг/м}^2$), что связано с активным ростом в это время года доминирующего вида. Биомасса сопутствующих видов составляет всего 1—3% общей биомассы макрофитов ассоциации. Годовая продукция данного растительного сообщества (276 г/м^2) равна продукции ее доминанта, а удельная продукция — 0,2.

Участки ассоциации приурочены к песчаному ракушечнику с примесью камней и местами — с выходами коренных пород. Верхняя граница проходит на глубине 18 м, нижняя — на глубине 27—28 м. Максимального развития ассоциация достигает на глубине 20—22 м. Ассоциация *Ph. nervosa* f. *longiarticulata* встречается у берегов Северного Кавказа и особенно у юго-западного побережья Крыма, от Севастополя до мыса Тарханкут (Калугина-Гутник, 1975; Калугина-Гутник, Куликова, 1975).

Распространение: Черное и Средиземное моря.

17. Асс. *Phyllophora nervosa* subf. *latifolia*. Фитоценозы простые, почти сомкнутые, многолетние, монодоминантные, олигосапробные. Растительный покров очень богат и в виде плотного пласта, состоящего из спутанных между собою слоевищ водорослей, свободно лежит на грунте. Толщина пласта 30 — 50 см, проективное покрытие 50—100%.

Доминант — *Ph. nervosa* subf. *latifolia* (20—100%, Soc) — определяет экологическую обстановку всего сообщества. Кусты сильно разветвлены, ярко окрашены и лишены подошвы. На конце основания таллома, а также на боковых ветвях часто образуются ризоидальные выросты, с помощью которых слоевища сцепляются друг с другом. Средняя длина таллома филлофоры 18 см, максимальная — 50 см; средняя ширина сегмента 6 мм, максимальная — 10 мм.

Мощное развитие пласта филлофоры препятствует развитию других видов водорослей, которые в данной ассоциации встречаются только на ее периферии, прикрепляясь к створкам моллюсков. Флористический состав очень беден и кроме доминанта включает 8 видов: *Sphacelaria saxatilis*, *Lithothamnion* sp., *Antithamnion cruciatum*, *Ceramium tenuissimum*, *Polysiphonia elongata*, *Striaria attenuata*, *Dasya baillouviana*, *Chondria tenuissima*. Эти виды составляют ядро ассоциации, но встречаются единично.

Средняя биомасса ассоциации достигает 2,6, максимальная — 11 кг/м^2 . Годовая продукция составляет 866 г/м^2 , а удельная продукция — 0,3.

Ассоциация *Ph. nervosa* subf. *latifolia* занимает северо-восточную часть Филлофорного поля Зернова, а также «малые» поля в Каркинитском заливе (у бухты Ярылгачской и у мыса Каменного) и у Евпатории (рис. 16). Она располагается на песчаном ракушечнике с ровным рельефом дна. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 18—20 м, нижняя — на глубине 27—30 м. Центр ассоциации находится на глубине 24—26 м.

Распространение: Черное, Средиземное и Красное моря.

18. Асс. *Phyllophora nervosa* subf. *intermedia*. Фитоценозы простые, полусомкнутые, многолетние, моnodоминантные, олигосапробные. Растительный покров в виде рыхлого пласта, состоящего из спутанных между собой неприкрепленных слоевищ водорослей, развит хорошо. Толщина пласта 10—20 (30) см, проективное покрытие 20—80%.

Руководящая роль принадлежит *Ph. nervosa* subf. *intermedia*. Кусты ее сильно разветвлены, темноокрашены, с узколанцетовидной

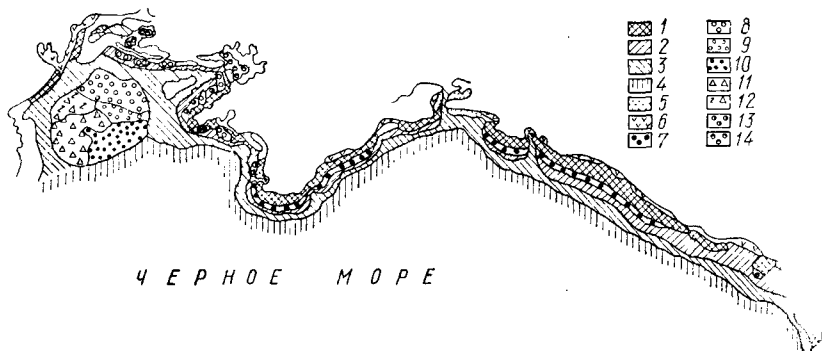


Рис. 16. Картограмма донной растительности советских берегов Черного моря. Формации: 1— *Cystoseireta*, 2— *Chondrieta*, 3— *Polysiphonieta*, 4— *Antithamniopeta*; 5— сообщества морских трав, 6— сообщества зеленых водорослей. Ассоциации: 7— *Phyllophora nervosa* f. *longiarticulata*, 8— *Ph. nervosa* subf. *latifolia*, 9— *Ph. nervosa* subf. *intermedia*, 10— *Ph. nervosa* subf. *nana*, 11— *Ph. brodiaei*, 12— *Ph. pseudoceranoides* + *Ph. brodiaei*, 13— *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata*, 14— *Ph. nervosa* subf. *sphaerica*

формой сегментов. Средняя длина слоевища 15 см, максимальная — 25 см. Средняя ширина сегментов 4 мм, максимальная — 6 мм.

Флористический состав ассоциации также беден и включает виды, отмеченные для асс. *Ph. nervosa* subf. *latifolia*. Из них заметного развития достигает *Sphacelaria saxatilis*, которая сплошными бурями дерновинами покрывает поверхность раковин моллюсков.

Средняя биомасса ассоциации составляет 1,6, максимальная — 6 кг/м². Годовая продукция равна 610 г/м², удельная продукция — 0,26.

Ассоциация занимает центральную часть Филлофорного поля Зернова (рис. 16). В остальных участках она входит в состав других филлофоровых ассоциаций, кроме асс. *Ph. nervosa* subf. *latifolia*. Приурочена к илисто-песчаному ракушечнику с ровным рельефом дна. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 30—32 м, нижняя — на глубине 42—45 м. Максимального развития растительный покров достигает на глубине 35—38 м.

Распространение: Черное и Средиземное моря.

19. Асс. *Phyllophora nervosa* subf. *nana*. Фитоценозы простые, открытые, многолетние, моnodоминантные, олигосапробные. Растительный покров развит слабо и состоит из прикрепленных и чаще

неприкрепленных слоевищ *Ph. nervosa* subf. *papa*, рыхло расположенных на грунте. Проективное покрытие 1—25%, высота 2—5 см.

Доминант — *Ph. nervosa* subf. *papa* (5—20%, Cop_2). По сравнению со слоевищами названных подформ филлофоры ее слоевища кажутся карликовыми: средняя длина таллома 4,7 см, ширина сегмента 1,9 мм. Сопутствующие виды — *Antithamnion cruciatum*, *Lomentaria clavellosa*, *Ceramium tenuissimum*, *Bryopsis corymbosa* — встречаются очень редко и поселяются на раковинах фазеолины.

Биомасса ассоциации очень низкая — от 10 до 180 г/м². Удельная продукция равна 0,2. Ассоциация занимает южную и западную части Филлофорного поля и приурочена к фазеолиновому илу. Верхняя граница ее проходит на глубине 42—45 м, нижняя — на глубине 52 м. Центр ассоциации расположен на глубине 45—48 м.

Распространение: Черное море.

20. **Асс. *Phyllophora nervosa* subf. *breviarticulata*.** Фитоценозы простые, открытые, многолетние, монодоминантные, олигосапробные. Растительный покров развит слабо и представлен неприкрепленными слоевищами водорослей. Проективное покрытие 3—15%.

Слоевища доминанта — *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata* (Cop_2 , gr.) — крупные шаровидные кусты, до 20—25 см в диаметре, располагаются по дну одиночно или группами в виде продолговато-овальных пятен размером от 25 × 40 см до 1,5 × 3 м. Толщина слоя в среднем 15 см.

Сопутствующие виды: *Chondria tenuissima*, *Ceramium strictum*, *Laurencia obtusa*, *Dasya baillouviana*, *Dasyopsis apiculata*, *Stictosiphon adriaticus*, *Striaria attenuata*, *Stilophora rhizodes* — вначале прикрепляются к створкам раковин, а затем, отрываясь, опутывают слоевища филлофоры. На более старых частях таллома доминирующего вида хорошо развита эпифитная флора: *Sphacelaria cirrhosa*, *Spermothamnion strictum* и виды *Melobesia*.

Численность и биомасса *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata* в различных участках колеблется в пределах 8—32 экз/м² и 92—672 г/м². Биомасса доминирующего вида составляет 95—98% биомассы макрофитов ассоциации.

Ассоциация располагается на песчаном ракушечнике вдоль юго-восточного берега Каркинитского залива между мысами Тарханкут и Каменный. Верхняя граница проходит на глубине 10 м, нижняя — на глубине 20—25 м. Центр ассоциации находится на глубине 15—20 м.

Распространение: Черное море.

21. **Асс. *Phyllophora nervosa* subf. *sphaerica*.** Фитоценозы простые, полусомкнутые, многолетние, монодоминантные, олигосапробные. Развитие растительного покрова высокое. Основной аспект ассоциации образует *Ph. nervosa* subf. *sphaerica*, которая представлена мелкими шаровидными кустиками, формирующими плотный пласт. Толщина пласта в центре ассоциации 18—20 см, на окраине — 5 см. Проективное покрытие изменяется соответственно от 80—100 до 1—3%, а диаметр слоевища — от 10—12 до 2—4 см.

Поскольку ассоциация расположена в мелководной части, слоевища доминирующего вида постоянно перекатываются по дну, при любых течениях. В результате трения о дно, особенно о грубые створки устриц, у конечных сегментов слоевища обрываются верхушки. Это приводит к интенсивному кущению слоевища и укорочению сегментов, что вместе с обкатыванием кустов по дну придает кустам плотную шаровидную форму. В глубоководных участках сообщества кусты более рыхлые, крупные и почти без эпифитов. На окраине ассоциации, на меньших глубинах, слоевища филлофоры мельче; они встречаются значительно реже, а иногда даже заходят в смежную ассоциацию — зостеровую. Большую плотность кустам придают многочисленные обрастания и нитчатые водоросли, которые при передвижении куста по дну наматываются на таллом филлофоры вместе с опавшими листьями зостеры.

Ассоциация включает 27 видов водорослей (из них красных — 15, бурых — 7, зеленых — 5) и 2 вида водных цветковых растений. Наиболее характерными видами являются *Laurencia obtusa*, *Ceramium strictum*, *Polysiphonia subulifera*, *P. elongata*, *Dasya baillouviانا*, *Chondria tenuissima*, *Zostera marina*, *Z. nana*. Все эти виды водорослей и трав представлены главным образом на окраине ассоциации, где их биомасса достигает 10—25% биомассы ассоциации. В центральной части пласта сопутствующие виды составляют по биомассе всего 1—3%. В данной ассоциации, так же как и на Филлофорном поле, массовое скопление филлофоры препятствует произрастанию других видов водорослей (Калугина, Лачко, 1966).

Общая биомасса макрофитов ассоциации колеблется от 0,1 до 5 кг/м². Максимальная биомасса, отмеченная в центральной части сообщества, достигает 14 кг/м². Средняя биомасса ассоциации равна 2,4 кг/м², годовая продукция — 575 г/м² и удельная — 0,25.

Ассоциация располагается в Каркинитском, Джарылгачском, Тендровском и Егорлыцком заливах (Щапова, 1954; Калугина, Куликова, Лачко, 1967; Погребняк, Островчук, 1973а, б), приурочена к мелководным участкам дна с песчаным ракушечником и гораздо реже встречается на заиленных грунтах, где слоевища водорослей выглядят угнетенными. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 1—2 м, нижняя — на глубине 10—12 м. Максимального развития достигает на глубине 5—8 м.

Распространение: Черное море.

22. Асс. *Phyllophora brodiaei*. Фитоценозы простые, сомкнутые, многолетние, монодоминантные, олигосапробные. Развитие растительного покрова высокое. Общее проективное покрытие 60—100%, средняя высота 30—40 см. Ведущее место в ассоциации принадлежит ее доминанту — *Ph. brodiaei* (60—100%, Soc, 10—60 см), которая растет в прикрепленном состоянии.

В данном сообществе зарегистрировано 12 видов: *Ph. brodiaei*, *Ph. nervosa* subf. *intermedia*, *Ph. pseudoceranoides*, *Lithothamnion* sp., *Sphacelaria saxatilis*, *Ceramium tenuissimum*, *Peyssonnelia rubra*, *Antithamnion cruciatum*, *Lomentaria clavellosa*, *Ectocarpus*

fasciculatus, *E. siliculosus*. Сопутствующие виды, кроме *Ph. nervosa* subf. *intermedia*, в основном встречаются на окраине ассоциации, где их биомасса составляет всего 3—10%. В центральной части ассоциации располагаются почти чистые заросли *Ph. brodiaei*, и только изредка под ее пологом лежат отдельные слоевища *Ph. nervosa* subf. *intermedia*, которая, судя по цвету и размерам слоевища, находится в очень угнетенном состоянии.

Биомасса ассоциации в различных участках колеблется от 0,2 до 11,0 кг/м². Средняя биомасса ассоциации составляет 1400 г/м², годовая продукция — 346 г/м², а удельная — 0,25.

Ассоциация располагается на Филлофорном поле, в зоне скопления мидий, на площади 6,4 тыс. км², занимая всю его центральную и южную часть. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 29 м, нижняя — на глубине 50 м. Центр ассоциации приходится на глубину 38—45 м.

Распространение: Черное, Балтийское, Белое, Баренцево и Северное моря.

23. Асс. *Phyllophora pseudoceranoides* + *Ph. brodiaei*. Фитоценозы двухъярусные, открытые, многолетние, олигодоминантные, олигосапробные. Растительный покров развит слабо и представлен прикрепленными водорослями. Общее проективное покрытие 10—20%, высота 20—30 см.

Эдификаторы ведущего яруса — *Phyllophora pseudoceranoides* (5—15%, Сор₁, гр., 10—20 см) и *Ph. brodiaei* (3—5%, Sp, гр., 20—30 см) — определяют экологическую обстановку сообщества. Второй ярус состоит из *Ph. nervosa* subf. *latifolia* (1—3%, Sp) и подроста видов первого яруса. Изредка на мидиях произрастает прикрепленная *Ph. nervosa* (Sol). Слоевища обеих форм *Ph. nervosa* имеют здесь угнетенный вид.

Данная ассоциация отличается от остальных филлофоровых ассоциаций на Филлофорном поле сравнительно богатым флористическим составом (38 видов). Все сопутствующие виды (*Polysiphonia elongata*, *Ceramium strictum*, *C. tenuissimum*, *C. diaphanum*, *Cladophora albida*, *C. vagabunda*, *Sphacelaria saxatilis*, *S. cirrhosa*, *Striaria attenuata*, *Stictyosiphon adriaticus*, *Dasyopsis apiculata*, *Ralfsia verrucosa*, *Giraudya sphacelarioides*, *Rhodochorton purpureum*, *Spermothamnion strictum* и др.) поселяются на слоевищах *Ph. brodiaei* и *Ph. pseudoceranoides* и на мидиях. Удельный вес сопутствующих видов в ассоциации довольно велик: биомасса их достигает 15—20% биомассы ассоциации.

Ассоциация занимает северо-западную часть Филлофорного поля на площади 1,1 тыс. км² в зоне мидиевого ила (см. рис. 16). Заросли водорослей располагаются по дну более или менее равномерно. Средняя биомасса ассоциации для всей площади составляет 23 г/м², максимальная — 1,8 кг/м². Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 20 м, нижняя — на глубине 30—35 м.

Распространение: Черное, Балтийское и Северное моря.

24. Асс. *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa*. Фитоценозы простые, открытые, многолетние, олигодоминантные, олигосапробные. Растительный покров развит слабо, так как водоросли произрастают на некотором расстоянии друг от друга, поселяясь на отдельных раковинах моллюсков. Проективное покрытие у открытых берегов 5—20%, в заливах — 40—60%. Биомасса макрофитов ассоциации изменяется соответственно от 100 до 500 г/м².

Характерной особенностью видов, входящих в данную ассоциацию, является то, что их слоевища имеют форму шаровидных сплетений или рыхлых клубков. Такую форму они приобретают при перекатывании по дну вместе с подвижным субстратом. На слоевищах водорослей хорошо развиты присоски и ризоидальные выросты, с помощью которых растения зацепляются друг за друга.

Наиболее типичны для данной ассоциации ее доминанты *Chondria tenuissima* (5—10%, Sp, длина 15—25 см), *Laurencia obtusa* (5—60%, Sp — Soc, длина 5—10 см), субдоминанты — *Stilophora rhizodes* (1—5%, Sp, длина 20—30 см), *Polysiphonia elongata* (1—3%, Sp, длина 5—15 см), *Cladophora vadorum* (1—3%, длина 10—20 см) и ассектаторы *Arthrocladia villosa* (Sp, длина 40—50 см), *Phyllophora nervosa* (Sp, высота 20—25 см), *Gracilaria dura* (Sp, высота 10—15 см), *Dasya baillouviana* (Sp, высота 30—50 см).

Флористический состав ассоциации включает 24 вида. Помимо перечисленных выше видов к ним относятся: *Striaria attenuata*, *Stictyosiphon adriaticus*, *Ectocarpus confervoides*, *Zanardinia prototypus*, *Sphacelaria saxatilis*, *Dictyota linearis*, *Spermatochnus paradoxus*, *Choristocarpus tenellus*, *Gracilaria verrucosa*, *Peyssonnelia dubyi*, *P. rubra*, *Polysiphonia spinulosa*, *Cruoriopsis rosenvingii*, *Enteromorpha clathrata*, *Bryopsis corymbosa*. Кроме того, на слоевищах крупных водорослей, особенно хондрии и лауренции, произрастает масса мелких эпифитов и эндофитов: *Pringsheimiella scutata*, *Ulvella lens*, *Bolbocoleon piliferum*, *Phaeophyla dendroides*, *Entocladia viridis*, виды *Melobesia* и др.

Как видно из табл. 16, в составе ассоциации преобладают красные и бурые водоросли, зеленые водоросли представлены тремя видами (микроскопические эпифиты и эндофиты в таблицу не включены в связи с их широкой эврибионтностью). Наибольшее число видов в ассоциации отмечено летом, за счет появления некоторых летних форм (*Dasya*, *Stilophora*, *Spermatochnus*, *Dictyota*, *Enteromorpha*). В остальные сезоны видовой состав ассоциации более или менее постоянен. Высокий средний коэффициент общности видов между сезонами (71) и высокий удельный вес константных форм свидетельствуют о некоторой выровненности условий местообитания данного сообщества в разные сезоны.

Ассоциация располагается в поясе песчаного ракушечника и приурочена к зоне биоценоза венусного песка, описанного для Черного моря С. А. Зерновым (1913) и М. И. Киселевой и О. Я. Славин-

ной (1966). Нижняя граница ассоциации в различных участках моря проходит на глубине 25—28 м. Максимального развития она достигает у открытых берегов на глубине 15—20 м, в заливах — на глубине 5—6 м. Наиболее обширные участки, занятые ассоциацией, располагаются вдоль кавказского берега, в промежутках между филлофоровой и полисифониевой ассоциациями. У крымского берега она развита слабее, а в отдельных участках (мысы Аю-Даг, Айя, Лукулл, Тарханкут) даже выпадает из состава донной растительности. В таких случаях за поясом филлофоровой ассоциации сразу следует пояс полисифониевой. Довольно хорошо хондриевая ассоциация развита в Каркинитском, Джарылгачском, Тендровском и Егорлыцком заливах. По данным И. И. Погребняка и Н. М. Пашковской (1966), только в Егорлыцком заливе, где доминирующее положение занимает *L. obtusa*, запасы макрофитов ассоциации составляют 30 тыс. т.

Распространение: Черное море.

Формация *Polysiphonieta*

25. Асс. *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*.

Фитоценозы простые, открытые, многолетние, олигодоминантные. Растительный покров как таковой в ассоциации отсутствует, поскольку растения произрастают на значительном расстоянии друг от друга. Чаще всего водоросли разобщены большими пустынными участками, покрытыми илом. Они поселяются на створках моллюсков, асцидиях, губках и располагаются по дну одиночно или небольшими группами в зависимости от характера скопления животных, служащих для них субстратом.

У открытых берегов Черного моря верхняя граница ассоциации в различных участках проходит на глубине 25—30 м, нижняя — на глубине 45—50 м. Максимального развития ассоциация достигает на глубине 25—30 (32) м, где проективное покрытие ее составляет 5—10 (15%), а биомасса 100—150 г/м². Глубже происходит постепенное «затухание» ассоциации, и на глубине 40—45 м проективное покрытие падает до 0,5—1%, а биомасса — до 10—20 г/м².

В бухтах и заливах верхняя граница ассоциации поднимается до 8—10 м, проективное покрытие повышается до 15—20%, а общая биомасса макрофитов — до 300 г/м².

Видовой состав ассоциации в течение года довольно стабилен, так как состоит из однолетних и многолетних форм. К ним относятся: *Polysiphonia elongata*, *Gracilaria verrucosa*, *Dasyopsis apiculata*, *Chondria tenuissima*, *Arthrocladia villosa*, *Zanardinia prototypus*, *Ectocarpus fasciculatus*, *Striaria attenuata*, *Stictyosiphon adriaticus*, *Ceramium tenuissimum*, *Laurencia pinnatifida*, *Phyllophora nervosa*, *Enteromorpha clathrata*, *Lomentaria clavellosa*, *Antithamnion cruciatum*. Из них шесть видов образуют ядро ассоциации.

Полисифониевая ассоциация очень широко распространена вдоль кавказского и крымского берегов и в северо-западной части

Черного моря, занимая зону биоценоза мидиевого ила, описанного С. А. Зерновым (1913). Если вдоль открытых берегов у Крыма и Кавказа ширина зоны, занятой полисифониевой ассоциацией, составляет 0,5—2 мили, то в северо-западной части она достигает нескольких десятков миль. Данная ассоциация также занимает всю центральную часть Каркинитского залива, до 35-метровой изобаты.

Распространение: Черное море.

Формация *Antithamnieta*

26. Асс. *Antithamnion cruciatum* + *Ectocarpus siliculosus*.

Фитоценозы простые, открытые, однолетние, монодоминантные. Растительный покров отсутствует, так как отдельные водоросли располагаются на очень большом расстоянии друг от друга и появляются на раковинах фазеолины. Флористический состав ассоциации очень беден и включает всего 5 видов: *Antithamnion cruciatum*, *Ceramium tenuissimum*, *Lomentaria clavellosa*, *Ectocarpus siliculosus* и *Cladophora* sp. Иногда течением в данное сообщество сносятся отдельные экземпляры *Phyllophora nervosa*. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 45—50 м, нижняя — на глубине 80—90 м. Глубже водоросли нами обнаружены не были. По данным Н. Н. Воронихина (1908а), виды *Cladophora* и *Chaetomorpha* опускаются на глубину 125 м. Нам представляется, что эти водоросли могли быть занесены сюда течением, так как по характеру грунтов и особенно по степени освещенности они не могут произрастать в Черном море глубже 70—80 м.

Расселение антитамниевой растительной группировки приурочено к зоне распространения биоценоза фазеолинового ила, описанного дья Черного моря С. А. Зерновым (1913).

Отсутствие растительного покрова, ввиду чего невозможно говорить ни о проективном покрытии, ни о биомассе, позволяет считать, что в данном случае мы имеем дело не с ассоциацией как определенной фитоценотической группировкой, а с некоторой группировкой отдельных организмов, объединенных однородными условиями обитания. Как справедливо отмечает Н. В. Морозова-Водяницкая (1959), в данном случае «трудно предположить двустороннюю взаимосвязь между донной растительностью и средой, и едва ли можно говорить о каком-либо влиянии донной растительности на среду» (с. 16).

Распространение: Черное море.

Формация *Lophosiphonieta*

27. Асс. *Lophosiphonia obscura*. Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, однолетние, олигодоминантные. Развитие растительного покрова среднее, проективное покрытие 30—90%.

Верхний ярус образует *Ruppia spiralis* (1—5%, Sp, 10—15 см), вместе с которой изредка произрастают *Zostera nana* и *Lamprothamnium papulosum*.

Второй ярус господствует в растительном покрове и представлен красной нитчатой водорослью *Lophosiphonia obscura* (40—80%, Soc, 1—3 см). Она покрывает дно почти сплошным мягким ковриком темно-пурпурового цвета. Благодаря способности лофосифонии образовывать плотные дерновины участки ассоциации располагаются как на каменистом, так и на песчаном субстрате. Предпочитает спокойные и ровные участки дна с глубинами 0 — 0,3 м.

В ассоциации, описанной нами для Суджукской лагуны, обнаружено 13 видов макрофитов, из них 4 вида зеленых водорослей, 1 — бурых, 4 — красных, 2 — харовых и 2 вида водных цветковых растений. Наиболее характерным для данной ассоциации видом является *Chondria dasyphylla*, образующая рыхлые шаровидные кусты, обволакивающие мелкие камни и раковины моллюсков.

Ассоциация развивается круглый год, с максимумом биомассы в июле: 1200—2320 г/м² — у восточного, более защищенного, берега Суджукской лагуны и 43—480 г/м² — у менее защищенного, северо-западного берега. Зимой биомасса ассоциации снижается до 70—100 г/м², так как из состава ассоциации выпадают *L. obscura* и почти все сопутствующие виды.

Лофосифониевая ассоциация также характерна для мелководных и защищенных участков Джарылгачского залива. Обширные участки ее были нами обнаружены в Кизелташских лиманах.

Распространение: Каспийское, Азовское и Черное моря.

Формация *Grateloupieta*

28. Acc. *Grateloupia dichotoma* + *Ceramium rubrum*. Фитоценозы простые, сомкнутые, олигодоминантные, мезосапробные, многолетние, с хорошо развитым растительным покровом. Проективное покрытие 100%, высота 4—6 см.

Доминант — *Grateloupia dichotoma* (70—90%, Soc, 4—6 см), в качестве субдоминантов входят: в течение года *Ceramium rubrum* (3—10%, Soc₁), летом *U. rigida* (1—5%, Sp) и зимой *Bryopsis hypnoides* (5—10%, Soc₂). Всего в ассоциации зарегистрировано 16 видов водорослей, из них зеленых — 5, бурых — 1 и красных — 10. Общее число видов в течение года почти постоянно, но качественный состав ассоциации изменяется по сезонам. Ядро ее составляют следующие виды: *G. dichotoma*, *C. rubrum*, *U. rigida*, *Enteromorpha linza*, *Callithamnion corymbosum*, *Gelidium crinale*.

В связи с приуроченностью ассоциации к участкам берега с исключительно высокой прибойностью (V степень) биомасса ассоциации подвержена большим сезонным колебаниям, так как в период сильных штормов, характерных для осенне-зимнего периода, многие растения или совсем срываются, или травмируются. Биомасса максимальна в июле (1300 г/м²) и минимальна в феврале (180 г/м²). Весной и осенью она равна соответственно 206 и 700 г/м². Биомасса *G. dichotoma* по отношению к общей биомассе ассоциации составляет 50—60% в зимне-весенний и 92—100% в осенне-летний период.

По нашим наблюдениям, рост *G. dichotoma* начинается в марте и заканчивается в конце августа. Средний годовой линейный прирост слоевища составляет 20 мм. Средний возраст растений равен трем годам. Нами проведены также наблюдения за возобновлением растительного покрова после скашивания. За период с 17 июля 1972 г. по 18 июля 1973 г. на скошенном участке прирост водорослей достиг 1007 г/м^2 , что составило 77% биомассы макрофитов ассоциации до их скашивания. Без учета элиминируемой продукции, которая у макрофитов данного сообщества достигает значительных величин, величину 1 кг/м^2 можно считать средней годовой продукцией. При средней годовой биомассе в 647 г/м^2 удельная продукция ассоциации равна 2.

Для макрофитов ассоциации характерны небольшие размеры, высокая плотность растительного покрова и большая кустистость талломов: при сильном шторме побеги часто обрываются и на их месте регенерирует большое количество новых, особенно у *G. dichotoma*. Эта водоросль ранее считалась типичной олигосапробной, способной произрастать только у открытых и чистых берегов (Морозова-Водяницкая, 1930а, 1959; Зинова, 1967; Калугина-Гутник, 1973б). Приведенные выше данные позволяют изменить представление о ее экологии. Надо полагать, что ведущим фактором в жизни *G. dichotoma* являются гидродинамические, а не физико-химические условия, о чем свидетельствует образование ею самостоятельной и вполне сформировавшейся растительной группировки в мезосапробных участках Севастопольской бухты. Однако анализ размерного состава популяций из разных мест обитания показал, что в мезосапробных условиях размеры слоевища *G. dichotoma* почти вдвое меньше, чем у открытых и чистых берегов (Ласпи). Участки ассоциации *G. dichotoma* из разных мест обитания сильно отличаются по видовому составу, что подтверждается величиной коэффициента общности видов, близкой к 1.

Ассоциация образует плотные и длинные бордюры на вертикальной стене набережной у здания Института биологии южных морей в Севастопольской бухте и занимает зону псевдолиторали и верхней сублиторали шириной 20—30 см.

Распространение: Черное море.

Формация *Nemalieta*

29. Асс. *Nemalion helminthoides* — *Laurencia papillosa*.

Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, сезонные летние, олигодоминантные, олигосапробные, со средней степенью развития растительного покрова. Проективное покрытие 80—100%, высота 20—60 см.

Верхний ярус образуют шнуровидные слизистые нити *Nemalion helminthoides* (20—50%, Cop_2 , 20—60 (100) см). Второй ярус доминирует в растительном покрове и представлен очень изящными, пирамидальной формы и янтарного цвета слоевищами *Laurencia papillosa* (30—50%, Cop_2 , gr., 5—10 см), *Grateloupia dichotoma*

(5—10%, Cор_1) и плотными дерновинами *Enteromorpha compressa* (5—10%, Sp, gr., 6—8 см).

В ассоциации зарегистрировано 37 видов водорослей, из них зеленых — 7, бурых — 8 и красных — 22. Помимо доминантов наиболее характерными для нее являются *Feldmannia lebelii*, *Ectocarpus arabicus*, *Dilophus fasciola* f. *repens*, *Corynophlaea umbellata*, *Muriactula rivulariae*, *Ceramium ciliatum*, вегетирующие только в летний период.

Максимального развития ассоциация достигает в июле при температуре воды 23—24°. Биомасса *N. helminthoides* составляет 70, *L. papillosa* — 185, *F. irregularis* — 55 г/м². Общая биомасса ассоциации колеблется в пределах 300—400 г/м². По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой (1959), биомасса *N. helminthoides* может достигать почти 6 кг/м², а биомасса ассоциации — 9 кг/м². Осенью происходит «угасание» ассоциации, и на ее месте возникает зимняя сцитосифоновая ассоциация.

Ассоциация приурочена к прибойным местам открытого берега, занимая зону псевдолиторали. Она совершенно не выдерживает загрязнения и опреснения. Наибольшего развития ассоциация достигает у южного берега Крыма (Кардаг, Аю-Даг, Алушка, Форос, Ласпи, мыс Айя, Фиолент), тогда как у берегов Кавказа компоненты ее встречаются исключительно редко.

Распространение: Черное и Средиземное моря.

Формация *Bangieta*

30. Асс. *Bangia fuscopurpurea*. Фитоценозы простые, полусомкнутые, сезонные зимние, монодоминантные. Проективное покрытие 50—70%. Растительный покров развит очень слабо и представлен одним видом — *Bangia fuscopurpurea*. Тонкие и маленькие нити бангии (толщиной 50—80 мк и длиной 5—10 см) покрывают поверхность субстрата, образуя почти сплошной пурпуровый налет. В загрязненных участках местами встречается также *Urospora penicilliformis*.

Кроме бангии в ассоциации нами отмечены *U. penicilliformis*, *Rhizoclonium implexum*, *Ectocarpus confervoides*, *Ralfsia verrucosa*, которые в аспекте ассоциации особой роли не играют. Из-за малых размеров слоевища доминирующего вида биомасса ассоциации очень мала (5—10 г/м²). Численность бангии достигает 100 000 экз/м². Максимальное развитие ассоциации наблюдается в марте, после чего растительный покров редет и постепенно сменяется летней фельдманниевой ассоциацией.

Ассоциация развивается при температуре воды 16—20° и приурочена к скалам и валунам супралиторальной зоны на высоте от 0 до 60—100 см над урезом воды. Встречается повсеместно. Бангия хорошо переносит опреснение и загрязнение, поэтому она лучше развивается в загрязненных участках, чем в чистых.

Распространение: Азовское, Черное и Средиземное моря.

31. Acc. *Gracilaria verrucosa* + *Nereia filiformis*. Фитоценозы простые, открытые, олигодоминантные, олигосапробные, многолетние, со слабо развитым растительным покровом. Проективное покрытие 5—20%, высота 10—20 см.

Доминант — *Gracilaria verrucosa* (3—15%, Cor_1 , 10 см), субдоминант — *Nereia filiformis* (2—5%, Sp, 10—20 см). Флористический состав довольно беден и включает 12 видов, из них бурых — 3, зеленых — 1 и красных — 8. Ядро ассоциации составляют: *G. verrucosa*, *N. filiformis*, *Zanardinia prototypus*, *Codium vermicularia*, *Laurencia obtusa*, *Peyssonnelia rubra*, *P. dubyi*, *Cruoriopsis rosenvingii*, *Hildenbrandtia prototypus*, имеющие 100%-ную встречаемость. Характерным компонентом является *Composothamnion gracillimum*, который ни в каких других ассоциациях не встречается. Видовой состав ассоциации, как и ее биомасса, очень слабо изменяется по сезонам. Биомасса ассоциации низкая (80—120 г/м²).

Ассоциация приурочена к устричному ракушечнику и встречается в виде отдельных участков при входе в бухты Северную (у мыса Константиновского) и Керченскую (с запада), вдоль западного берега Новороссийской бухты (от мыса Любви до рыбзавода) и на Гудатской Устричной банке. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 5—8 м, нижняя — на глубине 20—23 м. Ассоциация не выдерживает загрязнения, поэтому за последние 10 лет границы ее участков в Северной и Новороссийской бухтах значительно изменились и сдвинулись в сторону открытой части моря (Калугина-Гутник, 1973б, 1974б).

Распространение: Черное, Средиземное и Красное моря

32. Acc. *Porphyra leucosticta* + *Bryopsis plumosa*. Фитоценозы простые, полусомкнутые, сезонные зимние, полидоминантные, поли- и мезосапробные, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 80—100%, высота 5—10 (20) см. Развивается с ноября по май. Доминант — *P. leucosticta* (40—70%, Soc, 5—20 см), субдоминанты — *B. plumosa* (20—30%, Cor_1 , 5—10 см) и *Enteromorpha intestinalis* (5—15%, Cor_1 , 10—15 см). Ядро ассоциации составляют зимние формы — *P. leucosticta*, *B. plumosa*, *B. hypnoides*, *Scytosiphon lomentaria*, *Bangia fuscopurpurea*, *Urospora penicilliformis*, *Ectocarpus siliculosus* и некоторые однолетние — *Enteromorpha intestinalis*, *E. prolifera*, *Ceramium rubrum*, *Callithamnion coarctatum* и др. Флористический состав ассоциации в различных участках более или менее постоянен и включает 18 видов. Размерный состав и биомасса доминирующих видов подвержены значительным изменениям, что связано с климатическими особенностями районов. Так, в Севастопольской бухте средняя биомасса ассоциации равна 120, а максимальная — 1200 г/м², у Одесского берега соответ-

ственно — 300 и 6080 г/м² (Еременко, 1965). Средняя длина слоевища *P. leucosticta* изменяется от 6 до 20 см и более. В отдельные годы биомасса этого вида у Одесского берега достигает 2900 г/м², чего не наблюдается в других районах Черного моря.

Ассоциация приурочена к загрязненным берегам и располагается мозаично в псевдолиторали и частично в сублиторали до глубины 0,5 м.

Распространение: Азовское, Черное и Средиземное моря.

Класс формаций сообщества мягких грунтов — *Thalassophycion malacochthonophytia*

К классу формаций сообщества мягких грунтов относятся фитоценозы, доминантами которых являются харовые водоросли. Фитоценозы располагаются на илистых, илисто-песчаных и песчано-илистых грунтах, причем нижние части слоевищ глубоко погружаются в грунт и таким образом удерживаются в вертикальном положении, образуя плотный растительный покров.

Группа формаций сообщества харовых водорослей — *Charophyta*

Ассоциации данной группы формаций занимают господствующее положение в замкнутых заливах и лиманах на глубине от 0,3 до 1 (2) м. Они характеризуются простой монодоминантной структурой и сезонным изменением видового состава сопутствующих водорослей. Сообщества харовых водорослей относятся к олигосапробной экологической группировке и представлены 2 формациями и 3 ассоциациями.

Формация *Lamprothamnieta*

33. Асс. *Lamprothamnium papulosum* + *Chara vulgaris*.

Фитоценозы простые, сомкнутые, олигодоминантные, многолетние, с хорошо развитым растительным покровом. Общее проективное покрытие 80—100%, высота 20—30 см. Доминирующее положение в ассоциации принадлежит *L. papulosum* (70—80%, Soc, 20—30 см), который приурочен к глубине 0,3—0,9 м. Субдоминант — *Chara vulgaris* (20—30%, Сор₁, 10—15 см) в количественном отношении преобладает на глубине 1—1,3 м.

Максимального развития ассоциация достигает в июле, минимального — в марте, что совпадает с максимумом и минимумом температуры воды в море. Биомасса ассоциации колеблется от 550 до 2720 г/м² летом и от 120 до 310 г/м² зимой. По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой и В. А. Водяницкого (1925), вегетативное размножение лампротамниума протекает круглый год, и очень активно. Половое размножение происходит два раза в год — летом (июнь — июль) и в конце осени (ноябрь — декабрь), а отмирание старых частей слоевища и возникновение молодых побегов — круглый год, с максимумом в марте и апреле. После отмирания слоевища покрывают

дно толстой подстилкой, которая перегнивает и в придонном слое создает дефицит кислорода и избыток сероводорода. Эти условия характеризуют ассоциации харовых водорослей как малоприспособленные для существования большинства гидробионтов.

В данной ассоциации обнаружено 29 видов макрофитов, из них зеленых водорослей — 10, бурых — 6, красных — 9, харовых — 2 вида и цветковых растений — 2 вида. Ядро ассоциации помимо доминантов образуют следующие виды: *Chondria tenuissima*, *Lophosiphonia obscura*, *L. reptabunda*, *Cladophora albida*, *C. sericea*, *Rhizoclonium implexum*.

Ассоциация описана для Суджукской лагуны, где она занимает господствующее положение среди донной растительности. Располагается в центральной части акватории лагуны, занятой илистыми и илисто-песчаными грунтами, с глубинами 0,5—1,3 м.

Распространение: Каспийское и Черное моря.

34. Асс. *Lamprothamnium papulosum*. Фитоценозы простые, сомкнутые, многолетние, монодоминантные, с хорошо развитым растительным покровом. Общее проективное покрытие 70—100%, высота 20—40 см.

Доминант — *Lamprothamnium papulosum* (60—100%, Soc, 20—40 см), субдоминант — *Chara vulgaris* (1—5%, Sp, 10—20 см).

В составе ассоциации обнаружено 33 вида макрофитов, из них зеленых водорослей — 8, бурых — 2, красных — 18, харовых — 3 вида и 2 вида цветковых растений. Ядро ассоциации составляют: *Chondria tenuissima*, *Laurencia obtusa*, *Polysiphonia subulifera*, *P. denudata*, *Dasya baillouviana*, *Lophosiphonia reptabunda*, *Ceramium strictum*, *Rhizoclonium implexum*, *Ulothrix implexa*, которые развиваются на поверхности зарослей лампротамниума и большей частью находятся в неприкрепленном состоянии.

Ассоциация приурочена к защищенным и мелководным заливам с илисто-песчаными грунтами и располагается на глубине от 0,4 до 1 м. Максимального развития достигает в июле, минимального — в марте. Средняя биомасса ассоциации в летний период в Джарылгачском заливе, по нашим данным, составляет 1,1—1,4 кг/м², максимальная — 3,5 кг/м². По данным И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1973а, б), лампротамниумная ассоциация широко распространена в Тендровском, Егорлыцком заливах и в кутовой части Каркинитского залива, а ее общие запасы достигают 434,2 тыс. т.

Распространение: Черное море.

Формация *Chareta*

35. Асс. *Chara aculeolata*. Фитоценозы простые, сомкнутые, многолетние, монодоминантные, с хорошо развитым растительным покровом. Общее проективное покрытие 80—100%, высота — 15—20 см. Образует почти чистые заросли на илисто-песчаных грунтах на глубине 1—2 (3) м. Доминант — *Chara aculeolata* (80—100%, Soc, 20—40 см).

В составе ассоциации обнаружено 30 видов водорослей и 2 вида цветковых растений. По количеству видов, составу характерных форм и срокам развития харовая ассоциация очень сходна с лампротамниумной. На поверхности их зарослей развиваются популяции неприкрепленной цистозиры *S. barbata* var. *repens*, биомасса которой в Джарылгачском заливе достигает 25—30% биомассы харовой и лампротамниумной ассоциаций. Данные ассоциации отличаются только по составу доминантов, местообитанию и величине биомассы. Биомасса асс. *Ch. aculeolata* более чем вдвое превышает биомассу асс. *L. rapulosum* и в период максимального развития (июль) достигает 5—10 кг/м². По данным И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1973а), запасы харовой ассоциации в Егорлыцком, Тендровском и Каркинитском заливах составляют 1 176 800 т.

Распространение: Черное море.

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОРСКИХ ТРАВ — THALASSOPOION

Фитоценозы, относящиеся к типу растительность морских трав, приурочены к мелководным и защищенным участкам берега с ровным рельефом дна и мягкими грунтами.

Группа формаций сообщества морских цветковых растений — *Thalassospermatophyta*

Ассоциации данной группы формаций занимают господствующее положение только в лиманах и заливах северо-западной части Черного моря и частично в Феодосийском заливе и в Керченской бухте на глубинах от 0,5 до 3—5 м. Они характеризуются простой монодоминантной структурой и сезонным изменением флористического состава сопутствующих видов. Сообщества цветковых растений относятся к мезо- и олигосапробной экологическим группировкам и включают четыре формации и пять ассоциаций.

Формация *Zostereta*

36. Асс. *Zostera marina*. Фитоценозы сомкнутые, моно- и олигодоминантные, олиго- и мезосапробные, многолетние, с хорошо развитым травостоем. Проективное покрытие 80—100%, высота 80—100 см, иногда и больше.

Ярусность ассоциации выражена слабо, так как длина растений ее доминанта — *Z. marina* — варьирует от 10 до 100 см и зависит от степени развития молодых побегов. Иногда на смежных участках популяций *Z. marina* и *Z. nana* ассоциация приобретает двухъярусную структуру за счет развития во втором ярусе *Z. nana* (10—15%, Сор₁, 10—20 см).

В различных участках ассоциации зарегистрировано 59 видов макрофитов, из них зеленых водорослей — 15, бурых — 10, красных — 27, харовых — 2 вида и 5 видов цветковых растений. Самый

богатый видовой состав ассоциации наблюдается в Севастопольской бухте (51 вид), значительно беднее — в Каркинитском и Джарылгачском заливах (24 вида) и особенно у юго-западного побережья Крыма (20 видов). Наиболее характерными для зостеровой ассоциации являются цветковые растения *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia majoris*, *Ruppia spiralis* и харовые водоросли *Lamprothamnium papulosum*, *Chara aculeolata*. Из водорослей других отделов 100%-ную встречаемость имеют: *Enteromorpha clathrata*, *Chaetomorpha chlorotica*, *Rhizoclonium implexum*, *Ectocarpus confervoides*, *Dilophus fasciola* f. *fasciola*, *Gracilaria dura*, *Ceramium strictum*, *Chondria tenuissima*, *Cladophora albida*.

По флористическому составу участки ассоциации в различных районах моря сильно различаются. Например, в Камышовой бухте в ассоциацию входят такие мезосапробы, как *Ulva rigida*, *Polysiphonia denudata*, *Enteromorpha linza* и даже *Urospora penicilliformis*. На участках ассоциации в Каркинитском и Джарылгачском заливах и особенно у юго-западного побережья Крыма эти виды отсутствуют. Сопутствующими видами здесь являются типичные олигосапробы: *Chondria tenuissima*, *Laurencia obtusa*, *Polysiphonia subulifera*, *Dasya baillouviana* и др.

Коэффициент общности видов между этими тремя участками довольно низок и составляет: между Севастопольской бухтой и юго-западным побережьем Крыма — 29, между Севастопольской бухтой и Джарылгачским заливом — тоже 29, а между юго-западным побережьем Крыма и Джарылгачским заливом, как и следовало ожидать, он несколько выше — 34, поскольку данные участки ассоциации расположены в олигосапробных условиях. Средний коэффициент общности видов для всех исследованных нами участков ассоциации равен 22.

В связи с расположением ассоциации в самой мелководной части моря ее видовой состав также подвержен значительным сезонным изменениям. Наибольшее число видов в ассоциации отмечено летом (43), наименьшее — зимой (21).

Характерной особенностью данной ассоциации, так же как и харовых, является развитие на ней популяций неприкрепленной цистозиры — *S. barbata* var. *gerens*, которые широко распространены не только в Каркинитском заливе, но и в Севастопольской бухте.

Максимальное развитие макрофитов ассоциации наблюдается в июле — августе: в это время биомасса ассоциации достигает в Камышовой бухте 5,4, в бухте Казачьей — 3,7, а в Каркинитском заливе — 2,7 кг/м². В феврале и марте вследствие резкого понижения роста макрофитов и массового отмирания старых листьев у зостеры биомасса уменьшается до 0,2—0,4 кг/м².

По сведениям Н. М. Куликовой (1974), годовая продукция *Z. marina* — основного компонента ассоциации — в различных участках Севастопольской бухты колеблется от 461 до 2504 г/м², а удельная продукция — от 2,5 до 4,4.

Ассоциация *Z. marina* приурочена к илисто-песчаному грунту и защищенным от волнения участкам бухт и заливов. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 0,5 м, нижняя — на глубине 14—15 м, центр приходится на глубину 1—3 (5) м.

Участки ассоциации отмечены в Геленджикской, Новороссийской Анапской, Керченской, Севастопольской, Черноморской и Ярылгачской бухтах, в Феодосийском, Каркинитском, Джарылгачском, Тендровском и Егорлыцком заливах (Калугина, 1964; Калугина-Гутник, 1973б, в, 1974б; Калугина, Куликова, Лачко, 1967; К. Петров, 1961а, б; Куликова, 1970, 1974; Погребняк, Островчук, 1973а; Морозова-Водяницкая, 1973).

Согласно данным И. И. Погребняка и П. П. Островчука, общие запасы ассоциации в Егорлыцком, Тендровском и Каркинитском заливах достигают 600 тыс. т.

Распространение: Каспийское, Азовское, Черное, Средиземное, Красное, Балтийское, Белое и Северное моря.

37. Асс. *Zostera nana*. Фитоценозы простые, монодоминантные, полусомкнутые, многолетние, олигосапробные. Степень развития травостоя средняя. Проективное покрытие 20—60%, высота 10—20 см.

Доминант—*Z. nana* (= *Z. minor*). В основном ассоциация одноярусная, и только в отдельных случаях в состав ее входит *Z. marina* (в бухтах) или *Ectocarpus confervoides* (у открытых берегов). В обоих случаях ассоциация принимает двухъярусную структуру, так как *Z. marina* (5—15%, Сор, 60—80 см) образует первый ярус, а *E. confervoides* (20—70%, Сос, 1—2 см) — второй, покрывая сплошь дно тинообразной массой бурого цвета.

В ассоциации обнаружено 40 видов макрофитов, из них зеленых водорослей — 8, бурых — 4, красных — 25, харовых — 1 вид и цветковых растений 2 вида. Наиболее разнообразен видовой состав летом (32 вида) и менее богат зимой (18 видов).

Максимального развития ассоциация достигает летом. Биомасса ее в различных участках колеблется от 0,2 (у открытых берегов) до 1,8 кг/м² (в бухтах). Биомасса доминирующего вида составляет 85—88% общей биомассы ассоциации. По данным Н. М. Куликовой (1974), годовая продукция *Z. nana* в районе Севастопольской бухты равна 1068—1075 г/м², а удельная продукция — 4,5.

Ассоциация приурочена к песчаным и песчано-илистым грунтам и полуоткрытым участкам берега. Она плохо переносит опреснение, поэтому не заходит в кутовые участки бухт, где имеется подток пресных вод. Верхняя граница ассоциации проходит на глубине 0,2 м, нижняя — на глубине 8—10 м. Центр приходится на глубину 0,5—1 м.

Ассоциация широко распространена в Черном море, но ее участки значительно меньше, чем у асс. *Z. marina*. Фрагменты ассоциации отмечены для юго-восточного побережья (Калугина-Гутник, 1970б), Геленджикской, Новороссийской, Анапской, Севастопольской и Ярылгачской бухт, в Каламитском, Феодосийском, Каркинитском,

Джарылгачском, Тендровском и Егорлыцком заливах (Калугина, 1964; Калугина-Гутник, 1973б, в, 1974б; Куликова, 1974; Погребняк, Островчук, 1973а; Морозова-Водяницкая, 1973). Запасы ассоциации в Егорлыцком, Тендровском и Каркинитском заливах составляют 380,5 тыс. т.

Распространение: Каспийское, Азовское, Черное, Средиземное, Красное, Балтийское, Белое, Северное моря.

Формация *Potamogetoneta*

38. Асс. *Potamogeton pectinatus*. Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, многолетние, олигосапробные, с высоко развитым травостоем. Проективное покрытие 60—100%, высота 80—130 см.

Доминант — *Potamogeton pectinatus*. Ярусная структура не выражена, так как травостой очень густой и образован из хорошо развитых и разветвленных побегов рдеста. В различных участках ассоциации обнаружено 28 видов макрофитов, из них зеленых водорослей — 8, бурых — 3, красных — 11, харовых — 2 вида и цветковых растений 4 вида. Типичными компонентами ассоциации являются: *Zannichellia majoris*, *Zostera marina*, *Chara aculeolata*, *Lamprothamnium papulosum*, *Cladophora albida*, *Gracilaria dura*, *Chondria tenuissima*. Наибольшее число видов отмечено зимой, наименьшее — летом.

Биомасса ассоциации зависит от времени года. По нашим данным, в Суджукской лагуне она колеблется от 6,5 кг/м² в конце лета до 0,4 кг/м² зимой. Если в сентябре рдест образует трудно проходимые для шлюпки заросли, то в марте вся толща воды почти до дна освобождается от них. Выросшие за год растения рдеста зимой лежат на дне и отмирают, а в марте появляются молодые побеги. В Севастопольской бухте биомасса рдестовой ассоциации летом составляет 1,5 кг/м² (Куликова, 1974), а в Каркинитском заливе — 1,2—1,7 кг/м² (Погребняк, Островчук, 1973а). По сведениям Н. М. Куликовой, годовая продукция рдеста в районе Севастопольской бухты составляет 1132 г/м², а удельная — 1,6.

Ассоциация приурочена к сильно заиленным местам и занимает глубины 0,5—1,5 м. Встречается в Суджукской лагуне, в Камышовой бухте (у Севастополя), в Каркинитском и Егорлыцком заливах. По данным И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1973а), запасы ассоциации в Каркинитском и Егорлыцком заливах составляют 150 тыс. т.

Распространение: Каспийское, Азовское и Черное моря.

Формация *Ruppiaeta*

39. Асс. *Ruppia spiralis*. Фитоценозы одно-двухъярусные, полусомкнутые, олигодоминантные, многолетние, олигосапробные, со средним развитием травостоя. Проективное покрытие 60—80%, высота 20—80 см.

Верхний ярус развит слабо, состоит из *Potamogeton pectinatus*. (1—5%, Sp, 60—80 см) и *Z. marina* (1—3%, Sp, 40—70 см) и представлен только на отдельных участках ассоциации. Второй ярус господствует в травостое и образован из *Ruppia spiralis* (50—70%, Soc, 10—20 см). Всего в ассоциации обнаружено 19 видов макрофитов. Помимо водных растений типичными для нее являются *Lophosiphonia obscura*, *L. reptabunda*, *Chondria tenuissima*, *Ch. dasyphylla*.

Ассоциация вегетирует круглый год с максимумом развития в конце лета. По нашим данным, в Суджукской лагуне биомасса ассоциации достигает 1,2 кг/м², причем на долю *R. spiralis* приходится 50—60% (0,4—0,7 кг/м²), а остальную часть составляет биомасса сопутствующих видов (0,1—0,5 кг/м²). В феврал-марте большая часть растений отмирает и биомасса ассоциации снижается до 100—120 г/м². Молодые побеги *R. spiralis* появляются в марте. По данным Н. М. Куликовой (1974), в Севастопольской бухте средняя биомасса руппии составляет 248, максимальная — 502 г/м². Годовая продукция ее равна 1077 г/м², а удельная — 4,3.

Ассоциация приурочена к песчано-ракушечному грунту с примесью гравия и к глубинам 0,1—1 м. Данное сообщество, по сравнению с остальными ассоциациями типа морских водных растений, в Черном море встречается значительно реже и известно для Суджукской лагуны, Стрелецкой бухточки (у Севастополя), Каркинитского залива, Георгиевского и Сухого лиманов (Погребняк, 1969). По данным П. П. Островчука (1973), в Каркинитском заливе запасы ассоциации составляют 20 тыс. т.

Распространение: Каспийское, Азовское и Черное моря.

Формация *Zannichellieta*

40. Acc. *Zannichellia majoris* — *Zostera pana*. Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, олигодоминантные, многолетние, олигосапробные. Развитие травостоя среднее. Проективное покрытие 60—100%, высота 40—50 см.

Эдификатор первого яруса — *Z. majoris* (30—60%, Soc, 20—60 см). Во втором ярусе доминирует *Z. pana* (20—40%, Soc₂, 10—20 см). К сопутствующим видам относятся *Ruppia spiralis*, *Z. marina*, *Cladophora albida*, *Gracilaria dura* и ряд других видов, которые в травостое представлены очень слабо.

Наибольшего развития ассоциация достигает в конце лета, наименьшего — в конце зимы. Биомасса ассоциации в различных участках моря колеблется в пределах 0,5—1,0 кг/м², причем на долю *Z. majoris* приходится 60—65, а на долю *Z. pana* — 25—30% биомассы ассоциации.

Ассоциация приурочена к илисто-песчаным участкам бухт и заливов, защищенных от волнения, и к глубинам 0,2—1 м. Распространена в Севастопольской бухте и в Каркинитском заливе

(Калугина, Куликова, Лачко, 1967; Куликова, 1974; Островчук, 1973). По данным П. П. Островчука, запасы ассоциации в Каркинитском заливе составляют 10 тыс. *т*.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ СТРУКТУРЫ ДОННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Изучая флористический состав водорослей в Черном море, Н. Н. Воронихин (1908а) впервые обратил внимание на закономерности распределения макрофитов в этом бассейне. На примере водорослей Севастопольской бухты им были выделены сообщества, которые он назвал формациями. С. А. Зернов впервые установил в общих чертах типичные для Черного моря группировки животных и растений и ввел в русскую гидробиологию понятие биоценоза. Из девяти биоценозов, описанных С. А. Зерновым по характеру биотопов, два относятся к зарослевым: биоценоз зостеры и биоценоз скал; последний был позже Е. Б. Маккавеевой (1962, 1964), Н. Ю. Миловидовой (1966) и Р. И. Смоляр (1973) выделен в биоценоз цистозиры. Закономерности распределения донных фитоценозов Черного моря более подробно рассмотрены Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936а, 1959). Особенности в распределении эпифитов цистозиры как структурной части черноморских фитоценозов впервые были отмечены Н. В. Морозовой-Водяницкой (1940) и позже уточнены в работе В. Б. Возжинской (1957). Некоторые черты в характере распределения и структуры фитоценозов для северо-восточной части моря отражены в работах К. М. Петрова (1960а, 1961а, б, 1967а, 1970). Более подробная информация о распределении фитоценозов в пространстве и во времени дана для Одесского побережья (Еременко, 1965, 1967, 1968). Особенности качественного состава и количественного распределения донной растительности в вертикальном и горизонтальном направлениях, ее сезонной и годовой динамики отражены в ряде региональных работ А. А. Калугиной (1964, 1968в), А. А. Калугиной и О. А. Лачко (1966), А. А. Калугиной, Н. М. Куликовой и О. А. Лачко (1967), А. А. Калугиной и Н. М. Куликовой (1974), А. А. Калугиной-Гутник (1970б, 1973б, в, 1974б), охвативших советское побережье Черного моря от Батуми до Тендровской косы, включая Филлофорное поле Зернова. Некоторые черты донной растительности Тендровского, Егорлыцкого заливов и мелководной части Каркинитского залива затронуты в работах И. И. Погребняка (1966, 1969), И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1973а, б).

Анализ изложенных выше литературных данных показывает, что особенности распределения донной растительности в Черном море уже давно интересовали ученых, и с каждым новым исследованием эти сведения все больше расширялись и подтверждались фактическими наблюдениями. Растительные сообщества развиваются в строго определенной закономерности и подвержены значительным изменениям под влиянием не только гидрологических, гидродинамических, физико-химических и других условий, связанных с

особенностями того или иного района, но и самих макрофитов. В процессе химического и энергетического обмена между растениями и внешней средой растительный покров преобразует внешнюю среду, следствием чего являются изменения структуры фитоценозов, сукцессии и даже деградация отдельных растительных сообществ.

Донная растительность у советских берегов Черного моря представлена 40 основными ассоциациями, из них многолетних — 26, однолетних — 8, сезонных зимних — 4 и сезонных летних — 2. Большинство ассоциаций обладает сомкнутым и хорошо развитым растительным покровом, с проективным покрытием 60—100%, и только 6 ассоциаций (*Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*, *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa*, *Gracilaria verrucosa* + *Nereia filiformis*, *Antithamnion cruciatum* + *Ectocarpus siliiculosus*, *Phyllophora nervosa* subf. *nana*, *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata*) имеют открытые заросли с проективным покрытием 0,5—30%, так как развиваются в крайне неблагоприятных условиях, связанных с отсутствием достаточного количества твердого субстрата или освещенности.

Характерным для фитоценозов прибрежной зоны Черного моря является их олиго- и полидоминантный состав, наличие эпифитных синузий, мозаичное расположение и низкая высота растительного покрова, в отличие от фитоценозов наших северных морей (Калугина, 1957, 1958; Блинова, 1969; Перестенко, 1965; Возжинская, 1971; Возжинская и др., 1971), где для прибрежной зоны характерны поясное расположение фитоценозов, слабое развитие эпифитных синузий и большая высота растительного покрова, достигающая 3—5 м и более. По структуре и распределению фитоценозов Черное море ближе всего к Каспийскому (Щапова, 1938; Киреева, Щапова, 1957а, б; Забержинская, 1968а, б; К. Петров, 1967б) и Средиземному (Feldmann, 1938; Ercegovič, 1957а, 1960; Molinier, 1960; Pérés, 1961; Munda, 1972) морям, для которых также характерны мозаичное расположение фитоценозов и их олиго- и полидоминантный состав. По составу фитоценозов донная растительность Черного моря носит смешанный характер. Ей присущи черты, характерные для фитобентоса Каспийского и Азовского морей, с одной стороны, и Средиземного моря, с другой. Черное море имеет 11 ассоциаций, общих с Каспийским морем, 16 — с Азовским и 19 — со Средиземным морем. Общие с Каспийским морем ассоциации относятся к формациям *Enteromorpheta*, *Cladophoreta*, *Lophosiphonieta*, *Chareta*, *Zostereta*, *Potamogetoneta*, *Ruppjeta*, *Zannichellieta*, с Азовским — к формациям *Ulveta*, *Enteromorpheta*, *Cladophoreta*, *Urosoreta*, *Bangieta*, *Zostereta*, *Ruppjeta*, *Potamogetoneta* и со Средиземным — к формациям *Cystoseireta*, *Dilopheta*, *Phyllophoreta*, *Scytosiphoneta*, *Porphyreta*, *Bangieta*, *Enteromorpheta*, *Ulveta*, *Zostereta*. Следовательно, ассоциации, общие для Черного, Каспийского и Азовского морей, относятся к сообществам зеленых водорослей и морских цветковых растений, а общие для Черного и Средиземного морей —

в основном к сообществам бурых и красных и гораздо в меньшей степени зеленых водорослей и морских цветковых растений.

Общие с Красным морем и северными морями четыре ассоциации относятся к группе формаций красных водорослей и морских цветковых растений. В Красном море распространены тепловодные ассоциации (*Phyllophora nervosa* subf. *latifolia* и *Gracilaria verrucosa*), а в северных морях — холодноводные (*Phyllophora brodiaei* и *Ph. brodiaei* + *Ph. pseudoceranoides*). Сообщества морских трав (асс. *Zostera marina* и *Z. nana*) являются космополитными. К ассоциациям, произрастающим только в Черном море, относятся: *Ulva rigida* — *Apoglossum ruscifolium* — *Callithamnion granulatum*, *Ph. nervosa* subf. *nana*, *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata*, *Ph. nervosa* subf. *sphaerica*, *Grateloupia dichotoma* + *Ceramium rubrum*, *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa*, *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*, *Antithamnion cruciatum* + *Ectocarpus siliculosus*, *Lamprothamnium papulosum*, *Chara aculeolata* — всего 10 ассоциаций.

Наиболее богаты по видовому составу в Черном море ассоциации *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea* (76,4%), *Cystoseira barbata* f. *hoppii* — *Ulva rigida* (60,0%), (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica* (45,2%), *Ulva rigida* — *Ceramium rubrum* (38,8%), *Cystoseira barbata* f. *hoppii* + *C. crinita* f. *bosphorica* — *Dilophus fasciola* f. *fasciola* (33,3%) и *Dilophus fasciola* f. *repens* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum* (30,0%). В остальных ассоциациях число видов фитобентоса колеблется в пределах 29,4—0,5% общего количества видов, обнаруженных нами у советских берегов Черного моря.

Число видов, входящих в состав одноименных ассоциаций, сильно изменяется в зависимости от района их расположения, при этом ядро остается постоянным. Коэффициент общности видов в асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea* в различных районах побережья Крыма колеблется от 58 до 62, между северо-восточным и юго-восточным берегами Кавказа равен 58 и между берегами Крыма и Кавказа — 38. Несколько выше коэффициент общности видов между районами Крыма и Кавказа в ассоциациях формаций *Phyllophoreta* (55) и *Ulveta* (78). Меньше всего общих видов в различных районах моря отмечено в ассоциациях формаций *Zostereta* (28—34) и *Polysiphonieta* (12—50). Следовательно, чем дальше удалены друг от друга участки одноименных ассоциаций, тем меньше становится общих для них видов за счет проникновения случайных видов из смежных ассоциаций, характерных для того или другого района.

Коэффициент общности видов (в порядке убывания) составляет: между ассоциациями *Zostera marina* и *Potamogeton pectinatus* 96, *Z. marina* и *Ruppia spiralis* 94, *Z. marina* и *Lamprothamnium papulosum* 88, *Z. marina* и *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa* 75, *Ch. tenuissima* + *L. obtusa* и *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus* 82, между ассоциациями формаций *Phyllophoreta* 46—

90, *Cystoseireta* 30—47 и *Ulveta* 10—86. В остальных случаях коэффициент общности видов колеблется от 23 до 0,1. Следовательно, наибольшая общность видов наблюдается между ассоциациями со сходными экологическими условиями, причем независимо от того, к какому типу растительности они принадлежат. Такая особенность характерна для ассоциаций, обитающих на обширных мелководных участках заливов северо-западной части Черного моря. Менее сходен видовой состав смежных ассоциаций, расположенных у открытых берегов моря и в загрязненных бухтах, где экологические условия изменяются постепенно, по мере увеличения глубины или уменьшения загрязненности прибрежной зоны. И наконец, меньше всего общих видов наблюдается в ассоциациях, разобобщенных территориально и резко отличающихся по условиям обитания, например, в таких ассоциациях, как *Antithamnion cruciatum* + *Ectocarpus siliculosus* и *Nemalion helminthoides* + *Laurencia papillosa*, *Lophosiphonia obscura* и *Phyllophora brodiaei* и многих других, у которых коэффициент общности видов близок к нулю. Низкий средний коэффициент общности видов между ассоциациями, равный 19, свидетельствует о своеобразии и видовой обособленности растительных сообществ Черного моря.

Темпы продукции ассоциаций связаны с циклами развития растений, входящих в состав фитоценозов. Наиболее высокой биомассой обладают многолетние ассоциации, принадлежащие к формациям *Cystoseireta* (2—9 кг/м²), *Phyllophoreta* (0,5—10,8 кг/м²) и *Zostereta* (0,3—4,5 кг/м²). Наибольшая продукция создается в весенний и осенний периоды; летом наблюдается понижение первичной продукции, а зимой жизненные процессы водорослей и трав почти прекращаются. Средняя годовая продукция ассоциаций колеблется у формации *Cystoseireta* от 2 до 17 кг/м², у формации *Phyllophoreta* от 0,1 до 0,8 кг/м² и у формации *Zostereta* от 0,1 до 3,8 кг/м². Средняя удельная продукция формаций соответственно равна 2,0, 0,3 и 1,1.

Средняя годовая биомасса однолетних (доминанты: *Ulva*, *Enteromorpha*, *Ceramium*, *Chondria*, *Dilophus* и др.) и сезонных (доминанты: *Bangia*, *Scytosiphon*, *Urospora*, *Nemalion* и др.) ассоциаций значительно ниже, чем многолетних, и колеблется от 0,03 до 0,8—1,2 кг/м². У зимних ассоциаций органическая продукция создается с ноября по апрель, у летних — с мая по сентябрь и у однолетних — с середины февраля по ноябрь. После окончания периода вегетации происходит полная «отдача» накопленного органического вещества в бассейн. Средняя годовая продукция варьирует от 0,07 до 8,4 кг/м². Удельная продукция у сезонных и однолетних ассоциаций значительно выше, чем у многолетних, и равна 3,3—11,6.

Подсчет биомассы, запасов и продукции макрофитов, слагающих ассоциации, показал, что наиболее высокой продукционной способностью обладают такие доминирующие в фитоценозах виды, как ульва, цистозира, зостера, филлофора. Средняя годовая удельная продукция этих растений равна соответственно 8, 3, 2 и 0,3.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

В Черном море вертикальное распределение описанных нами ассоциаций выглядит следующим образом:

Супралиторальная зона: высота 0,1 — 1,5 м

Bangia fuscopurpurea
Urospora penicilliiformis
Feldmannia irregularis

Псевдолиторальная зона: высота 0 — 0,1 м, глубина 0 — 0,1 м

Scytosiphon lomentaria
Porphyra leucosticta + *Bryopsis plumosa*
Nemalion helminthoides — *Laurencia papillosa*
Grateloupia dichotoma + *Ceramium rubrum*

Сублиторальная зона

Горизонт фотофильной растительности

I этаж: глубина 0,1 — 5 м

Grateloupia dichotoma + *Ceramium rubrum*
Enteromorpha intestinalis
Enteromorpha intestinalis + *Ceramium rubrum* + *Callithamnion corymbosum*
Enteromorpha linza — *Polysiphonia opaca*
Ulva rigida — *Ceramium rubrum*
Ulva rigida — *Cladophora albida*
Ulva rigida — *Apoglossum ruscifolium* + *Callithamnion granulatatum*
Cladophora vagabunda + *Enteromorpha intestinalis* + *Callithamnion corymbosum*
Cystoseira crinita + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*
Cystoseira barbata f. *hoppii* + *C. crinita* f. *bosphorica* — *Dilophus fasciola* f. *fasciola*
Cystoseira barbata f. *hoppii* — *Ulva rigida*
Dilophus fasciola f. *repens* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum* + *Enteromorpha compressa*
Phyllophora nervosa subf. *sphaerica*
Lophosiphonia obscura
Chara aculeolata
Lamprothamnium papulosum + *Chara vulgaris*
Lamprothamnium papulosum
Zostera marina
Zostera nana
Potamogeton pectinatus
Ruppia spiralis
Zannichellia majoris — *Zostera nana*

II этаж: глубина 5 — 15 м

Cystoseira crinita + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*
(*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica*
Phyllophora nervosa subf. *breviarticulata*
Chondria tenuissima + *Laurencia obtusa*
Gracilaria verrucosa — *Nereia filiformis*
Zostera marina

III этаж: глубина 15 (18) — 25 (30) м

Phyllophora nervosa f. *longiarticulata*
Phyllophora nervosa subf. *breviarticulata*
Phyllophora nervosa subf. *latifolia*
Chondria tenuissima — *Laurencia obtusa*
Polysiphonia elongata + *Zanardinia prototypus*

Горизонт сциафильной растительности

I этаж: глубина 25 (30) — 60 м

Phyllophora nervosa subf. *intermedia*

Phyllophora nervosa subf. *nana*

Polysiphonia elongata + *Zanardinia prototypus*

Phyllophora brodiaei

Phyllophora pseudoceranoides + *Ph. brodiaei*

II этаж: глубина 60 — 90 м

Antithamnion cruciatum + *Ectocarpus siliculosus*

Из этой схемы видно, что меньше всего ассоциаций отмечено в супралиторальной (3) и псевдолиторальной (4) зонах. Резкие колебания температурного и водного режимов обуславливают развитие здесь простых сезонных растительных сообществ, причем в супрали-торали — монодоминантных, а в псевдолиторали — олигодоми-нантных.

Наибольшее число ассоциаций (22) наблюдается в I этаже гори-зонта фотофильной растительности. По срокам развития они относят-ся к сезонным, однолетним и многолетним. Для растительности дан-ного участка сублиторали свойственны сложная полидоминантная структура, мозаичное расположение группировок и наличие большого числа эпифитных синузий. Во II этаже горизонта фотофильной рас-тительности число ассоциаций резко сокращается (до 7). Они относят-ся к многолетним сообществам со сложной олигодоминантной структу-рой и слабым развитием эпифитных синузий. Для III этажа горизонта фотофильной растительности и I этажа горизонта сциафильной расти-тельности характерны развитие многолетних простых монодоминант-ных ассоциаций и отсутствие эпифитных синузий. Во II этаже гори-зонта сциафильной растительности располагается однолетняя, очень слабо развитая, экологическая группировка нитчатых водорослей. Нижняя граница фитали в Черном море проходит на глубине 80—90 м.

Наибольшее число видов фитобентоса приходится на ассоциации, расположенные в I и II этажах горизонта фотофильной раститель-ности, где произрастает 92% видов, известных для советских бере-гов Черного моря. Для данных ассоциаций также характерна ярко выраженная сезонная динамика видового состава, что связано с ди-намичностью условий прибрежной зоны и биологией видов, входя-щих в состав фитоценозов. Глубже, в связи со слабо выраженными сезонными колебаниями гидрологического режима, видовой состав растительных сообществ в течение года почти не изменяется.

Отличительной чертой донной растительности Черного моря яв-ляется наличие большого числа филлофоровых ассоциаций с пласто-образующей структурой растительного покрова, однообразным и постоянным видовым составом и высокой продуктивностью.

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

Распределение донной растительности в горизонтальном направлении обусловлено характером субстрата, степенью прибой-ности, загрязненности и солености прибрежной зоны и рядом других

факторов. На скалах и камнях расположено 22 ассоциации, на ракушечнике — 10 и на мягких грунтах — 8. Фитоценозы типа растительность морских водорослей развиваются на твердых грунтах, а фитоценозы типа растительность морских трав — на мягких грунтах.

По характеру горизонтального распределения фитоценозы Черного моря разделяются на две группы — региональные и локальные. Данную терминологию мы заимствовали у М. И. Киселевой и О. Я. Славиной (1972), применившими ее при анализе биоценозов Черного моря. Региональная группа, включающая 11 ассоциаций, располагается вдоль берегов концентрическими поясами, которые прерываются и замещаются другими ассоциациями на мелководных участках, вблизи источников опреснения и загрязнения. Распространение ассоциаций данной группы соответствует распределению биоценозов «скал», «венусного песка», «мидиевого ила» и «фазеолинового ила», выделенных С. А. Зерновым (1913). К ним относятся следующие ассоциации (указаны в порядке увеличения глубины): *Bangia fuscopurpurea*, *Feldmannia irregularis*, *Nemalion helminthoides*—*Laurencia papillosa*, *Scytosiphon lomentaria*, *Dilophus fasciola* f. *repens* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum*, *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*, (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica*, *Phyllophora nervosa* f. *longiarticulata*, *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa*, *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*, *Antithamnion cruciatum* + *Ectocarpus siliculosus*. Остальные 29 ассоциаций относятся к локальной группе и располагаются в мелководных участках бухт, заливов и лиманов. Некоторые из них, принадлежащие к сообществам зеленых водорослей, в виде фрагментов встречаются и у открытых берегов, вблизи густонаселенных пунктов.

Характерной чертой ассоциаций региональной группы является то, что их доминирующие виды никогда не входят в состав фитоценозов локальной группы, в то время как доминирующие виды последней могут входить в ассоциации первой группы. Фитоценозы региональной группы относятся к олигосапробной, а большинство фитоценозов локальной группы — к мезо- и полисапробной группировкам. Исключение составляют ассоциации харовых водорослей и морских трав, которые, по-видимому, можно отнести к эврисапробной экологической группе, так как в их распространении ведущую роль играет защищенность прибрежной зоны и наличие мягких грунтов.

На с. 108—110 приведены схемы вертикального и горизонтального распределения донной растительности, где каждая ассоциация есть качественная ступенька эколого-фитоценологических рядов. Последние явились основой для составления карты растительности советских берегов Черного моря (см. рис. 16). Согласно В. Б. Сочаве (1960), данную карту можно отнести к разряду универсальных, так как она построена на основе естественной классификации донной растительности исследуемого района. Следует отметить, что между

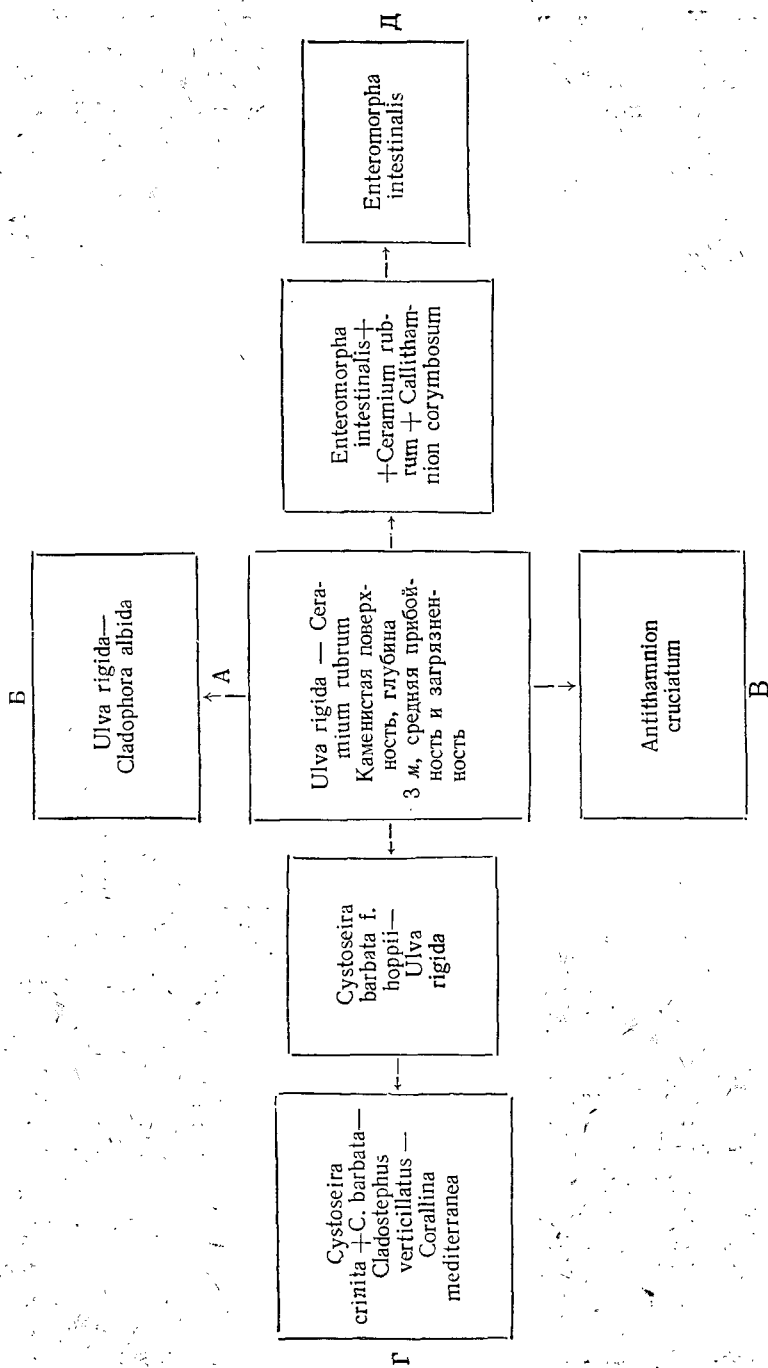


Схема эколого-фитоценологических рядов вертикального и горизонтального распределения ассоциаций в бухтах Черного моря. Ряд А—Б: уменьшение глубины, усиление прибойности; ряд А—В: увеличение глубины, уменьшение прибойности; ряд А—Г: увеличение прибойности, уменьшение загрязненности; ряд А—Д: уменьшение прибойности, увеличение загрязненности.

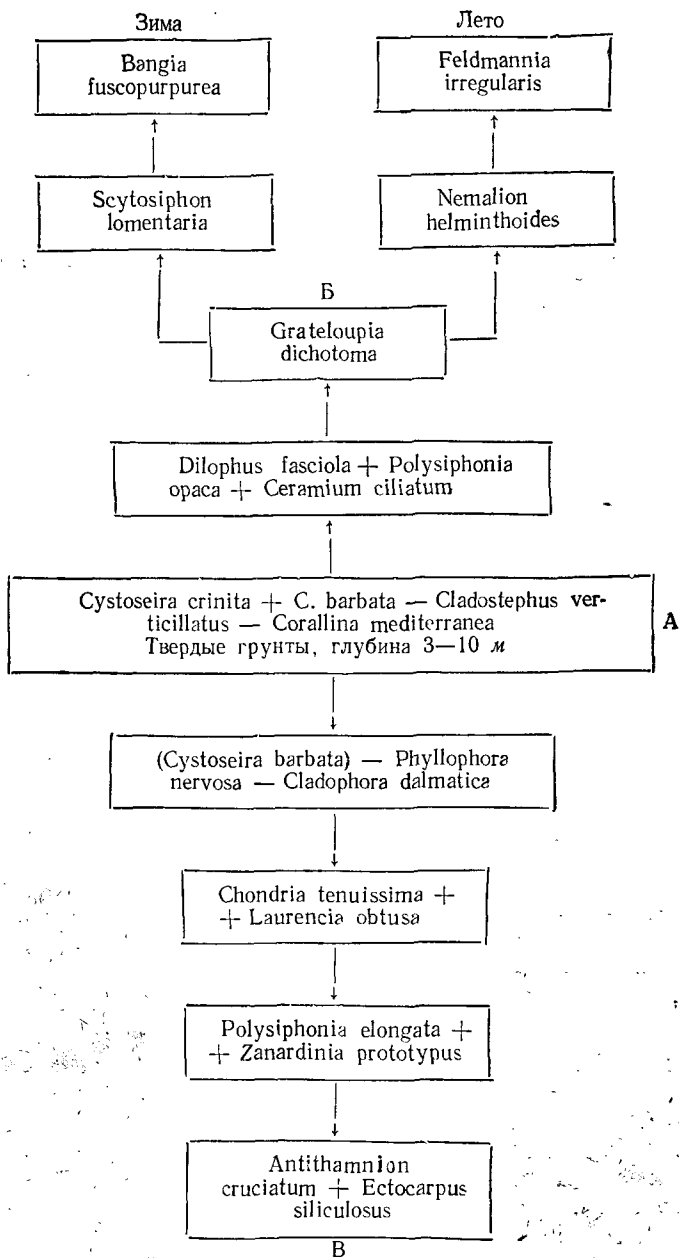


Схема эколого-фитоценологических рядов вертикального распределения ассоциаций у открытых берегов Черного моря.

Ряд А — Б: уменьшение глубины, увеличение прибойности; ряд А — В: увеличение глубины, уменьшение прибойности.

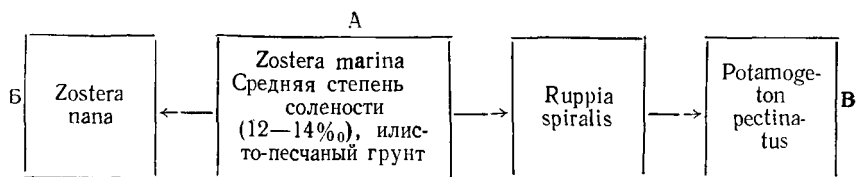


Схема эколого-фитоценологических рядов горизонтального распределения ассоциаций морских трав в Черном море.

Ряд А — В: увеличение солености, уменьшение заиления грунтов; ряд А — В: уменьшение солености, увеличение заиления грунтов.

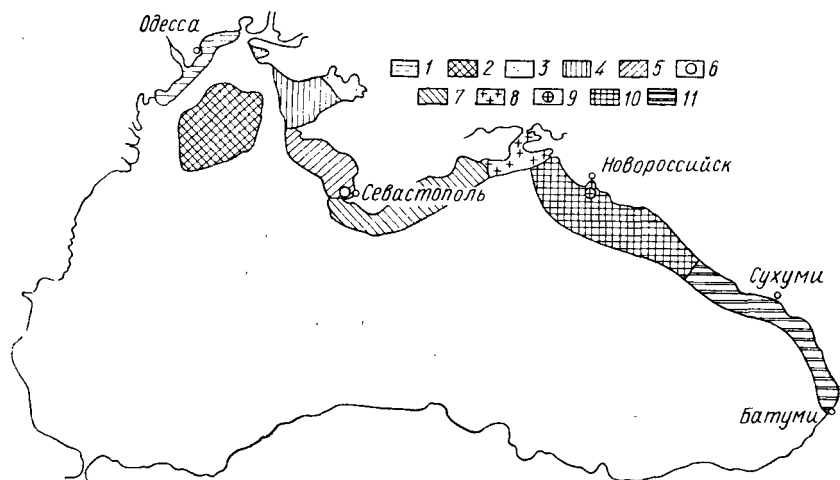


Рис. 17. Гидрботаническое районирование советских берегов Черного моря.

1 — Одесский берег, 2 — Филлофорное поле Зернова, 3 — Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопский район, 4 — Каркинитский залив, 5 — Тарханкутско-Севастопольский район, 6 — Севастопольская бухта, 7 — Южный берег Крыма, 8 — Прикерченский район, 9 — Новороссийская бухта, 10 — Северо-восточный берег, 11 — Юго-восточный берег.

участками морских ассоциаций довольно трудно провести четкую границу, поскольку всегда обнаруживается переходная зона, ширина которой зависит от характера смены грунтов, крутизны дна, степени загрязненности и опресненности и ряда других факторов. Поэтому выделенные на карте границы содержат в себе элементы условности. На основе универсальной карты донной растительности составлена специальная, или промысловая, карта, отражающая запасы отдельных видов донной растительности советских берегов Черного моря.

Участки берегов с закономерно повторяющимися эколого-фитоценологическими рядами определенных фитоценозов объединены в гидрботанические районы (рис. 17), которые соответствуют флористическим районам (см. гл. I). Каждый район отличается своеобразием гидрологического и гидрохимического режимов и грунтов,

особенностями состава, структуры и распределения фитоценозов, продуктивностью макрофитов и их промысловой значимостью. Вдоль советских берегов Черного моря нами выделено 11 гидробиотанических районов.

1. Район Одесского залива характеризуется резкими колебаниями гидрологического режима. Температура воды в течение года изменяется в пределах 0—26°, а соленость — в пределах 10—18,5‰. Относительно суровый климат Одесского залива сильно сказывается на сроках развития многих видов водорослей, особенно сезонных. По сравнению с крымским и кавказским берегами, у Одесского побережья сроки развития летних форм сокращены, а зимних расширены. Некоторые холодолюбивые виды здесь встречаются круглый год (Еременко, 1965, 1967, 1968). Климатические особенности района также сказываются на биомассе и размерном составе популяций некоторых зимних форм. Так, например, у Одесского берега длина слоевища *Porphyra leucosticta* достигает 20—30 см, а биомасса — 2,9 кг/м², тогда как в районе Севастопольской и Новороссийской бухт эти показатели снижаются соответственно до 5—8 см и 200—300 г/м². То же самое можно сказать о видах *Bryopsis*, *Scytosiphon*, *Ectocarpus*, *Urospora* и др. Сезонные летние формы развиты очень слабо, а некоторые виды, характерные для Черного моря (*Dilophus fasciola*, *Ceramium ciliatum*, *Dasya baillouvia*, *Padina pavonia*), здесь отсутствуют.

Таким образом, гидрологический режим и климатические условия Одесского побережья более благоприятны для развития холодноводных форм. Однако из-за ограниченности твердых грунтов и механического действия льдов на прибрежные фитоценозы донная растительность в этом районе в целом развита слабо. Она располагается на отдельных выходах коренных пород на глубине от 0 до 5 м.

Среди фитоценозов Одесского района преобладают ассоциации водорослевого типа из сообществ зеленых и красных и реже бурых водорослей, принадлежащие к локальной группе и к мезо- и полисапробной экологическим группировкам. Из цистозировых ассоциаций здесь развивается только одна: *Cystoseira barbata* f. *hoppii* — *Ulva rigida*.

2. Район Филлофорного поля Зернова занимает площадь около 11 тыс. км². По гидрологическим и гидробиологическим особенностям не похожий ни на какой другой гидробиотанический район моря, он характеризуется пологим и ровным рельефом дна, большими глубинами (от 18 до 60 м), песчаным, илисто-песчаным и песчано-илистым ракушечником, сильными придонными течениями и своеобразным физико-химическим составом водных масс. Здесь сосредоточено уникальное для Мирового океана скопление фитоценозов неприкрепленной филлофоры, которые по своей структуре отличаются от остальных фитоценозов Черного моря. В данном районе располагается пять локальных ассоциаций, принадлежащих к формации *Phyllophoreta*. Фитоценозы района Филлофорного поля характеризуются бедным флористическим составом, с одной стороны, и высокой

продуктивностью, с другой. Общие запасы донной растительности составляют 5,5 млн. *t* (Калугина, Лачко, 1966, 1968).

3. *Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопский район* отличается мелководностью, илисто-песчаными и ракушечниковыми грунтами, резкими температурными колебаниями, постоянством солевого состава и образованием зимой ледяного покрова. Для донной растительности характерно развитие 10 ассоциаций, принадлежащих к олигосапробной и локальной группам. Среди растительного покрова преобладают сообщества мягких грунтов, куда относятся 5 цветковых и 2 харовых ассоциации. Остальные 3 растительных сообщества принадлежат к группе формаций сообщества красных водорослей, располагающихся на ракушечнике. К ним относятся *Phyllophora nervosa* subf. *sphaerica*, *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus* и *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa*.

В Егорлыцком заливе по занимаемой площади, биомассе и запасам харовых ассоциации составляют 45, а зостеровые — 25% всей донной растительности залива. Характерным для растительности данного залива является и то, что в нем огромные скопления образует хондриево-лауренциевая ассоциация, запасы которой достигают 30 тыс. *t* (Погребняк, Пашковская, 1966). Филлофоровая ассоциация здесь развита слабо и располагается при входе в залив (Щапова, 1954). Запасы донной растительности в Егорлыцком заливе составляют 433 тыс. *t* (Погребняк, Островчук, 1973а).

В Тендровском заливе массовое развитие получили асс. *Chaga aculeolata* (44%) и *Lamprothamnium papulosum* (25%). Ассоциации цветковых растений (*Z. marina*) и красных водорослей (*Ph. nervosa* subf. *sphaerica*) развиты слабее и среди донной растительности составляют 20 и 6% соответственно. Запасы макрофитов в заливе достигают 1,2 млн. *t* (Погребняк, Островчук, 1973а).

Джарылгачско-Перекопский участок также обладает высокой продуктивностью благодаря развитию ассоциаций *Ch. aculeolata* (30%), *Ph. nervosa* subf. *sphaerica* (40%) и *Z. marina* (15%). Здесь сосредоточено 1,3 млн. *t* органической массы макрофитов (Калугина, Куликова, Лачко, 1967; Погребняк, Островчук, 1973а).

Общие запасы донной растительности Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопского района достигают около 3 млн. *t*.

4. *Район Каркинитского залива* охватывает акваторию, ограниченную линией мыс Тарханкут — о. Джарылгач (у входа залива) до Бакальской косы (у вершины его). Площадь этого сравнительно мелководного (до 35 м глубины) залива весьма обширная. Колебания температуры и уровня менее значительны, чем в предыдущем районе. Дно пологое и представлено различными типами грунтов: скалами, венусным песком и заиленным ракушечником. По своему составу донная растительность довольно богата и разнообразна и включает 16 ассоциаций, относящихся как к локальной, так и к региональной группам. Для открытых участков бухты характерно развитие следующих ассоциаций: *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*, *Dilophus fasciola* f. *re-*

pens + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum*, *Phyllophora nervosa* subf. *breviarticulata*, *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa*, *Feldmannia irregularis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Bangia fuscopurpurea*. В небольших бухтах, расположенных вдоль крымского побережья, развиваются ассоциации: *Z. marina* (бухта Черноморская), *Z. пана* (бухта Ярылгаская), *Enteromorpha intestinalis* + *Ceramium rubrum*, *Ulva rigida* + *C. rubrum*, *Urospora penicilliformis*, *Porphyra leucosticta* + *Enteromorpha intestinalis*, *Cystoseira barbata* f. *hoppii* + *C. crinita* f. *bosphorica* — *Dilophus fasciola* f. *fasciola*.

Характерной особенностью данного района является образование в нем двух «малых полей», представленных асс. *Phyllophora nervosa* subf. *latifolia*, и развитие асс. *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata*, свойственной для данного гидрботанического района. Центральная часть залива занята асс. *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*. Все перечисленные ассоциации располагаются в основном вдоль крымского побережья залива. У побережья о. Джарылгач и Тендровской косы донная растительность развита очень слабо и представлена асс. *Chondria tenuissima* + *Laurencia obtusa* и двумя «малыми полями» асс. *Ph. nervosa* subf. *latifolia* (Щапова, 1954).

Наиболее массовое развитие в Каркинитском заливе получили две ассоциации — *Ph. nervosa* subf. *latifolia* и *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*. Общие запасы фитоценозов данного района составляют 583,6 тыс. *t* (Калугина, Куликова, Лачко, 1967).

5. *Евпаторийско-Севастопольский район* охватывает пространство между мысами Тарханкут и Константиновский, исключая Севастопольскую бухту. Колебания уровня и солености незначительны. Самая мелководная полоса занята песчаными пляжами, лишенными растительности. Заросли водорослей в этом районе, за исключением крупных мысов (Херсонесский, Лукулл, Евпаторийский, Тарханкут), несколько удалены от побережья и состоят главным образом из асс. *C. crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*, (*C. barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmanica* и *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*.

Для всего района характерно развитие асс. *Phyllophora nervosa* f. *longiarticulata*, плотность и размерный состав популяций которой постепенно возрастают в направлении с востока на запад. В районе оз. Соленое — село Витино, на обширной материковой отмели с глубинами 18—25 м, располагается «малое поле», образованное асс. *Phyllophora nervosa* subf. *latifolia*. На участке побережья между мысами Урет и Тарханкут появляются отдельные экземпляры *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata*, характерной для Каркинитского залива.

В Евпаторийско-Севастопольском районе одинаково широко распространены ассоциации как региональной, так и локальной групп. Последние, помимо «малого поля» филлофоры, сосредоточены у Евпатории (фрагменты ассоциаций формаций *Ulveta*, *Enteromorpheta*) и в Каламитском заливе (асс. *Zostera pana*). Всего в данном районе

отмечено 12 ассоциаций. Господствующее положение в фитоценозах принадлежит цистозире и филлофоре, общие запасы которых составляют 430 тыс. *т.* По составу, структуре и характеру распределения фитоценозов Евпаторийско-Севастопольский район является переходным между Каркинитским заливом и Южным берегом Крыма.

6. *Район Севастопольской бухты* охватывает участок берега с множеством бухточек между мысом Константиновским и Казачьей бухтой включительно. Благодаря большой изрезанности береговой линии, наличию участков с различными гидродинамическими и физико-химическими условиями данный район отличается необычайно большим разнообразием донных сообществ и хорошо развитым растительным покровом. У открытого берега (мыс Омега) располагаются все известные ассоциации регионального типа, а в бухтах — почти все ассоциации локального типа. В данном районе отмечено 29 ассоциаций, принадлежащих к обоим типам растительности. Господствующее положение занимают ассоциации формаций *Cystoseireta*, *Ulveta* и *Zostereta*. Только для данного гидробиотического района характерно развитие асс. *Grateloupia dichotoma*.

7. *Район Южного берега Крыма* характеризуется приглубыми берегами, постоянным и сильным волнением, типичным для открытого моря. Колебания температуры воды в течение года наименьшие по сравнению с другими районами. Наблюдаются резкие кратковременные понижения температуры воды у берега летом, вызываемые подъемами глубинной воды при сгонных ветрах (Водяницкий, 1949). Среди донной растительности преобладают ассоциации региональной группы, которые занимают очень узкую прибрежную зону, так как мягкие грунты очень близко подходят к берегу. Ассоциации локальной группы располагаются фрагментами вблизи густонаселенных пунктов и портов. Всего в данном районе отмечено 16 ассоциаций. Асс. *Z. marina* здесь располагается не у самого берега, как это наблюдается в остальных районах, а отодвинута цистозировыми фитоценозами на песчаные террасы, на глубины 8—14 *м.* Только для района Южного берега Крыма характерно развитие асс. *Nematium helminthoides* — *Laurencia papillosa* и *Ulva rigida* — *Apoglossum ruscifolium* + *Callithamnion granulatatum*. Господствующее положение вдоль всего побережья принадлежит асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediteranea*, запасы которой составляют 310 тыс. *т.*

8. *Прикерченский район* охватывает у крымского побережья Керченскую бухту, а у кавказского — побережье Таманского полуострова до Анапы. Для него характерны небольшие глубины, преобладание мягких грунтов и ракушечника, и лишь в отдельных участках встречаются длинные и широкие каменистые гряды, берущие начало от кавказского побережья. Наблюдаются резкие изменения температуры и солености воды. Господствующее положение среди донной растительности занимают зостеровые фитоценозы, особенно в Керченской бухте. С западной стороны бухты, на устричном ракушечнике, на значительной площади располагается асс. *Gracilaria ver-*

rusosa. На выходах коренных пород развивается асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*, а в заливах Таманского полуострова — кладофоровые фитоценозы. В данном районе на глубине 26 м на траверсе пос. Благовещенского К. А. Виноградов (1960) обнаружил небольшое пятно пластообразующей филлофоры, которую он отнес к шаровидной форме. Всего здесь отмечено 12 ассоциаций смешанного состава с преобладанием представителей локальной группы.

9. *Новороссийская бухта* характеризуется непостоянными течениями, которые вызываются ветрами северо-восточного («бора») и южного направлений (см. с. 21). Своеобразие гидрологического режима обуславливает развитие в ней противоположных по своему составу и экологической приуроченности групп — локальных и региональных, мезо- и полисапробных и олигосапробных. У западного берега массовое развитие получили ассоциации формаций *Urosoporeta*, *Ulveta*, *Enteromorpheta*, *Cladophoreta* и асс. *Cystoseira barbata* f. *hoppii* — *Ulva rigida*. У восточного берега наибольшего развития достигают асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*, *Dilophus fasciola* + *Polysiphonia opaca* + *Padina pavonia*, (*Cystoseira barbata*) — *Phyllophora nervosa* — *Cladophora dalmatica*, *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*.

Донная растительность бухты отличается богатством флористического состава и фитоценозов, включающих 25 ассоциаций, принадлежащих к обоим типам морской растительности. Господствующее положение занимают цистозировые и ульвовые фитоценозы. Макрофиты бухты обладают очень высокой продукцией. Здесь отмечена наиболее высокая биомасса цистозире (21 кг/м²). Массовое развитие получили зеленые водоросли; по годовой продукции они в несколько раз превосходят остальные сообщества водорослей и трав (Морозова-Водяницкая, 1936а; Калугина, 1964, 1965; Калугина-Гутник, 1973б; Громов, 1973б).

По флористическому составу и фитоценозам Новороссийская бухта ближе всего к району Севастопольской бухты, что связано с наличием общего очень мощного фактора — загрязненности прибрежных вод канализационными стоками и нефтепродуктами, действие которого с каждым годом возрастает.

10. *Северо-восточный район Черного моря* охватывает пространство от Анапы до Туапсе, кроме Новороссийской бухты. Гидрологический режим моря у берега близок к режиму открытого моря. Соленость мало изменчива. Волнение сильное, типичное для открытого моря. Берег более пологий, чем у Южного берега Крыма. Донная растительность богата и разнообразна, включает 18 ассоциаций, большая часть которых принадлежит к региональной группе. Располагается на обширной мелководной части дна, занятой скалами и достигающей ширины 2—5 км. В бухтах Анапской и Геленджикской появляются локальные группы формаций *Zostereta*, *Ulveta*, *Enteromorpheta*, *Cladophoreta* (К. Петров, 1961а, б; Калугина, 1964).

Господствующее положение на всем побережье данного района занимает асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*. Она образует густой растительный покров с общими запасами около 1 млн. т (Калугина, 1964, 1968а).

11. Юго-восточный район Черного моря ограничен участком кавказского побережья от Туапсе до Батуми. Гидрологический режим близок к режиму открытого моря. Колебания температуры воды в течение года невелики. Средняя зимняя температура (9°) самая высокая по сравнению с остальными районами. Колебания солености значительные. В прибрежной зоне располагаются песчаные грунты, которые в направлении север — юг постепенно приобретают господствующее положение, вследствие чего растительный покров данного района носит прерывистый характер. Наиболее густые заросли макрофитов наблюдаются на участке берега от Туапсе до Николаевки, где они располагаются на выходах коренных пород. Далее на юг фитоценозы на отдельных довольно обширных участках полностью исчезают и появляются в районе от Гантиади до Новых Гагр, от Пицунды до Гумисты и от залива Скурджа до Дамиши. В промежуточных между этими районами располагаются чистые песчаные пляжи, лишенные растительности. В защищенных мысами местах встречается асс. *Z. papa* с изреженным травостоем (Калугина, 1968б; Калугина-Гутник, 1970б).

Для юго-восточного района характерно развитие восьми ассоциаций, принадлежащих к региональной группе, и лишь на подводных сооружениях вблизи портов встречаются фрагменты локальных мезосапробных фитоценозов зеленых водорослей. Донная растительность района характеризуется: а) слабым развитием сезонных зимних форм, которые здесь не образуют самостоятельных ассоциаций; б) выпадением из состава асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea* двух нижних ярусов и почти полным отсутствием эпифитных синузид; в) развитием на стволах *C. crinita* плотных гроздьев моллюска митилястера.

По сравнению с остальными гидробиотическими районами, данный район по запасам (165,5 тыс. т) и продуктивности фитоценозов занимает одно из последних мест.

В развитии фитобентоса под влиянием физико-географических и гидрологических различий между гидробиотическими районами можно выделить следующие основные направления:

1) обеднение видового состава и количества ассоциаций в холодноводных районах и увеличение в более умеренных и тепловодных районах;

2) усиление количественного развития (биомассы, запасов продукции) фитоценозов в холодноводных и мелководных и ослабление в более тепловодных районах с приглубыми берегами;

3) увеличение видового состава и количества растительных сообществ в закрытых районах с наличием постоянных и мощных источников загрязнения прибрежных вод (районы Новороссийской

и Севастопольской бухт) и уменьшение в районах с открытыми и чистыми берегами;

4) увеличение размеров особей популяций таких доминирующих видов, как филлофора, цистозира и ульва, в холодноводных районах и уменьшение в более умеренных и тепловодных районах.

Первые два направления отражают общие закономерности развития гидробионтов, выявленные В. А. Водяницким (1949) для фауны Черного моря.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ДОННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Общие запасы донной растительности у советских берегов Черного моря, с учетом и новых данных И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1973а, б) о запасах харовых водорослей и цветковых растений в Каркинитском, Тендровском и Ярылгачском заливах, составляют 12 млн. *т*. Из них на долю доминирующих видов приходится 90%. Наиболее высокой продуктивностью обладают 2, 3 и 4-й гидрботанические районы, где запасы донной растительности достигают 70% общих запасов фитобентоса. Общая годовая удельная продукция фитоценозов равна 0,98, т. е. почти 1. Ежегодно у советских берегов в водоем поступает более 10 млн. *т* органической массы, образованной макрофитами.

Надо полагать, что в целом для Черного моря величина запасов и годовой продукции макрофитов значительно выше, так как не учтены данные о растительности южного и юго-западного побережий. К сожалению, эти районы очень слабо изучены в флористическом отношении, а сведения о количественном развитии фитобентоса отсутствуют. Следует заметить, что у турецкого побережья имеются благоприятные условия для произрастания цистозировых и филлофоровых фитоценозов (Люция Черного моря, 1963). Однако запасы водорослей здесь составят не более 2—2,5 млн. *т*, так как отсутствуют залежи пластообразующей филлофоры, которые у северных берегов достигают 50% общих запасов донной растительности. У берегов Болгарии запасы макрофитов, состоящие в основном из цистозиры, равны 100 тыс. *т* (Иванов, 1972). Данные о количественном развитии фитобентоса у румынского побережья отсутствуют. Судя по сведениям о флористическом составе (Селан, 1935—1964; Челан, 1959) и протяженности береговой линии, запасы донной растительности здесь не превышают запасов у болгарского побережья.

Таким образом, если по протяженности береговой линии советский сектор составляет примерно половину всей береговой линии Черного моря, то по запасам и продуктивности донной растительности советское побережье в 5—6 раз превышает остальные части берегов Черного моря.

Сравнение с соседними морями показывает, что по величине запасов и продуктивности фитобентоса Черное море в 8—10 раз превосходит Каспийское и Азовское моря (Щапова, 1938; Кирева, Щапова, 1939, 1957а, б; Забержинская, 1968а; Генералова, 1952а, б;

К. Петров, 1967б). Сведения о количественном развитии донной растительности Средиземного моря очень малочисленны и отрывочны. Судя по имеющимся данным для побережья Югославии и о. Корсика (Egsegovič, 1952, 1957а, 1960; Molinier, 1960; Munda, 1972), а также по материалам, собранным в Средиземном море сотрудниками ИнБЮМ в 1966 и 1970 гг. на НИС «Академик А. О. Ковалевский», можно сказать, что в среднем биомасса водорослей и трав Черного моря не уступает таковой Средиземного. Если исходить из отношения общих запасов донной растительности к общей площади водоема, то продуктивность фитобентоса Черного моря, вероятно, окажется выше, чем Средиземного. Биомасса макрофитов Красного моря несколько ниже биомассы Черного моря (Калугина-Гутник, 1971).

Изложенное выше позволяет сделать вывод о том, что по количественному развитию донных фитоценозов Черное море является одним из наиболее богатых водоемов Средиземноморского бассейна. Этот вывод согласуется с выводом В. А. Водяницкого (1954), сделанным на основании анализа планктона и зообентоса Черного моря.

БИОЛОГИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ
ВОДОРΟΣЛЕЙ ЧЕРНОГО МОРЯ

По видовому составу и количественному развитию фитобентоса Черное море довольно богатый водоем. Из 292 видов зеленых, бурых и красных и 3 видов харовых водорослей, а также 5 видов морских трав, известных для Черного моря, 12 видов произрастает в массовом количестве и имеет промысловое значение.

Среди водорослей Черного моря ведущее место по величине биомассы и занимаемой площади принадлежит видам филлофоры (*Phyllophora peruvosa*, *Ph. brodiaei*), цистозире (*Cystoseira crinita*, *C. barbata*) и ульвы (*Ulva rigida*). Они играют большую роль в жизни растительных и животных организмов и занимают важное место в продуцировании органического вещества.

Филлофора является основным промысловым объектом и служит сырьем для получения агароида и комбикормов (Ярцева, 1968; Кизеветтер и др., 1967); Дудкин и др., 1968, 1973; Медведева, 1970; Медведева и др., 1966, 1968, 1971; Возжинская и др., 1971). Наличие в таллеме цистозире значительного количества альгината натрия (Далев и др., 1957; Яценко, 1963; Митвалли, 1970) послужило основой для создания на Черном море альгинового производства (Цапко, 1966а, 1966б; Калугина, 1968а). Черноморская ульва, по сравнению с другими водорослями, очень бедна клетчаткой (6,85%), но богата белковыми веществами и содержит полноценный состав аминокислот, витамины, микроэлементы (Алфимов, 1963; Супрунов, Бенжицкий, 1970; Дудкин и др., 1951, 1973; Чекой и др., 1971), что позволяет употреблять ее в пищу для лечебно-профилактических целей.

Ввиду необходимости расширения использования растительных ресурсов водоема, а также в связи с общими задачами определения продуктивности моря изучение биологии видов филлофоры, цистозире и ульвы представляет большой интерес.

Литература по продукции макрофитов Черного моря невелика. В большинстве альгологических работ по проблеме биологической продуктивности дается количественная характеристика фитобентоса (Липский, 1932; Щапова, 1954; Калугина и др., 1966, 1967, 1968; Калугина, 1964, 1968а; Калугина-Гутник, 1970а, 1973б, в; Погребняк, Островчук, 1973 а, б). Впервые изучение продуктивности макрофитов Черного моря было начато Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936а). На основании исследований сезонной динамики численности и биомассы водорослей в различных участках Новороссийской бухты она определила продукцию цистозире, ульвы и ряда

других массовых видов. Некоторые вопросы биологии и продукции цистозиры и филофоры были затронуты в работах Д. А. Сабина и Т. Ф. Шаповой (1954) и Т. Ф. Шаповой (1953, 1954). Оставалось выяснить ряд дополнительных моментов, касающихся биологии размножения и сезонного развития исследованных видов и форм.

Специальные работы по биологии *Phyllophora nervosa*, *Cystoseira crinita*, *C. barbata* и *Ulva rigida* нам не известны, так что в последующих разделах мы оперируем только данными, полученными на основании собственных опытов и наблюдений в природе и в условиях аквариума. В результате проведено сравнительное изучение анатомо-морфологической структуры, роста и размножения, динамики размерного состава, численности, биомассы и продукции популяций *Ph. nervosa*, *Ph. brodiaei*, *C. barbata*, *C. crinita* и *U. rigida*. Большое внимание уделялось циклам развития водорослей, особенно срокам размножения и разрушения отдельных частей слоевища.

При изучении темпа роста водорослей проведен анализ линейного и весового прироста растений. Линейный прирост молодых частей слоевища определяли линейкой (с точностью до 1 мм), весовой прирост — взвешиванием (с точностью до 1 мг). На основании полученных данных устанавливали процент прироста за определенный промежуток времени по отношению к длине и весу старого слоевища, для чего ежемесячно из каждой пробы отбирали по 25 экз. каждого вида и формы водорослей и биометрически обрабатывали их с учетом следующих показателей: длина, ширина и вес всего слоевища, длина, количество и вес молодых побегов и репродуктивных органов.

Продукцию макрофитов определяли расчетным методом с учетом таких параметров: скорость роста и размножения растений, возрастная и размерная структура популяций, динамика численности и биомассы, скорость элиминации (Заика, 1972).

ФИЛЛОФОРА

Phyllophora Grev. относится к классу *Florideophyceae* De Toni, порядку *Gigartinales* Schmitz, семейству *Phyllophoraceae* Näg. Согласно последним данным (Калугина, 1974), в Черном море произрастает четыре вида этого рода: *Ph. nervosa* (DC.) Grev., *Ph. brodiaei* (Turn.) J. Ag., *Ph. pseudoceranoides* (Gmel.) Newr. et A. R. A. Tayl. (*Ph. membranifolia* (G. et W.) J. Ag.) и *Ph. traillii* Holm. ex Batt. *Ph. nervosa* является эндемиком Средиземноморского бассейна и широко распространена в Черном и Средиземном морях. Этот вид стал также расселяться и за пределы Средиземного моря: через Суэцкий канал в Красное море (Калугина-Гутник, 1971) и через Гибралтарский пролив в Кадикский залив и Танжер. Остальные три вида типичны для флоры Северной Атлантики и в Средиземном море не произрастают. *Ph. traillii* для Черного моря указывается впервые. *Ph. brodiaei*, *Ph. pseudoceranoides* и *Ph. traillii* 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°. Благодаря этому сроки развития черноморских особей сохранились такими же, как и у их северных сородичей.

PHYLLOPHORA NERVOSA (DC.) GREV.

Greville, 1830: 135; Е. Зинова, 1935: 90; Шапова, 1954: 4, рис. 1—8, 10—12; А. Зинова, 1967: 263, рис. 157, 158; Калугина, Лачко, 1966: 112, рис. 2; Калугина, Куликова, Лачко, 1967: 28, рис. 1, 2; Калугина-Гутник, 1970а: 148, рис. 1.—*Phyllophora rubens* β *nervosa* Nauck., 1885: 143, fig. 53; Воронихин, 1909: 198.—*Fucus nervosus* De Candolle, 1805: 20.

Среди черноморских филлофор наиболее высокой экологической изменчивостью обладает *Ph. nervosa*. Чрезвычайно высокая пластичность, известная эврибионтность этого вида обуславливают широкую изменчивость морфологических признаков, что затрудняет диагностику внутривидовых таксонов. Основным фактором, вызывающим анатомическую и морфометрическую дифференциацию у *Ph. nervosa*, является глубина ее произрастания.

Установлено, что среди зарослей прикрепленной *Ph. nervosa* выделяются две четко разграниченные группы растений. Одни растения имеют кустистую форму; у них укорочена длина черешка, сегментов и всего слоевища, утолщены и расширены стволик и пластинка; от материнских сегментов отходит в различном направлении большое число дочерних сегментов, и вследствие интенсивного кущения нарушено дихотомическое ветвление таллома. У других растений, наоборот, стволик и сегменты узкие, очень вытянуты, за счет чего и слоевище приобретает удлиненную форму. Обе группы образуют как самостоятельные, так и смешанные популяции. Совместно они произрастают на глубине 15—20 м, а отдельно — на глубине 3—15 м (кустистая форма) и 20—40 м (вытянутая форма).

На эти морфологические различия особей прикрепленной филлофоры впервые обратила внимание Т. Ф. Шапова (1954), изучая филлофору в районе Геленджикской бухты. На основании статистически достоверных данных она выделила две формы и условно назвала их «кустистая» и «вытянутая», что вполне соответствует их внешнему облику. К аналогичному выводу мы пришли при изучении биологии филлофоры в районе Севастопольской бухты (Калугина-Гутник, 1970а).

Ph. nervosa в Черном море произрастает не только в прикрепленном, но и в неприкрепленном состоянии, причем по биомассе, запасам и занимаемой площади неприкрепленная разновидность в тысячи раз превосходит прикрепленную. Наблюдения показывают, что от особей и кустистой и вытянутой прикрепленных форм образуются свои неприкрепленные разновидности, у которых по мере изменения глубины последовательно изменяются анатомо-морфологические признаки и образуются четко отграниченные группы,

формирующие самостоятельные популяции. Из-за внутривидовых различий, одинаково хорошо выраженных как у кустистой, так и у вытянутой формы, они получили условные названия: «мелководная», «промежуточная», «глубоководная», «кустистая» и «шаровидная».

Популяции прикрепленных и неприкрепленных форм *Ph. nervosa* различаются не только по экологическим и морфологическим признакам. Как показали исследования В. В. Сивцова (1970), они обладают и биохимической дифференциацией. В. В. Сивцов выявил



Рис. 18. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. Внешний вид варietetов:
а — var. *nervosa*, б — var. *longiarticulata* Kalug.

резкие различия по составу азотистых соединений и биохимическим признакам между прикрепленной филлофорой и глубоководной формой, с одной стороны, и между прикрепленной филлофорой и шаровидной формой, с другой. Между остальными, промежуточными по своим морфологическим и экологическим признакам, популяциями также имеются биохимические различия, но они не так резко выражены, как у глубоководной и шаровидной форм, которые, по нашему мнению, являются крайними звеньями двух параллельно образованных экологических рядов.

На основании критического анализа анатомо-морфологических признаков многочисленных образцов *Ph. nervosa*, собранных в различные сезоны у берегов Кавказа, Крыма, в Каркинитском и Джарылгачском заливах и в районе Филлофорного поля Зернова, нами разработана следующая схема ее внутривидовой структуры (с.123). *Ph. nervosa* в Черном море имеет два варietetа — var. *nervosa* (рис. 18а) и var. *longiarticulata* Kalug. (рис. 18,б), каждый из которых с изменением глубины в ту или другую сторону дал самостоятельную ветвь с последующим развитием таксонов более низкого ранга. Каждый варietet образует по две формы: var. *nervosa* —

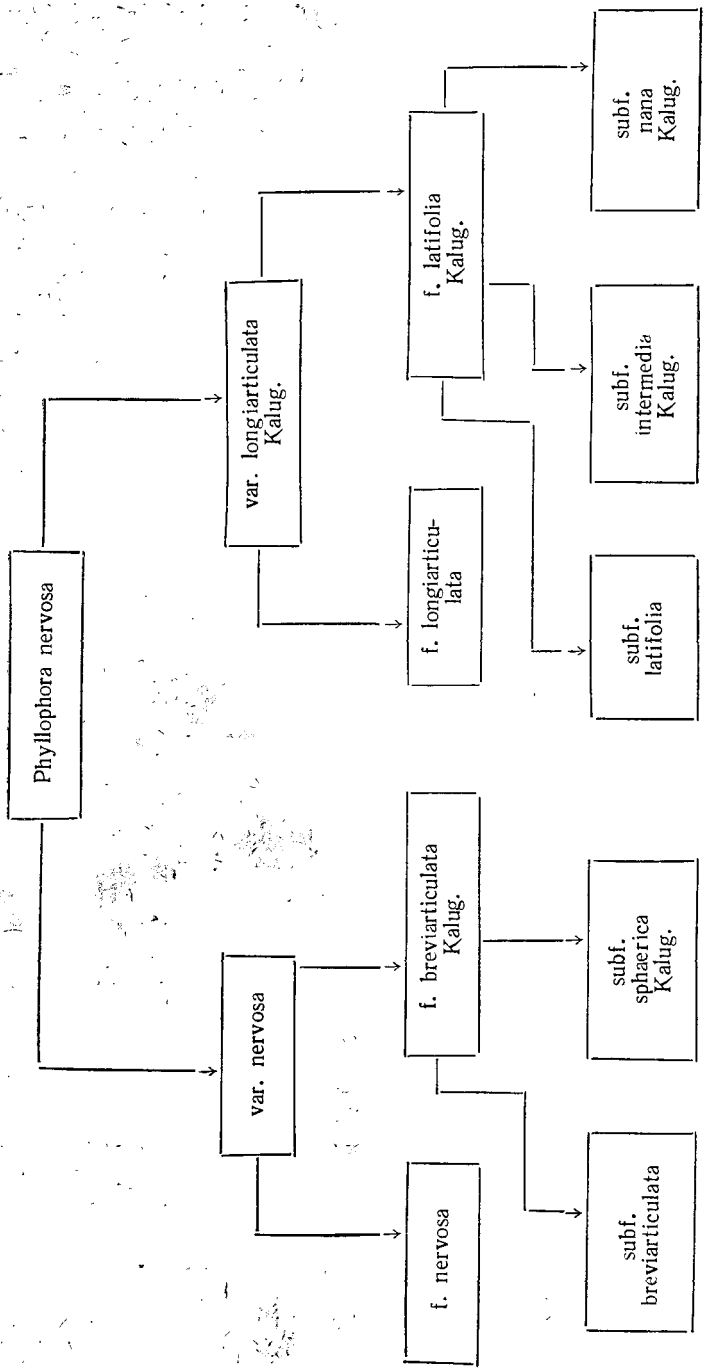


Схема внутривидовой структуры *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev.

f. nervosa и *f. breviararticulata* Kalug. и var. *longiarticulata* — *f. longiarticulata* Kalug. и *f. latifolia* Kalug.

Развитие подформ у *f. breviararticulata* шло по мере расселения водоросли в сторону уменьшения глубины, в результате чего у нее сформировались subf. *breviararticulata* (рис. 19, а), характерная для

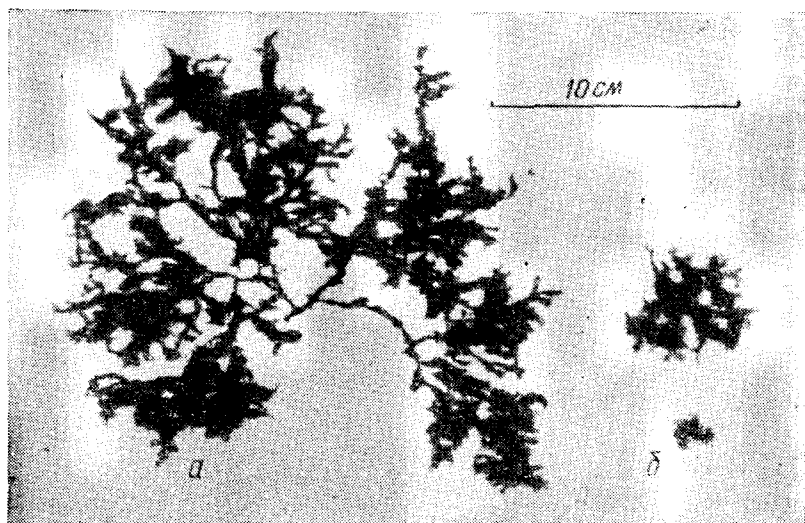


Рис. 19. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. Внешний вид подформ *f. breviararticulata* Kalug.:

а — subf. *breviararticulata*, б — subf. *sphaerica* Kalug.

глубины 7—25 м, и subf. *sphaerica* Kalug. (рис. 19, б), приуроченная к самым мелким и закрытым участкам моря (глубина 1—7 м).

F. latifolia дала самостоятельную ветвь в развитии подформ, связанную с ее расселением на большие глубины. Здесь весьма отчетливо выделяются следующие подформы: subf. *latifolia* (рис. 20, а), произрастающая на глубине 18—27 м, subf. *intermedia* Kalug. (рис. 20, б), приуроченная к глубине 30—40 м, и subf. *nana* Kalug. (рис. 20, в), занимающая глубины 41—55 м, т. е. почти самую нижнюю зону произрастания водорослей в Черном море.

Формы и подформы, выделенные нами в пределах var. *nervosa* и var. *longiarticulata*, охватывают особей, обитающих в резко различных экологических условиях, и представляют собой образованные в течение длительного времени генетически закрепленные модификации. Этот вывод наглядно подтверждается данными, представленными на рис. 21 и в табл. 18. Наиболее крупные слоевища (от 16 до 20 см) преобладают в популяциях subf. *latifolia*. У остальных подформ размеры слоевища постепенно уменьшаются и составляют: у subf. *intermedia* — в основном от 11 до 15 см, у subf. *sphaerica* — от 5 до 10 см и у subf. *nana* — от 1 до 5 см (рис. 21). То же самое

можно сказать о длине и ширине сегментов, среднем весе одного экземпляра и среднем возрасте популяций у этих подформ (табл. 18).

Морфология. Кусты филлофоры высотой от 2 до 50 см растут в прикрепленном и неприкрепленном состоянии. Прикрепленные растения располагаются группами по 10—40 экземпляров, реже оди-

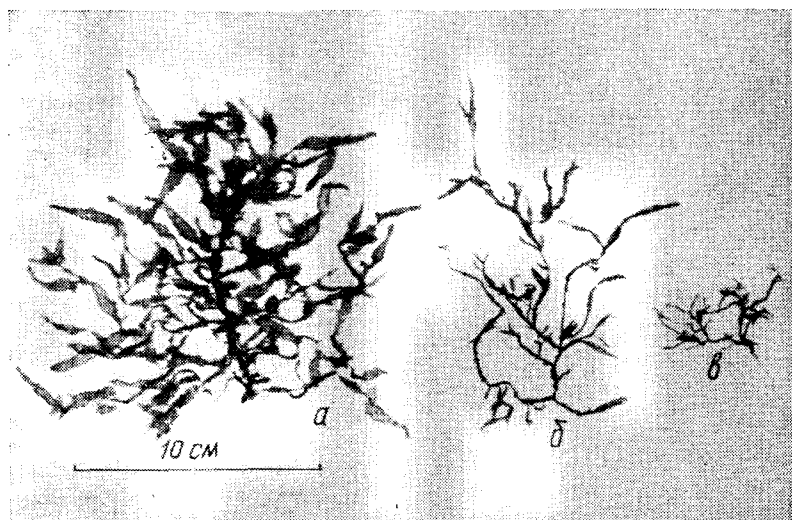


Рис. 20. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. Внешний вид подформ *latifolia* Kalug.:

a — subf. *latifolia*, *b* — subf. *intermedia* Kalug., *c* — subf. *nana* Kalug

ночно. Основание состоит из дисковидной подошвы диаметром 3—20 мм. От подошвы берет начало цилиндрический ствол, который переходит в пластинчатую часть слоевища, состоящую из сегментов продолговато-овальной формы, с ясно выраженной центральной жилкой и волнистыми краями. Длина сегментов варьирует от 3 до 40 мм,

Таблица 18

Средние данные размерного и весового состава подформ пластообразующей *Phyllophora nervosa*

Subforma	Глубина, м	Длина слоевища, см	Длина сегмента, мм	Ширина сегмента, мм	Вес одного экземпляра, г	Средний возраст популяций, лет
<i>latifolia</i>	20—27	17,5 ± 0,8	17,5 ± 0,80	5,8 ± 0,22	8,2 ± 1,44	5,0 ± 0,71
<i>intermedia</i>	34—45	15,2 ± 1,1	16,8 ± 0,91	4,1 ± 0,22	1,11 ± 0,18	4,5 ± 0,54
<i>nana</i>	46—52	4,7 ± 0,34	7,8 ± 0,65	1,9 ± 0,14	0,30 ± 0,09	3,0 ± 0,15
<i>sphaerica</i>	1—8	5,0 ± 1,38	8,3 ± 0,18	4,3 ± 0,02	3,40 ± 0,11	3,5 ± 0,20
<i>breviarticulata</i>	15—25	12,5 ± 1,25	11,3 ± 0,44	5,2 ± 0,08	9,50 ± 2,15	4,3 ± 1,33

ширина — от 1 до 12 мм. Ветвление дихотомическое, боковое или беспорядочное.

Анатомия. На поперечном срезе центральной части таллома видны крупные, 5—6-гранной формы, бесцветные клетки с толстой оболочкой. Они выполняют проводящую и механическую функции. Величина клеток к периферии уменьшается. Коровой слой образован мелкими овальными клетками толщиной 11 и длиной 15 мк, окрашенными в пурпуровый цвет. Снаружи клетки покрыты плотной кутикулой толщиной 10—16 мк. Коровые клетки, заполненные хроматофорами, выполняют фотосинтетическую функцию.

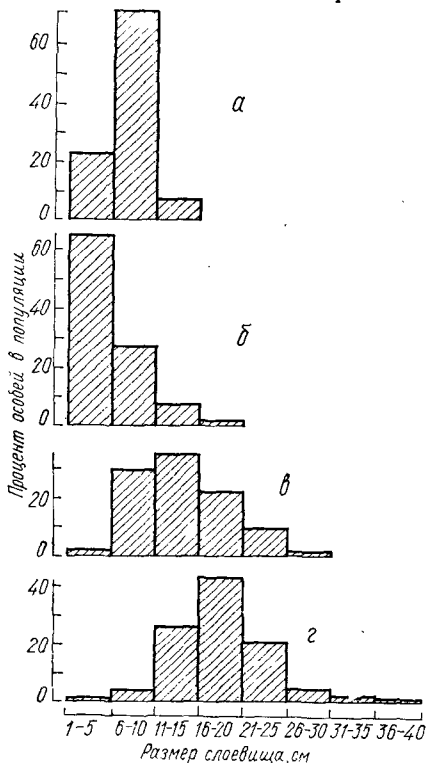


Рис. 21. Размерный состав популяций у подформ *Phyllophora nervosa*:

а — subf. *sphaerica*, б — subf. *nana*, в — subf. *intermedia*, г — subf. *latifolia*.

клеток центрального слоя и коры, наиболее толстый слой которых приходится на центральную часть сегментов, обуславливает наличие у данного вида центральной жилки или нерва, откуда и произошло видовое название водоросли.

Анатомическое строение черешка аналогично сегментам (рис. 22, в). Однако на поперечном срезе черешок имеет округлую форму, а сегмент — вытянуто-овальную. Утолщение черешка происходит за счет разрастания коры и увеличения числа клеток центрального слоя. Так, в возрасте 1 года диаметр этих клеток равен 600 мк, 3 лет — 700 мк, 5 лет — 760 мк, 10 лет — 900 мк.

В коровом слое сегментов и черешков хорошо выражены concentрические линии, отграничивающие последовательное нарастание ко-

рочки. Формирование центрального слоя происходит сразу в период роста сегмента. Об этом свидетельствует тот факт, что у сегментов различного возраста общая толщина, их количество и размеры клеток центрального слоя почти не изменяются (рис. 22). С возрастом увеличивается только толщина корового слоя. У молодых сегментов, в возрасте 0,5—1,5 года, коровой слой состоит из одного ряда клеток, а у сегментов в возрасте 2 лет и более он постепенно разрастается путем образования радиальных нитей. Так, в возрасте 3 лет толщина корового слоя составляет 110 мк, а в возрасте 10 лет — от 330 до 450 мк (рис. 22, г). Неравномерное распределение

клеток центрального слоя и коры, наиболее толстый слой которых приходится на центральную часть сегментов, обуславливает наличие у данного вида центральной жилки или нерва, откуда и произошло видовое название водоросли.

Анатомическое строение черешка аналогично сегментам (рис. 22, в). Однако на поперечном срезе черешок имеет округлую форму, а сегмент — вытянуто-овальную. Утолщение черешка происходит за счет разрастания коры и увеличения числа клеток центрального слоя. Так, в возрасте 1 года диаметр этих клеток равен 600 мк, 3 лет — 700 мк, 5 лет — 760 мк, 10 лет — 900 мк.

В коровом слое сегментов и черешков хорошо выражены concentрические линии, отграничивающие последовательное нарастание ко-

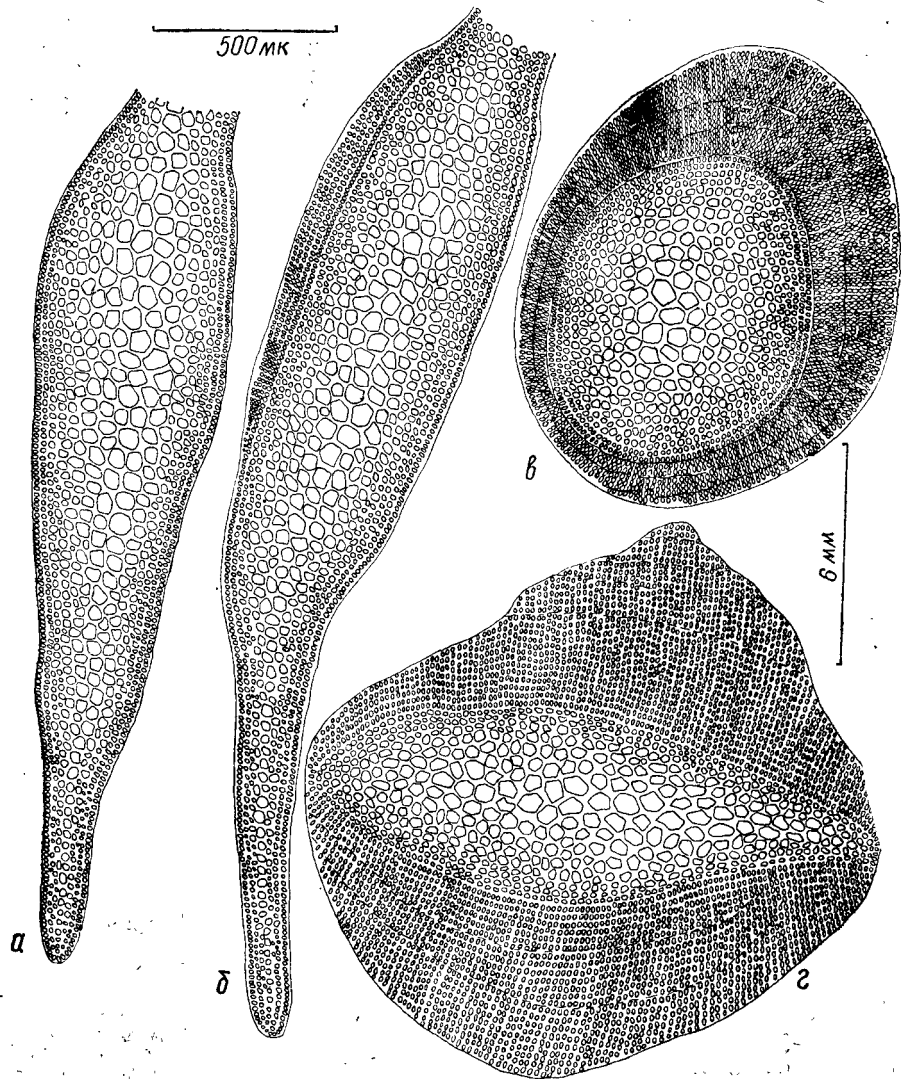


Рис. 22. Поперечный срез слоевища *Phyllophora nervosa*.

a — молодой сегмент, *б* — старый сегмент, *в* — основание ствола прикрепленных растений, *г* — основание ствола пластобразующих растений.

ры. Образование концентрических колец у багрянок — явление, видимо, нередкое. Впервые они были обнаружены у *Ph. brodiaei* Л. К. Розенвингом (Rosenvinge, 1931). Позже такие кольца были отмечены у *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries О. С. Зверевой (1938). На наличие концентрических колец у *Ph. nervosa* указывается в работах И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1968) и А. А. Калугиной-Гутник (1970а).

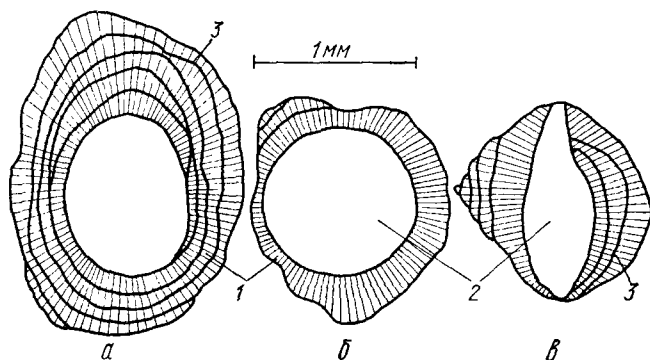


Рис. 23. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. Поперечный срез основания ствола у различных форм:

a — *f. nervosa*, *б* — *f. longiarticulata*, *в* — *f. latifolia*; 1 — центральный слой, 2 — коровой слой, 3 — годовичные кольца.

Многочисленные поперечные срезы, проведенные нами на различных частях слоевища, показали следующее. На молодом стволіке концентрические кольца не образуются. На стволіке, возникшем в прошлом году, отмечается полукольцо, разделяющее кору на два слоя. На черешке в возрасте 3 лет кора трехслойная (рис. 22, *в*). У основания черешка в возрасте более 5 лет хорошо видны от 3 до 5 колец, отграничивающие широкие слои коры, прилежащие к сердцевине, и многочисленные узкие, расположенные у периферии среза.

При тщательном рассмотрении колец установлено, что они представляют собой широкие просветы между рядами клеток, заполненные прозрачным студенистым веществом. Вероятно, это вторичное утолщение клеточных оболочек, возникшее в период неблагоприятных условий. С появлением благоприятных условий коровые клетки снова продолжают расти, проникая через утолщенную наружную оболочку.

Учитывая изложенное выше, мы склонны рассматривать концентрические линии в качестве границ годовичных приростов коры. Однако эти кольца хорошо прослеживаются на слоевищах в возрасте до 5 лет. У особей старших возрастов рост коровых клеток замедляется, а участки между периферическими кольцами сужаются, отчего концентрические линии наслаиваются и сливаются друг с другом. Следует также отметить, что концентрические линии хорошо заметны только у основания ствола прикрепленной филлофоры.

У основания неприкрепленных форм, кора которых формируется только по бокам центрального слоя сегментов, вместо колец образуются дугообразные светлые полосы (рис. 23).

Размножение. У *Ph. nervosa* известно три способа размножения — половой, бесполой и вегетативный (Зинова, 1967).

Половое размножение осуществляется карпоспорами, развивающимися в цистокарпах, которые образуются на пролификациях,

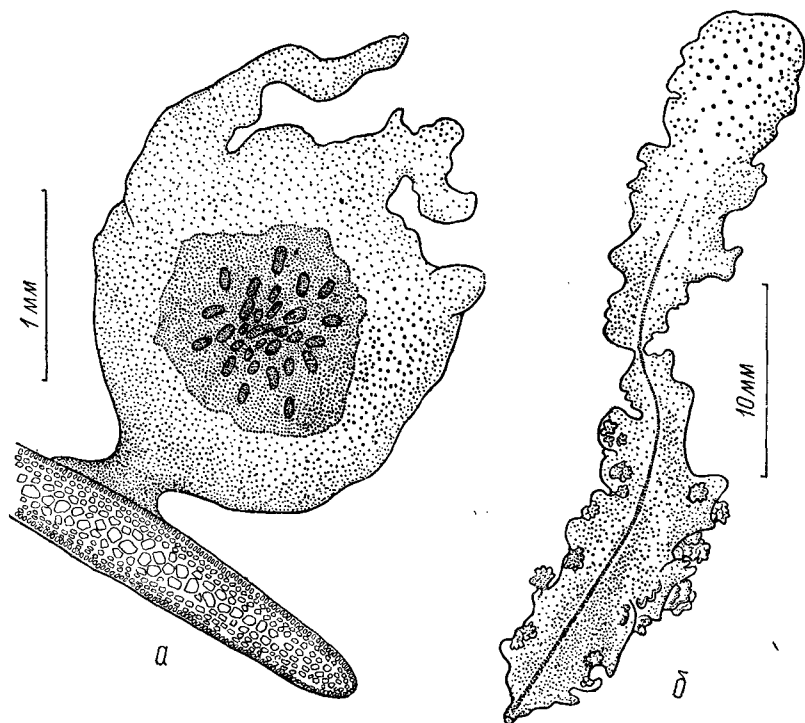


Рис. 24. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev.

а — вид цистокарпа с карпоспорами, б — расположение цистокарпов на сегменте.

снабженных ножкой (рис. 24). Они появляются в декабре по краям молодых сегментов, выросших за весенний период. Наличие на поверхности цистокарпа нескольких листовидных выростов с волнистыми краями придает им вид цветка розы. Созревание и выход карпоспор происходят в марте, после чего пролификации грубеют, но еще некоторое время остаются на сегменте.

При просмотре массового материала оказалось, что цистокарпы чаще всего встречаются на прикрепленной филлофоре, несколько реже — на неприкрепленной, но сохранившей еще черешок и остатки подошвы, и полностью отсутствуют на экземплярах, длительное время находившихся в неприкрепленном состоянии. Для развития органов размножения слоевище должно постоянно и равномерно

освещаться со всех сторон, что возможно только при вертикальном положении растений. При переходе к неприкрепленному образу жизни положение слоевища изменяется с вертикального на горизонтальное. От неравномерного освещения побегов и периодического перевертывания пласта придонным течением нарушается ритм развития органов размножения, что, естественно, со временем приводит к их редуцированию. С другой стороны, перемещение свалов филофоры по дну и трение побегов о створки раковин моллюсков способствуют частому разрыву слоевищ, а следовательно, вегетативному способу размножения. Характерная особенность пластообразующей *Ph. pergosa* состоит в том, что она, размножаясь вегетативно, утратила способность к воспроизводству половым и бесполом способами. Тем не менее в силу своих биологических особенностей она оказалась более жизнеспособной именно в неприкрепленном состоянии. Наблюдая за ростом филофоры, помещенной в аквариумы с различными условиями, мы пришли к выводу, что она способна длительное время (до двух лет) переносить неблагоприятные условия. Анализ анатомической структуры слоевища показал, что при этом наружная оболочка утолщается, грубеет и тем самым препятствует росту нижележащих коровых клеток. При переносе растений в аквариум с благоприятными условиями (нормальное освещение, частая смена воды) оболочка разбухает, становится эластичной и не препятствует дальнейшему росту коровых клеток и образованию молодых сегментов. Это свойство имеет большое биологическое значение: сохраняется жизнеспособность пласта.

Замечено, что слоевища, расположенные в средней и нижней частях пласта, молодых сегментов не образуют. Рост происходит только у наружных побегов. При перевертывании пласта находившиеся ранее в нижней его части побеги начинают активно расти и образовывать молодые сегменты и пролификации. В связи с этим следует отметить, что постоянное разрыхление участков пласта водорослей во время драгирования положительно сказывается на воспроизводстве филофоры. Во-первых, молодые побеги могут периодически появляться на всех участках пласта, и, во-вторых, механическое повреждение талломов активизирует процесс вегетативного размножения. В доказательство можно привести и тот факт, что на протяжении 20 лет активного промысла филофоры при годовом объеме вылова в 12—15 тыс. *т*, по данным ряда количественных съемок (Щапова, 1954; Калугина, Лачко, 1966, 1968; Сумина, 1968; Каминер, 1971), запасы филофоры в промысловом участке Филлофорного поля несколько не сократились и находятся примерно на одном и том же уровне.

Спермации и тетраспоры нами обнаружены не были. По данным Е. С. Зиновой (1935), «тетраспорангии развиваются в основании или на поверхности пластины, в подушкообразных нематетиях, шнуrowидными рядами, крестообразно разделенные» (с. 90). Спермации, погруженные в ткань бесцветных краевых пролификаций, обнаружены в сентябре 1962 г. И. И. Погребняком на прикрепленных рас-

тениях окраины Филлофорного поля (Погребняк, Островчук, 1972).

Рост. *Ph. pervosa* — водоросль многолетняя, обладающая апикальным ростом. Рост слоевища происходит посредством образования двух типов сегментов: основных, берущих начало от центральной жилки, и дополнительных, в виде пролификаций, возникающих по краям пластины. Большинство основных сегментов сохраняется на растении много лет и, как правило, располагается ярусами. Пролификации носят временный характер, в 2—4 раза меньше по размерам, чем сегменты, и во столько же раз больше по количеству. Они являются местом образования органов размножения и поэтому у пластообразующей формы развиты значительно слабее, чем у прикрепленной.

Образование и рост сегментов в течение года неравномерны (Калугина-Гутник, 1970а). Молодые сегменты как в природных условиях, так и в аквариуме появляются в феврале. С апреля по июнь они интенсивно растут, достигая длины 12—16 мм (рис. 25). Их

легко отличить от старых по ярко-малиновому цвету. В августе рост сегментов приостанавливается; в это время происходит утолщение пластины за счет разрастания коры и клеток центрального слоя, при этом она грубеет и приобретает более темную окраску. В конце сентября на слоевищах снова появляются молодые сегменты и в декабре заканчивают свой рост. Осенние сегменты обычно на 2—4 мм короче и на 1—1,5 мм уже весенних. Годовой ритм развития сегментов у филлофоры соответствует весеннему и осеннему максимумам фотосинтеза растений, выявленным И. Я. Ярцевой (1964) у пластообразующей формы.

Таким образом, у *Ph. pervosa* годовой линейный прирост слоевища складывается из двух сегментов — весеннего и осеннего, причем весенний прирост значительно преобладает над осенним. Замедление роста летом и зимой оставляет свои следы на талломе в виде черешкообразных перехватов, отчего слоевище приобретает членистое строение. Средний годовой прирост длины слоевища равен у прикрепленной формы 30,8 мм и у пластообразующей — 35,0 мм. У прикрепленной формы длина сегментов и их количество значительно больше на глубине 20 м, чем на глубине 15 м (рис. 25).

Нами также были проведены наблюдения за линейным приростом филлофоры в садке, установленном в море на глубине 20 м. В июне в садок были помещены два экземпляра водоросли в возрасте шести (№ 1) и пяти (№ 2) лет. Число молодых сегментов у обоих экземпляров было почти одинаковым — 80 и 76. Средняя длина их составляла 10,0 мм (табл. 19). В июле почти все молодые сегменты, возникшие

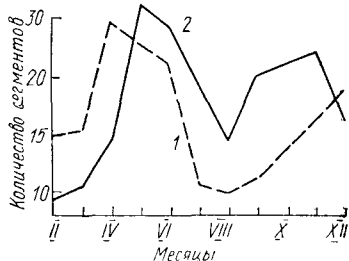


Рис. 25. Изменение количества молодых сегментов по месяцам у прикрепленной *Phyllophora pervosa* на глубине 15 (1) и 20 (2) метров.

весной, достигли зрелого состояния, и 60 из них прекратили рост. Средняя длина их составляла 12—14,5 мм. В сентябре оставшиеся на первом экземпляре сегменты также закончили свой рост, достигнув длины 16,7 мм. На втором экземпляре три сегмента достигли длины всего 8,6 мм. Наряду с завершением роста у весенних сегментов, в сентябре на обоих экземплярах появилось большое ко-

Таблица 19
Изменение длины и количества молодых сегментов на слоевищах прикрепленной *Phyllophora pergosa* в садке (1968 г.)

Дата	Номер образца	Молодые сегменты		Юные сегменты	
		Количество	Средняя длина, мм	Количество	Средняя длина, мм
9. VI	1	80	9,0	—	—
	2	76	10,9	—	—
13. VII	1	18	11,9	—	—
	2	18	14,5	—	—
12. IX	1	—	—	20	4,1
	2	3	8,6	18	3,2
9. X	1	—	—	21	4,7
	2	—	—	21	5,3

личество новых, условно названных юными. Среднее число их на одно растение составляло 21, а средняя длина — 5 мм. Дальнейшие опыты были прерваны из-за шторма.

Таким образом, результаты исследований сроков развития молодых сегментов, проведенных на массовом материале в природных условиях и в садке, совпадают. Следовательно, за год на боковых ветвях филлофоры в среднем образуется не по одному сегменту, как мы предполагали раньше (Калугина, Лачко, 1966), а по два. Общая длина таллома прикрепленной филлофоры за год в среднем увеличивается на 31 мм, что соответствует сумме средних длин двух взрослых сегментов.

Весовой прирост филлофоры подчиняется той же закономерности, что и линейный (табл. 20). Накопление органической массы водоросли происходит круглый год, повышаясь в конце весны — начале лета и осенью. Максимальный весовой прирост (по отношению к весу всего слоевища) летом составляет 8,40, а осенью — 5,87%. В период пониженного темпа роста вес молодых сегментов составляет в сентябре 2,62, в декабре 2,10%. Среднегодовой весовой прирост прикрепленной филлофоры равен 14,27%.

Наши данные по темпу роста и накоплению органической массы у филлофоры совпадают с данными И. А. Ярцевой (1964). Ею установлено, что накопление массы филлофоры идет неравномерно, обнаруживая максимум весной и осенью и минимум зимой и летом.

Наблюдения, проведенные в природных условиях и в аквариуме, показали, что у пластообразующей филлофоры из Филлофор-

ного поля Зернова развитие молодых побегов протекает в те же сроки, что и у прикрепленной формы. Количество молодых сегментов с возрастом быстро увеличивается, а отношение веса молодых сегментов к весу старой части слоевища, наоборот, уменьшается от 70% (в 2 года) до 15% (в 7 лет).

Подсчитано, что за весенний период роста на одном растении в возрасте от 3 до 5 лет в среднем образуется 80 сегментов (включая

Таблица 20

Весовой прирост прикрепленной *Phyllophora pervosa* на глубине 15 м (1968 г.)

Месяц	Сухой вес, г		Прирост; %	Месяц	Сухой вес, г		Прирост. %
	старой части слоевища	молодых сегментов			старой части слоевища	молодых сегментов	
II	0,740	0,018	2,44	VIII	0,638	0,021	3,19
III	0,538	0,016	2,88	IX	0,488	0,013	2,59
IV	0,402	0,037	8,43	X	0,332	0,022	6,21
V	0,247	0,022	8,17	XI	0,246	0,007	2,76
VI	0,562	0,035	5,86	XII	0,351	0,007	1,95
VII	0,197	0,018	8,40				

и пролификации) с общим весом 1,4 г. По отношению к общему весу слоевища этот прирост составляет 15,6%. За осень на одном слоевище в среднем вырастает 60 сегментов с общим весом 0,6 г, что соответствует 15% общего веса. За год на одном растении пластообразующей филофоры в среднем образуется 2,0 г органической массы, или 30,6% общего веса слоевища.

В опытах И. И. Погребняка и П.П. Островчука (1968), проведенных в аквариуме, прирост слоевища филофоры достиг значительно больших величин, чем в наших опытах, и составил весной 30 и осенью 27% к исходному весу слоевища. Нам представляется, что эти цифры завышены за счет использованной в опытах кустов малых размеров, поскольку, как упоминалось выше, с возрастом отношение веса молодых сегментов к весу старых снижается. Это было также отмечено и названными выше авторами: «Прирост филофоры был всегда гораздо больше на малых кустах, чем на больших» (с. 18).

При подсчете объема добычи сырья нельзя исходить только из величины общего прироста растений, так как одновременно с ростом молодых побегов постоянно происходит разрушение отдельных частей слоевища. В связи с этим очень важное значение приобретает определение процента элиминирующих побегов.

В природе довольно трудно вести учет опадающих сегментов у филофоры, к тому же у нее не остается следов от отломанных веточек, как у цистозиры. В связи с этим процент элиминации побегов мы высчитали приблизительно, исходя из следующих данных. Пропролификации дважды за год появляются и опадают, их годовая продукция составляет 5% веса всего слоевища. Основные сегменты обычно появляются на вершине боковых веточек группами по три —

пять, из которых на следующий год остается два-три, а остальные отламываются. Кроме того, опадает большинство сегментов, отходящих от центрального нерва, но расположенных с плоской поверхности пластины. Из них остаются и образуют боковую ветвь немногие. Ориентировочно общий вес опадающих за год основных сегментов равен 25% веса слоевища. Следовательно, на слоевище филлофоры за год элиминируется в среднем 30% органической массы. Необходимо отметить, что степень разрушения и опадания сегментов

Таблица 21

Возрастные изменения длины, ширины и количества сегментов у прикрепленной *Phyllophora pervosa* (апрель 1966 г.)

Возраст, лет	Длина слоевища, мм	Длина старого сегмента, мм	Молодые сегменты		
			Количество	Длина, мм	Ширина, мм
1	26	14,0	1	7,0	3,1
2	59	16,7	3	7,5	3,2
3	83	15,6	7	6,0	2,7
4	112	15,0	13	5,6	2,8
5	148	14,7	14	5,7	3,0
6	169	15,0	19	5,8	3,0
7	197	15,3	37	6,3	3,1
8	236	15,2	28	6,4	2,9
9	236	15,7	45	5,9	2,9
10	306	16,4	54	5,4	2,8
11	346	15,1	49	5,9	3,0

тов прямо пропорциональна силе придонных течений, наблюдаемых в районе расположения пласта. В аквариуме, например, почти все выросшие за год сегменты, кроме пролификаций, в течение ряда лет сохраняются на слоевище, поэтому аквариумные растения гораздо плотнее и кустистее особей, растущих в море.

Возрастные изменения. Возраст слоевища филлофоры мы определяли по количеству сегментов, расположенных вдоль главной оси от основания до вершины, поделенному пополам, поскольку в год на каждом побеге в среднем образуется по два сегмента (Калугина-Гутник, 1970а, рис. 5). По сравнению с методом определения возраста по годичным кольцам, данный способ более достоверный и быстрый, что очень важно при работе с массовым материалом. Определение возраста у филлофоры по характеру ветвления, предложенное Т. Ф. Щаповой (1954) и Л. К. Розенвингом (Rosenvinge, 1931), в данном случае не оправдало себя, так как у *Ph. pervosa* довольно слабо прослеживается дихотомическое ветвление.

С возрастом у филлофоры постепенно изменяются количественные показатели отдельных частей слоевища (табл. 21, рис. 26). В возрасте одного года средняя длина слоевища равна 26 мм, в пять лет — 148 и в десять — 306 мм. Одновременно увеличивается число молодых сегментов, образующихся на боковых ветвях растений. У растений в возрасте до 5 лет с каждым годом количество молодых сегментов

удваивается по отношению к числу сегментов, возникших в предыдущем году. Однако темп линейного прироста молодых сегментов с возрастом не изменяется.

На рис. 27 показана прямая зависимость длины и веса слоевища прикрепленной филлофоры от возраста. В возрасте от одного до трех

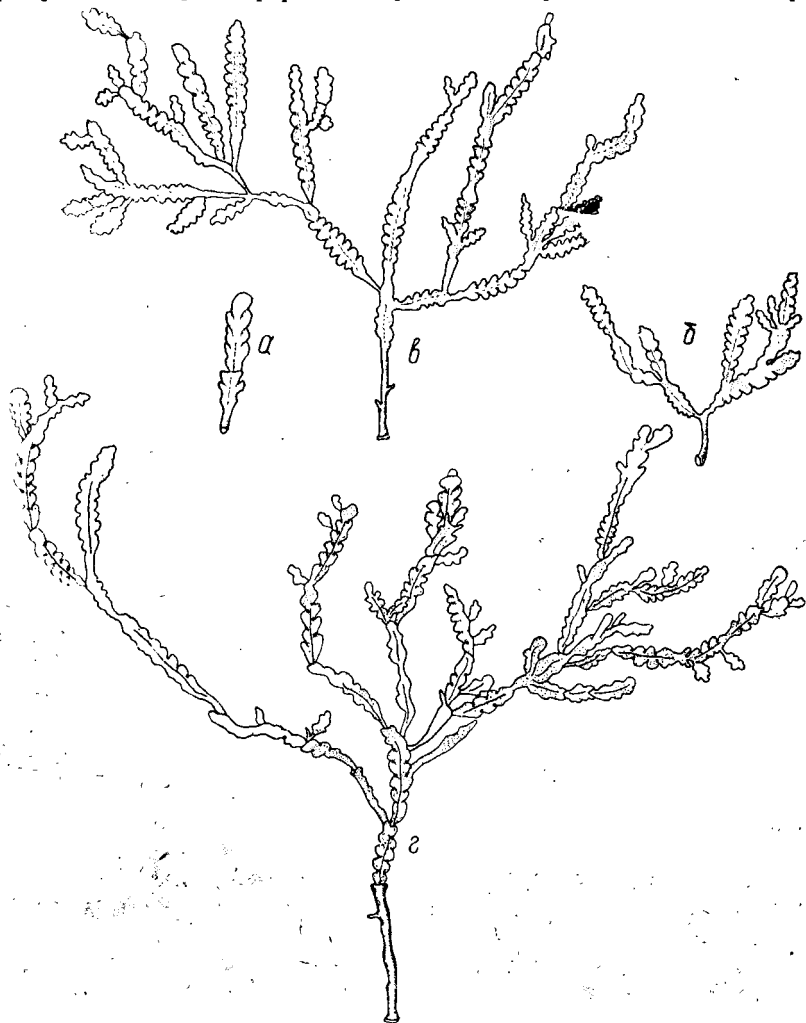


Рис. 26. Внешний вид *Phyllophora pervosa* в возрасте 1 (а), 2 (б), 3 (в) и 4 (г) лет.

лет вес водоросли увеличивается незначительно, поскольку слоевище в этот период имеет небольшие размеры и образует мало боковых ветвей. С возрастом размеры таллома постепенно увеличиваются, и на его боковых ветвях возникает большое число сегментов, за счет

чего быстро повышается общий вес растений. На особях в возрасте свыше десяти лет уже бывает трудно проследить увеличение веса, так как у большинства таких экземпляров длинные боковые ветви легко обламываются.

Проанализированные нами многочисленные образцы филлофоры у Севастополя имели максимальный возраст 11 лет. Однако нам представляется, что рост филлофоры на этом не прекращается, поскольку

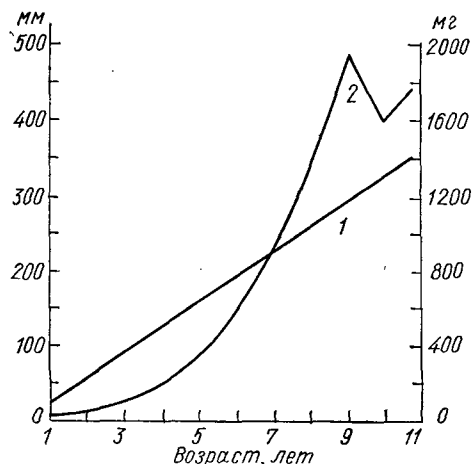


Рис. 27. Зависимость длины (1) и веса (2) слоевища *Phyllophora perrvosa* от возраста.

появление молодых сегментов не зависит от возраста более старых частей слоевища и его основания. У пластообразующей филлофоры средний возраст слоевища равен пяти годам. У *subf. latifolia* встречаются отдельные экземпляры в возрасте 15 лет, при этом их длина достигает 50 см, а общее количество сегментов — 200.

Несмотря на то что *Ph. perrvosa* считается глубоководной водорослью, диапазон ее расселения по глубинам очень широк и составляет 51 м (от 1 до 52 м). В бухте Омега на глубине 1 м нами были собраны экземпляры, у которых длина одного сегмента достигала

40 мм. На большую приспособляемость филлофоры к фотосинтезированию в широком диапазоне освещенности указывает И. А. Ярцева (1964). Она связывает это с особенностями пигментного состава красных водорослей, а именно с наличием фикобилинов. Однако размеры и форма слоевища филлофоры зависят от глубины произрастания. Как видно из табл. 18, на очень малых (1—8 м) и на очень больших (45—52 м) глубинах филлофора представлена мелкими особями, причем в мелководной зоне она приобретает сильно кустистую форму, так как под действием шторма боковые веточки часто обламываются и на месте их обрыва образуются дополнительные боковые побеги. Оптимальными для филлофоры являются глубины от 20 до 40 м.

Численность, биомасса и запасы. По численности и биомассе прикрепленная и неприкрепленная филлофора сильно различаются. Прикрепленная *Ph. perrvosa* приурочена к прибрежной полосе, где обитает на скалах и валунах. В восточной части Черного моря она произрастает только вдоль берегов Северного Кавказа (Калугина, 1964), образуя значительные заросли на участке берега от Анапы до Джанхота. Филлофора встречается на скалах на глубине от 3 до 35 м, но основные ее заросли расположены узкой полосой (ширина 400—500 м) на глубине от 10 до 21 м (табл. 22). Средняя био-

масса филлофоры составляет 912 г/м^2 , общая площадь зарослей — 34 км^2 , а запасы — 31 тыс. *t* сырого веса. К югу от Джанхота зона изреженных зарослей филлофоры постепенно исчезает, и отдельные ее кустики встречаются лишь в районе мысов Джугба, Широкий, Кодош и Пицунда. Далее к югу, до Батуми, филлофора не произрастает.

Т а б л и ц а 22

Распределение биомассы прикрепленной *Phyllophora pervosa* вдоль кавказского берега (в г/м^2)

Район	Биомасса на глубине, м					Средняя биомасса
	10	15	17	20	21	
Мыс Анапский	573	—	3416	1640	—	1876
Варваровка	—	250	—	710	—	480
Сукко	83	480	—	—	—	281
Су-Псех	63	—	—	614	—	338
Мыс Утриш	50	486	—	—	1269	601
Между мысами Утриш и Утришенок	—	1500	—	—	4072	2786
Мыс Утришенок	306	—	305	—	—	305
Лобанова щель	288	1186	—	—	700	724
Сухая щель	184	102	—	—	688	991
Лиманчик	594	530	—	—	—	562
Дюрсо	—	33	1771	—	—	902
Озереевка	—	893	—	—	—	893
Федотовка	17	—	1437	—	—	727
Мысхако	250	3153	—	—	—	1701
Мыс Дооб	80	1900	—	—	—	990
Гора Дооб	158	—	—	2414	—	1286
Мыс Тонкий	364	813	—	1990	—	1056
Мыс Толстый	—	2138	—	1220	—	1679
Фальшивый Геленджик	305	843	—	—	—	574
Джанхот	489	641	—	—	—	570
Идокопас	628	533	—	—	—	580

Несколько слабее представлены заросли филлофоры вдоль берегов Крыма, где они располагаются очень узкой полосой, чаще всего поселяясь на отвесных скалах. Средняя биомасса филлофоры здесь составляет 800 г/м^2 , максимальная — 3940 г/м^2 (табл. 23). Численность *Ph. pervosa* в различных участках моря колеблется в пределах $50\text{—}453 \text{ экз/м}^2$. И численность, и биомасса филлофоры с глубиной возрастают и достигают максимума на глубине $20\text{—}25 \text{ м}$ (Калугина-Гутник, 1973в).

Общие запасы прикрепленной *Ph. pervosa* у берегов Крыма и Кавказа составляют 50 тыс. *t* сырого веса (Калугина-Гутник, 1974а).

Неприкрепленная филлофора в основном встречается в северо-западной части Черного моря, где располагается в виде пласта на песчаных и илистых грунтах с примесью ракушечника. По запасам она превосходит не только другие виды филлофоры, но и вообще весь остальной фитобентос Черного моря.

Мощное скопление пластообразующей филлофоры в центральной части треугольника Севастополь — Дунай — Одесса стало известно

с 1908 г. (Зернов, 1909). Оно было впервые обнаружено акад. С. А. Зерновым и позже, в его честь, названо Филлофорным полем Зернова. С. А. Зернов установил, что Филлофорное поле имеет форму вытянутого овала с площадью 10 тыс. км². Общие запасы филлофоры были определены им в 10 млн. т сырой массы.

В 1927—1931 гг. органы здравоохранения Украины организовали экспедиции по изучению филлофоры, в результате которых была составлена предварительная карта ее распределения в районе Филлофорного поля (Китран, 1928; Липский, 1932). На площади около 2750 км² были определены запасы, равные 4,5 млн. т. По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой (1948), полученным в 1930—1940 гг., площадь Филлофорного поля составляла 10 тыс. км², а общие запасы — около 10 млн. т.

Карта распределения видов филлофоры впервые была приведена Т. Ф. Шаповой (1954). По ее подсчетам, площадь Филлофорного поля равна 10 тыс. км², а запасы — 5,5 млн. т.

Спустя 10 лет с момента исследований Т. Ф. Шаповой нами была проведена детальная съемка распределения филлофоры не только на Филлофорном поле (рис. 28), но и в других участках моря, в частности в Каркинитском и Джарылгачском заливах. В результате определены биомасса и запасы водорослей и выделены промысловые районы (Калугина, Лачко, 1968).

Характеристика промысловых районов *Ph. perrvosa* в районе Филлофорного поля, представленная в табл. 24 и на рис. 29, свидетельствует о том, что данный вид произрастает на всем участке поля, хотя и неравномерно. Общие запасы ее достигают 4 136 250 т. Выделенные нами районы имеют разную промысловую значимость. Самый важный с точки зрения промышленной заготовки филлофоры — 1-й район, где сосредоточено 77,37% всех ее запасов. Вторым по значимости промысловым участком можно считать 2-й и 5-й районы, содержащие 333 тыс. т водорослей.

Учитывая, что в 1, 2, 3, 4 и 5-м районах общей площадью 1800 км² сосредоточено 89,38% всех запасов *Ph. perrvosa* и что эти районы гра-

Вертикальное распределение численности *Phyllophora perrvosa* у Южного берега Крыма

Район	3 м	5 м	10 м
Гора Тышлыбурун	—	—	148 212
Лучистое	—	70 158	—
Алушта	—	—	238 380
Маячный	—	—	345 448
Артек	27 47	28 47	20 30
Гурзуф	—	—	168 230
Ливадия	—	174 550	—
Мисхор	—	12 20	463 3895
Мыс Опасный	50 200	60 149	101 849

Таблица 23

(экз/м², в числителе) и биомассы (г/м², в знаменателе) прикрепленной

Район	3 м	5 м	10 м	15 м	20 м	25 м
Мыс Троицы	—	$\frac{48}{160}$	—	—	—	—
Мыс Гусиный	$\frac{14}{17}$	$\frac{230}{545}$	$\frac{352}{2960}$	$\frac{638}{3010}$	—	—
Мыс Николая	$\frac{232}{375}$	$\frac{226}{344}$	—	—	—	—
Мыс Сарыч	$\frac{23}{30}$	$\frac{140}{146}$	$\frac{396}{820}$	$\frac{680}{3940}$	$\frac{420}{3520}$	$\frac{425}{3520}$
Мыс Кая-Баша	—	—	$\frac{453}{1862}$	—	—	—
Мыс Фиолент	—	$\frac{134}{174}$	—	—	—	—
Разрез № 32	—	—	$\frac{212}{792}$	$\frac{496}{3407}$	—	—
Разрез № 31	—	—	—	$\frac{588}{3669}$	$\frac{526}{4596}$	—
Мыс Херсонесский	—	$\frac{33}{49}$	$\frac{64}{428}$	$\frac{339}{1522}$	—	—

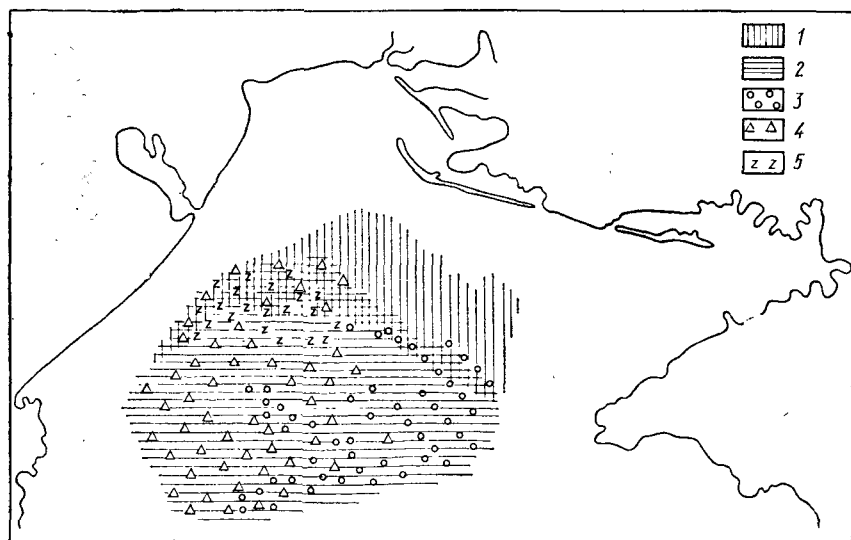


Рис. 28. Распределение видов и подформ филлофоры на Филлофорном поле Зернова.

1 — *Phyllophora nervosa* subf. *latifolia*, 2 — *Ph. nervosa* subf. *intermedia*, 3 — *Ph. nervosa* subf. *nana*; 4 — *Ph. brodiaei*, 5 — *Ph. pseudoceranoides*.

ничат друг с другом, их можно объединить в один промышленный участок с общими запасами филлофоры в 3 696 100 т. На остальной обширной акватории поля, включающей 6,7 и 8-й районы и равной

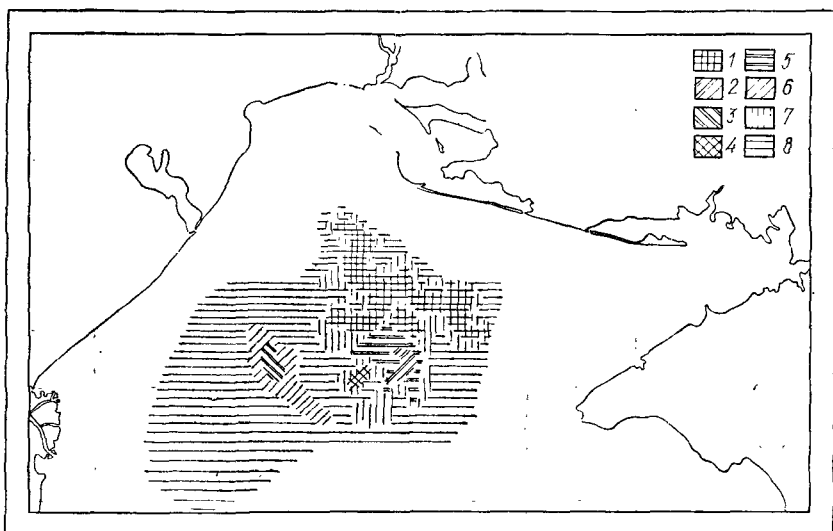


Рис. 29. Распределение запасов *Phyllophora pertvosa* по районам на Филлофорном поле Зернова.

В тыс. т сырого веса: 1 — 3200, 2 — 120, 3 — 144, 4 — 18,9, 5 — 213,1, 6 — 780, 7 — 288, 8 — 73,7.

9125 км², размещается лишь 439 750 т *Ph. pertvosa*, что составляет 11% общих ее запасов. Этот участок поля промышленного значения не имеет.

Таблица 24

Характеристика промышленных районов *Phyllophora pertvosa* на Филлофорном поле

Номер района	Площадь		Биомасса, г/м ²	Запасы	
	км ²	%		т	%
1	1250	11,45	2560	3 200 000	77,37
2	75	0,68	1600	120 000	2,90
3	100	0,92	1444	144 400	3,49
4	25	0,23	758	18 950	0,46
5	350	3,20	609	213 150	5,16
6	400	3,66	195	78 000	1,88
7	1350	12,36	180	288 000	6,96
8	7375	67,50	10	73 750	1,78
Всего	10925	—	—	4 136 250	—

В Каркинитском заливе пластообразующая филлофора располагается на трех «малых полях» (Калугина, Куликова, Лачко, 1967). Первое «малое поле» находится напротив бухты Ярл-

гачской и представлено *Ph. nervosa* subf. *latifolia* (рис. 30). Залежи филофоры начинаются на глубине 10—12 м в виде небольших гряд, направленных вдоль берега. Толщина пласта 12—15 см, средняя биомасса 1 кг/м². Сплошной пласт филофоры с проективным покрытием 95—100% обнаруживается только на глубине 16 м в трех милях от берега на чистом песке с ракушечником. Поверхность пласта волнистая, толщина 30—40 см. Биомасса филофоры дости-

Таблица 25

Характеристика промысловых районов *Phyllophora nervosa* subf. *sphaerica* в Каркинитском заливе

Номер района	Площадь		Биомасса, г/м ²	Запасы	
	км ²	%		т	%
1	41	13,0	5000	205 000	62,8
2	9	2,8	2600	23 400	7,2
3	77	24,3	1000	77 000	23,6
4	9	2,8	640	5760	1,7
5	181	57,1	85	15 385	4,7
Всего	317	—	—	326 545	—

гает 7 кг/м². Нижняя граница залежей филофоры проходит на глубине 22 м, на расстоянии более пяти миль от берега. На окраине пласта появляется *Ph. nervosa* subf. *breviarticulata*.

В районе Ярылгачской бухты пластообразующая филофора занимает площадь 27,8 км². При средней биомассе 2 кг/м² запасы ее составляют 55,6 тыс. т.

Второе «малое поле» пластообразующей филофоры, также представленное subf. *latifolia*, начинается у мыса Каменного в трех милях от берега и простирается к северу вдоль Бакальской косы (рис. 30). Пласт с проективным покрытием 80—95% и толщиной 30—35 см располагается по ровному песчаному дну на глубине 15—20 м. Биомасса филофоры изменяется от 6,4 кг/м² в центре поля до 2,2 кг/м² у его периферии. Площадь, занятая филофорой в районе между мысом Каменным и Бакальской косой, довольно значительная и составляет 99 км². При средней биомассе 4,2 кг/м² запасы *Ph. nervosa* subf. *latifolia* здесь достигают 415,8 тыс. т.

Третье «малое поле» расположено за Бакальской косой. Здесь, на глубине 1—10 м, произрастает *Ph. nervosa* subf. *sphaerica*. Биомасса и запасы филофоры на этом поле распределяются неравномерно, в связи с чем нами выделено пять районов (табл. 25, рис. 30). Наиболее ценными в промысловом отношении являются I и III районы, где сосредоточено 86,4% запасов филофоры. Общая площадь, занятая *Ph. nervosa* subf. *sphaerica*, составляет 317 км², запасы достигают 326 545 т. Таким образом, в Каркинитском заливе нами обнаружено три «малых поля», занятых пластообразующей филофорой, общей площадью 443,8 км², с запасами филофоры в 797,9 тыс. т.

По данным Т. Ф. Шаповой (1954), И. И. Погребняка (1966), И. И. Погребняка и Н. М. Пашковской (1966), *Ph. pervosa* subf. *latifolia* произрастает в Тендровском и Егорлыцком заливах на глубине 1—8 м. В Тендровском заливе филлофора располагается на площади 50 км², запасы ее здесь составляют 78 500 т. В Егорлыцком

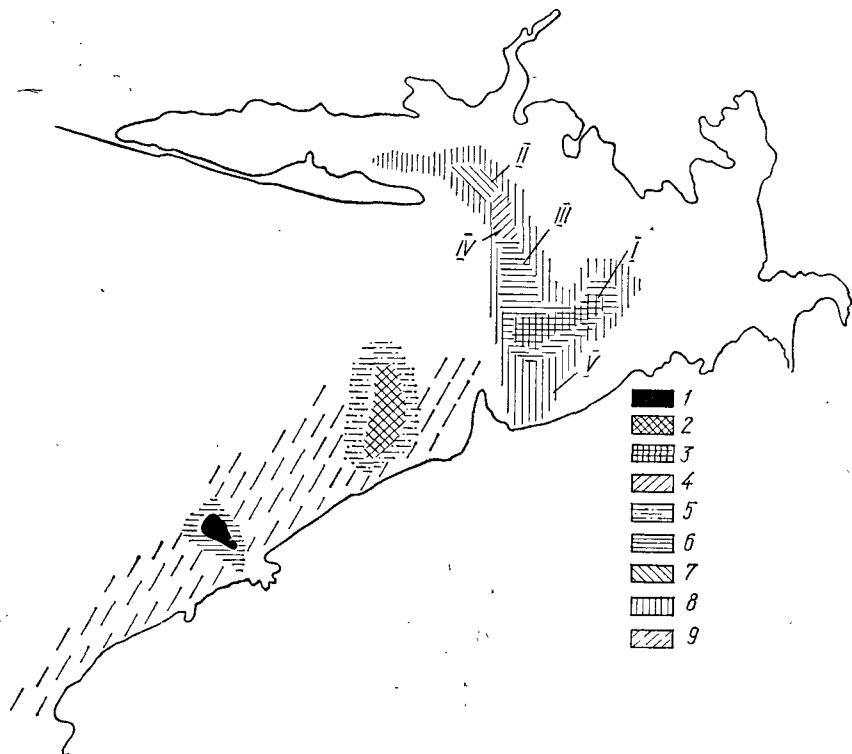


Рис. 30. Распределение биомассы *Phyllophora pervosa* в Каркинитском заливе. В г/м²: 1 — 7000, 2 — 6400, 3 — 5000, 4 — 2600, 5 — 2000, 6 — 1000, 7 — 640, 8 — 85, 9 — 50—100. I—V — промышленные районы *Ph. pervosa* subf. *sphaerica*.

заливе филлофора занимает юго-западную часть на площади 11 км². Общий запас ее здесь равен 5909 т.

Небольшое пятно *Ph. pervosa* subf. *latifolia*, площадью 30 км², имеется в шести милях к западу от Евпатории. При средней биомассе в 2,5 кг/м² запасы ее здесь составляют 75 тыс. т (Калугина-Гутник, Куликова, 1974).

Итак, общие запасы пластообразующей *Ph. pervosa* у советских берегов Черного моря составляют 5 093 559 т сырой массы и распределяются по районам следующим образом (в %): Филлофорное поле Зернова — 81,2, Каркинитский залив — 15,7, Тендровский залив — 1,5, Егорлыцкий залив — 0,1, Евпатория — 1,5.

Продукция. Продукция прикрепленной филлофоры высчитывалась исходя из данных о среднегодовой численности и биомассе популяций, годовом приросте и проценте элиминации. Расчеты показали, что годовая продукция одного растения на глубине 15 м достигает 0,732, а на глубине 20 м — 0,960 г сырого веса. Годовая численность филлофоры на глубине 15 и 20 м соответственно равна 217 и 288 экз/м². Отсюда средняя годовая продукция популяций прикрепленной филлофоры на глубине 15 м составляет 156 и на глубине 20 м — 276 г/м².

Средняя биомасса филлофоры на глубине 15 м равна 814, на глубине 20 м — 1235 г/м² сырого веса. Удельная продукция (коэффициент Р/В) прикрепленной филлофоры на глубине 15 м составляет 0,20, на глубине 20 м — 0,22.

Подсчет продукции популяций пластообразующей филлофоры производился на основе данных по биомассе и запасам, поскольку численность ее подсчитать практически невозможно. Средняя биомасса *Ph. pervosa* в районе расположения основного пласта составляет 2560 г/м². Исходя из среднего годового прироста слоевища, равного 30%, годовая продукция исчисляется 768 г/м². Удельная продукция составляет 0,3. Как было уже отмечено, общие запасы пластообразующей *Ph. pervosa* на Филлофорном поле достигают 4 136 250 т. Годовая продукция пласта равна 1 240 875 т. Однако основной промысловый район на Филлофорном поле содержит запасы *Ph. pervosa* в размере 3,6 млн. т (Калугина, Лачко, 1968). Годовая продукция филлофоры на этом участке составляет 1080 тыс. т. Средний возраст растений, слагающих основной пласт, равен 5 годам, поэтому запасы филлофоры воспроизводятся в среднем за 5 лет.

Годовая продукция *Ph. pervosa* на «малых полях» Каркинитского залива достигает 239 370 т.

При определении годового объема добычи водорослей следует обязательно учитывать естественный процент элиминации побегов слоевища. В противном случае рекомендуемые цифры могут быть во много раз завышены, что может привести к быстрому истощению сырьевых запасов.

Таким образом, если учесть еще процент элиминируемых побегов и необходимость обеспечения процесса естественного воспроизводства пласта, то годовой объем добычи *Ph. pervosa* в районе Филлофорного поля Зернова, возможен в количестве 120 тыс. т сырого веса или 34,0 тыс. т воздушно-сухой массы. Эта величина близка к величинам, рекомендованным, по предварительным данным, Т. Ф. Шаповой (1954), а также А. А. Калугиной и О. А. Лачко (1968), и расходится с данными И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1968). Последние авторы приводят вдвое большую величину, так как не учитывают ни биологические особенности филлофоры, ни процент элиминируемых ее побегов.

Nauck, 1885: 140, fig 57, a; Е. Зинова, 1935: 88, рис. 1; Шапова, 1954: 21, рис. 9, 13а, 15; А. Зинова, 1967: 258, рис. 154, 155.

Ознакомившись с литературными источниками и проанализировав собственные наблюдения в природе в Черном и Белом морях, мы пришли к необходимости высказать ряд критических замечаний по поводу *Ph. brodiaei* и *Ph. interrupta* как видов, находящихся по-видимому, очень близко друг к другу в систематическом положении.

А. Д. Зинова (1970) обнаружила в гербарии Ботанического института Академии наук СССР образец водоросли с собственноручной подписью П. С. Палласа, которая разными альгологами именовалась то как *Phyllophora interrupta* (Grev.) J. Ag. (Е. Зинова, 1912), то как *Phyllophora brodiaei* f. *interrupta* (Grev.) Rosenv. (Rosenvinge, 1893; Printz, 1926; Kylin, 1944, и др.). Поскольку эту водоросль впервые описал П. С. Паллас (Pallas, 1776) под названием *Fucus truncatus*, то, согласно правилам приоритета, А. Д. Зинова вполне законно восстановила ее настоящее название — *Phyllophora truncata* (Pall.) A. Zin. Одновременно она указывает на некоторые морфологические различия образцов этого вида из Чаунской губы, основанные на степени расчленения и ширины пластины. Она считает, что этих различий еще недостаточно для выделения их в самостоятельные формы. На какие-либо другие морфологические отклонения этой водоросли, которые сближали бы ее с *Ph. brodiaei*, А. Д. Зинова не указывает.

Почти в то же время был произведен критический анализ систематики рода *Phyllophora* канадскими альгологами П. Р. Ньюротом и А. Р. А. Тейлором (Newroth, Taylor, 1971). Основываясь на литературных данных и письменном сообщении А. Д. Зиновой о подлинном образце этой водоросли, они пришли к тому же выводу, что и А. Д. Зинова, и переименовали *Ph. interrupta* в *Phyllophora truncata* (Pall.) Newr. et R. Taylor.

Исходя из того, что работа А. Д. Зиновой была опубликована несколько раньше, и к тому же если учесть, что в своих исследованиях Ньюрот и Тейлор пользовались письменной консультацией А. Д. Зиновой, цитату из которой они приводят в своей работе, новую комбинацию названия вида следует признать за А. Д. Зиновой.

Ньюрот и Тейлор (1971) указывают также на то, что *Ph. brodiaei* и *Ph. truncata* принадлежат к одному и тому же виду и должны быть признаны как формы вида *Phyllophora truncata*. В понимании этих авторов структура вида должна выглядеть следующим образом: *Phyllophora truncata* (Pall.) Newr. et R. Tayl. f. *truncata* и *Ph. truncata* (Pall.) Newr. et R. Tayl. f. *brodiaei* (Turn.) Newr. et R. Tayl. Основанием для перевода этих двух видов в формы Ньюрот и Тейлор считают различия в глубине их произрастания и наличие переходных форм на промежуточных глубинах; в северных морях *Ph. in-*

interrupta произрастает на больших глубинах (39 м), а *Ph. brodiaei* — на малых (3—5 м).

Согласно нашим наблюдениям, *Ph. brodiaei* в Черном море, так же как и *Ph. truncata* (Pall.) A. Zin. (= *Ph. interrupta* (Grev.) J. Ag.) в северных морях, произрастает на больших глубинах, от 27 до 50 м, и по своему внешнему виду и строению почти не отличается от образцов, собранных А. А. Калугиной (1958) в Белом море на глубине 3 м, Е. С. Зиновой (1935) и А. А. Калугиной (1964) — у берегов Северного Кавказа на глубине 4—14 м. Более того, *Ph. brodiaei*, проникнув в Черное море и расселившись в значительном количестве на больших глубинах, сохранила те же сроки роста, развития и размножения, что и особи этого вида, произрастающие в северных морях. Мы также считаем, что растения, принадлежащие к *Ph. brodiaei* и *Ph. truncata*, содержат существенные морфологические различия. Слоевище *Ph. truncata* имеет пластинчатое строение с дихотомическим ветвлением и очень коротким стволиком (А. Зинова, 1955, рис. 118; 1970, рис. 1—2; Kylin, 1944, Taf. 13, fig. 44, и др.). Слоевище *Ph. brodiaei*, наоборот, имеет стеблевидное строение с неправильным ветвлением в средней части и веерообразным — на вершине слоевища. Стволик у последнего вида занимает 1/2—3/4 части всего слоевища, и лишь на самой вершине веточек образуются узко-клиновидные пластинки, ширина которых в два — три раза меньше, чем у *Ph. truncata* (Щапова, 1954, рис. 13; А. Зинова, 1955, рис. 117; 1967, рис. 154; Kylin, 1944, Taf. 13, fig. 43).

Ph. brodiaei и *Ph. truncata* отличаются по своему географическому распространению: первый вид является более бореальным, а второй — более арктическим. Их ареалы смешиваются в Белом, Баренцевом и Северном морях, т. е. в переходной части между арктической и бореальной зонами, где особи данных видов также обладают четкими морфологическими различиями. У *Ph. brodiaei* и *Ph. truncata* наблюдается сходство лишь в расположении и строении немателиев, что свидетельствует об их близком родстве.

Анализируя изложенное выше, мы приходим к выводу, что *Ph. brodiaei* и *Ph. truncata* являются самостоятельными видами и объединить их в один вид, понизив до ранга формы, пока что нет достаточных оснований. Разумеется в пределах каждого вида могут быть выделены формы экологические, географические, мутационные и др., но это является предметом специальных наблюдений в природе.

Морфология. Кустики высотой 3—60 см, хрящеватые, с длинными и округлыми стебельками толщиной 1—2 мм. Стебельки в верхней части слоевища постепенно уплощаются, расширяются и у вершины заканчиваются широкими пластинами с клиновидным основанием и лопастными верхними краями. По краям пластин часто развиваются пролификации и немателии, отчего вершина слоевища приобретает бахромчатый вид. Прикрепляется к субстрату с помощью маленькой дисковидной подошвы. Одиночно растет очень редко. Чаще всего поселяется группами по 10—40 побегов в кусте, причем все подошвы сливаются в единую пластину, плотно приклепленную

к грунту. Растет на створках мидий на Филлофорном поле на глубине 30—50 м. Наиболее густые заросли сосредоточены в пределах 38—45 м глубины. Преобладают размеры 30—40 см.

В отличие от северных образцов, черноморские гораздо крупнее, со значительно более развитой стеблевидной частью, более разветвленные и формируют густые и чистые популяции. Слоевища очень

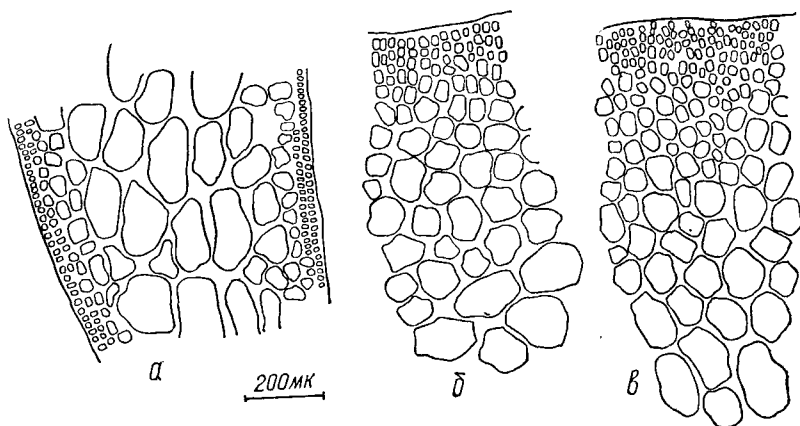


Рис. 31. Поперечный срез слоевища *Phyllophora brodiaei*.
а — молодая пластинка, б — старая пластинка, в — основание черешка.

пушистые, ярко окрашенные, почти лишены эпифитов и создают впечатление, что этот вид вполне адаптировался к обитанию в Черном море.

Анатомия. На поперечном срезе центральная часть пластины и стволика состоит из крупных клеток с довольно толстой оболочкой, к периферии уменьшающихся. Коровой слой пластины образован одним рядом, а стеблевидной части — несколькими рядами мелких, почти квадратных клеток с закругленными углами. У основания ствола взрослых растений на поперечном срезе образуются concentricкие линии, впервые отмеченные у данного вида Л. К. Розенвингом (Rosenvinge, 1931, рис. 500). Как видно на рис. 31, структура ткани с возрастом не изменяется, но увеличивается количество крахмальных зерен, отчего слоевище становится темнее и грубее.

Размножение. По характеру размножения *Ph. brodiaei* сильно отличается от остальных видов *Phyllophora*. У нее известны тетраспоры и сперматии, а цистокарпы отсутствуют. Гонимобласты разрастаются, и нити образуют не цистокарпы, а нематении, развивающиеся на поверхности слоевища. Клетки нитей нематения позднее преобразуются в тетраспоры. Первоначально нематении принимались за отдельный вид — *Actinococcus subcutaneus* (Lyngb.) Rosenv., паразитирующий на *Ph. brodiaei* (Darbishire, 1899; Chemin, 1922, 1927). Х. Клауссен (Claussen, 1929), на основании кариологических исследований органов размножения, впервые пришел к выводу, что

Ph. brodiaei и *Actinococcus subcutaneus* представляют соответственно гаметофит и тетраспорофит одного и того же вида.

Позже эта точка зрения была подтверждена многими авторами (Rosenvinge, 1929; Kylin, 1930; Lund, 1959; Schotter, 1968; Newroth, 1971), изучавшими анатомо-морфологическую структуру и прорастание тетраспор. В частности, Г. Шоттер отмечает, что у «*Ph. brodiaei* наблюдается новый цикл развития, где тетраспорофит развивается непосредственно на гаметофите, споры которого воспроизводят гаметофит» (с. 20). Таким образом, особи *Ph. brodiaei* представляют собой только половые растения. В клетках нитей гонимобласта происходит редукционное деление, и вместо карпоспор образуются тетраспоры (Зинова, 1967).

Л. К. Розенвинг (1929) отмечал, что у берегов Дании нематении у *Ph. brodiaei* появляются весной и опадают с декабря по февраль. Изучая водоросли у берегов Северной Америки и Северной Европы в различные сезоны, П. Р. Ньюрот (1971) пришел к выводу, что для достижения зрелого состояния тетраспорам требуется 18 месяцев, причем развитие нематениев начинается весной, а выход тетраспор происходит зимой второго года с момента начала их формирования.

В наших пробах нематении были отмечены весной и осенью. У весенних образцов, собранных на Филлофорном поле в апреле, они находились только на старших по возрасту сегментах, выросших в предыдущий год. Эти нематении были заполнены крупными тетраспорами и продолжали развиваться в аквариуме до июля. К сожалению, с наступлением высоких летних температур опытные образцы в аквариуме погибли. В апреле также были отмечены и молодые нематении, отличающиеся от прошлогодних меньшими размерами и светло-розовой окраской. Они располагались на молодых сегментах, появившихся этой весной. В октябре все выросшие за лето новые сегменты содержали большое количество нематениев, причем разной величины — как крупных, так и мелких. Кроме того, осенью были обнаружены нематении и на нижележащих сегментах, но их было значительно больше, чем весной. Разумеется, для окончательного решения вопроса о циклах развития органов размножения у черноморских особей требуются более детальные исследования растений в природе в течение всего года.

Наши данные о сроках развития органов размножения носят предварительный характер. Однако уже имеющиеся сведения позволяют предположить, что нематении на черноморских особях также проходят длительный период развития, и вполне возможно, что он протекает так же, как у северных особей, описанных П. Р. Ньюротом (1971) для *Ph. truncata* (по Ньюроту = *Ph. brodiaei* и *Ph. interrupta*).

Рост. Поскольку мы располагаем материалом, собранным в апреле и в конце сентября, наши данные о росте и продукции *Ph. brodiaei* также носят предварительный характер. Тем не менее мы можем вполне определенно сказать, что годовой цикл развития слоевища у *Ph. brodiaei* весьма отличается от такового у *Ph. nervosa*. Рост

слоевища *Ph. brodiaei* начинается весной. Это отчетливо видно по нежным молодым пластинкам длиной 6—17 мм, вес которых в апреле составляет 4,2% общего веса слоевища. Молодые побеги возникают в основном от вершины пластин верхнего яруса и значительно реже — от старых частей слоевища. Наиболее интенсивный рост, видимо, происходит летом, так как в сентябре все молодые побеги уже заканчивают свой рост и достигают длины 40—100 мм. Побеги, выросшие за лето, отличаются от более старых светлой окраской, пластичностью и цельностью края пластин. Старые побеги всегда грубые, темные, узкие, так как у них разрушаются края пластин и остается только утолщенная стеблевидная часть с небольшим расширением к вершине.

Обычно от побегов предыдущего года в последующем году возникает два — пять крупных побегов, длиной 60—100 мм и шириной 10—20 мм, на вершине которых развиваются 15—20 укороченных пластин, длиной 30—40 мм, с вытянутым клиновидным основанием и расширенной вершиной. Все одногодичные побеги располагаются одним ярусом в виде веера. Ярусная структура одновозрастных побегов хорошо прослеживается и в более старых частях слоевища, благодаря чему легко определить возраст растения (рис. 32).

Впервые определение возраста у *Ph. brodiaei* по характеру отхождения листовидных побегов было проведено Л. К. Розенвингом (1931, рис. 499). По его данным, максимальный возраст северных образцов составлял 7 лет. Т. Ф. Шапова (1954) считает максимальным для черноморской водоросли возраст 5 лет. По нашим данным, средний возраст популяции *Ph. brodiaei* равен 4 годам, максимальный — 10. С возрастом большинство побегов разрушается, отламывается и остается только один-два главных, которые составляют ось слоевища. Средний годовой линейный прирост у *Ph. brodiaei* нами определен в 70 мм.

Вес слоевища также зависит от возраста растений и изменяется в среднем от 0,05 (1 год) до 1,64 г (7 лет). Годовой прирост одной особи соответственно варьирует от 0,05 до 0,40 г. Средняя годовая продукция одного растения (средний прирост массы за год) равна 0,31 г, что составляет 25% общего веса слоевища.

Численность, биомасса, запасы, продукция. По количественному развитию *Ph. brodiaei* стоит на втором месте среди видов филофоры и занимает 58,8% площади Филлофорного поля. Впервые пышные заросли этого вида были описаны Т. Ф. Шаповой (1954). Со времени ее исследований в распределении *Ph. brodiaei* произошли значительные изменения. Ареал вида заметно увеличился за счет расселения в северную и восточную части поля.

Большую роль в жизни *Ph. brodiaei* здесь играют, по нашему мнению, холодные течения в придонном слое воды. Согласно гидрологическим данным АзЧерНИИРО, вдоль западного берега Черного моря в теплый период года прослеживается узкая зона наиболее холодных вод. Холодное течение отмечается по всей западной половине поля (Калугина, Лачко, 1966, рис. 1). Наиболее густые

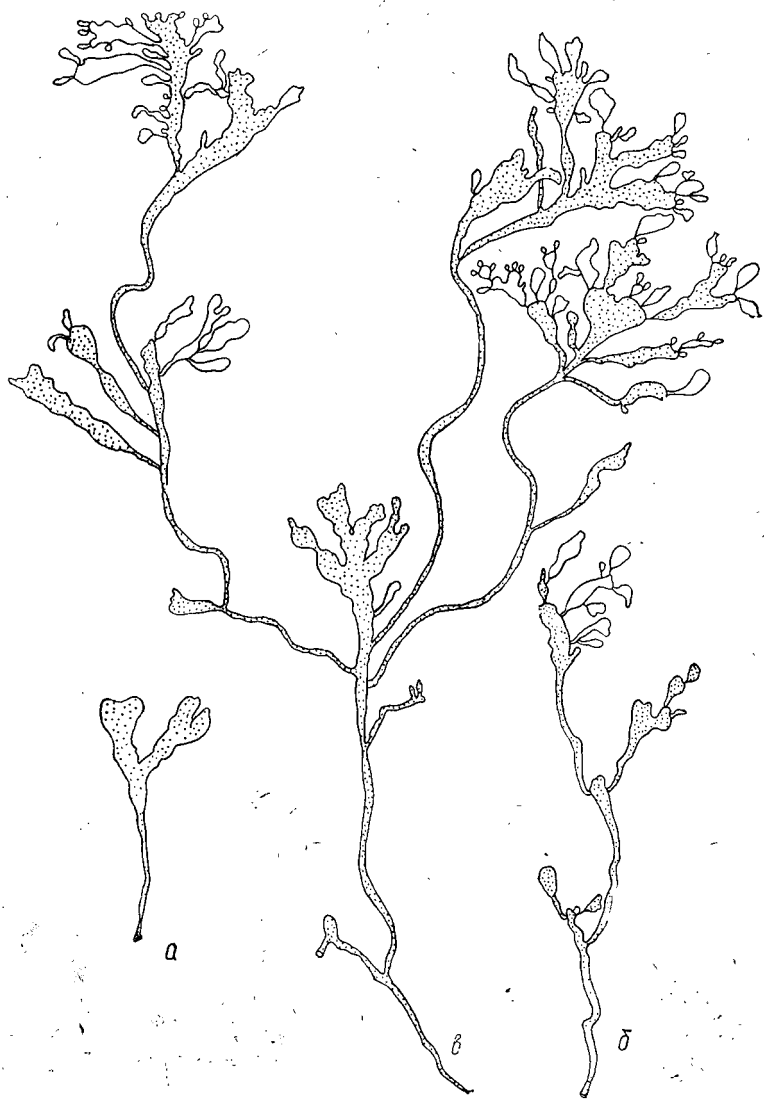


Рис. 32. Внешний вид *Phyllophora brodiaei* в возрасте одного (а), трех (б) и шести (в) лет.

заросли *Ph. brodiaei* располагаются именно на том участке дна, где проходят холодные течения. С восточной стороны заросли значительно удалены от границы холодного течения, но массового развития здесь они уже не достигают.

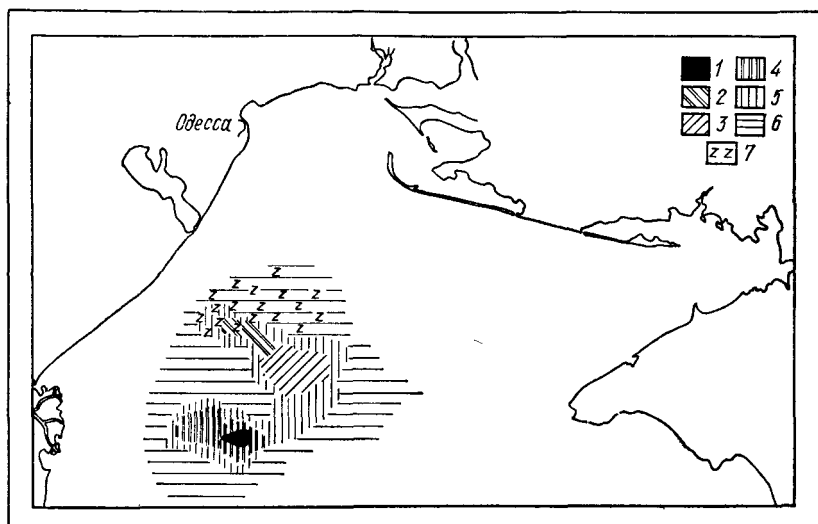


Рис. 33. Распределение запасов *Phyllophora brodiaei* по районам на Филлофорном поле Зернова.

В тыс. *t* сырого веса: 1 — 254,6, 2 — 253,5, 3 — 253,8, 4 — 232,7, 5 — 339,3, 6 — 115,5, 7 — заросли *Phyllophora pseudoceranioides* с общими запасами 25,8 тыс. *t*.

Ввиду неравномерного расположения запасов *Ph. brodiaei* нами выделено шесть районов. Данные о количественном распределении *Ph. brodiaei* (табл. 26, рис. 33) показывают, что запасы этого вида филлофоры довольно значительны и составляют в общей сложности 1 449 500 *t*. Наиболее ценными с промышленовой точки зрения могут быть 1, 2, 3 и 4-й районы, где сосредоточено 68,6% запасов.

Таблица 26

Характеристика промышленных районов *Phyllophora brodiaei* на Филлофорном поле

Номер района	Площадь		Биомасса, г/м ²	Запасы	
	км ²	%		<i>t</i>	%
1	50	0,78	5093	254 650	17,57
2	150	2,33	1690	253 500	17,48
3	450	7,00	564	253 800	17,51
4	475	7,40	490	232 750	16,06
5	1450	22,57	234	339 300	23,41
6	3850	59,92	30	115 500	7,97
Всего	6425	—	—	1 449 500	—

Ph. brodiaei обычно поселяется на раковинах мидий большими группами, поэтому средняя численность ее очень высокая — 1128 экз/м². Средняя биомасса зарослей равна 1400 г/м². Средняя продукция популяций составляет 345 г/м², а удельная — 0,25. Годовая продукция зарослей *Ph. brodiaei* составляет 362 375 т.

Наблюдения показали, что чем дальше от вершины слоевища расположены старые ярусы, тем ниже величина их остаточной продукции. С возрастом вес элиминируемых побегов повышается от 20 до 51% исходного прироста. Средний годовой процент элиминации побегов *Ph. brodiaei* равен 30. Исходя из годовой продукции, среднего возраста популяций, равного четырем годам, и процента элиминации, годовой объем добычи *Ph. brodiaei* может составлять 63 тыс. т сырого веса, или около 18 тыс. т воздушно-сухого.

PHYLLOPHORA PSEUDOCERANOIDES (GMEL.) NEWR. ET R. TAYL.

Newroth et A. R. A. Taylor, 1971: 95.— *Phyllophora membranifolia* (Good. et Wood.) J. Ag. Nauck, 1885: 143, fig. 57b, Шапова, 1954: 23, рис. 14, 16; А. Зинова, 1967: 261, рис. 156; Schotter, 1968: 26, fig. 3—5.— *Fucus pseudoceranoides* Gmelin, 1768: 119, tab. VII, fig. 4.

Согласно данным Ньюрота и Тейлора (Newroth et A. R. A. Taylor, 1971), *Ph. membranifolia* (Good. et Wood.) Endl. должна именоваться *Ph. pseudoceranoides* (Gmel.) Newr. et R. Tayl. Они считают, что старое название *Fucus membranifolius* Good. et Wood. (1797) является незаконным, поскольку эта же водоросль была значительно раньше описана Гмелином (Gmelin, 1768) под названием *Fucus pseudoceranoides*. Наше ознакомление с рисунком оригинала и его описанием в работе Гмелина подтверждает вывод, сделанный Ньюротом и Тейлором.

Морфология. Слоевище состоит из неправильно разветвленных кустиков высотой 3—20 см, состоящих из голых стеблевидных ветвей, оканчивающихся на вершине листовидными пластинками треугольной формы (рис. 34). Стеблевидная часть таллома у основания цилиндрическая, выше сдавленная, темного, почти черного цвета, толщиной около 1 мм, сильно ветвится и имеет много боковых побегов. По сравнению с *Ph. brodiaei*, листовидные пластинки немногочисленные, тонкие и нежные. Длина пластинок 1,5—3 см, ширина у основания 2—5 мм, в верхней части 10—20 мм. Некоторые пластинки на вершине дихотомически разделены. Растет на створках мидий, группами, реже одиночно и прикрепляется маленькой дисконидной подошвой.

Анатомия. На поперечном срезе в центре расположены крупные клетки, причем у пластинок — с тонкой оболочкой, а у стебельков — с толстой (рис. 34, б, в). В зависимости от возраста коровой слой состоит из одного — пяти рядов мелких окрашенных клеток почти прямоугольной формы.

Размножение. У *Ph. pseudoceranoides* имеется тетраспорифит и гаметофит, причем последний двудомный. Сперматангии образу-

ются в специальных листочках по краям пластин мужских гаметофитов. Прокарпы встречаются в яйцевидной формы листочках, которые обычно развиваются на стеблевидных частях женских гаметофитов. В этих выростах формируются цистокарпы, до 2 мм в диаметре, снабженные короткой ножкой (Зинова, 1967, рис. 156, а; Schotter, 1968, fig. 4—5; Newroth, 1972).

Тетраспорангии формируются в нематеевидном слое, расположенном посередине молодых пластин, и отличаются от неплодоносящей части своей темной окраской и выпуклостью (рис. 34, а, 1).

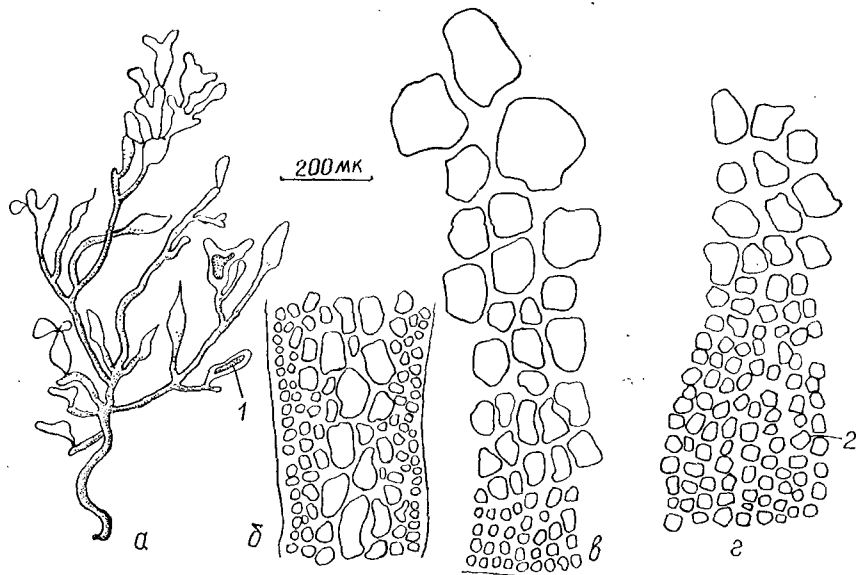


Рис. 34. *Phyllophora pseudoceranoioides* (Gmel.) Newr. et R. Tayl.

а — внешний вид слоевища с нематециями (1); б — г — поперечный срез через пластину (б), стебель (в) и нематеции (г), 2 — нематециальные нити.

Цистокарпы и тетраспорангии были обнаружены нами в апреле. Первые были зрелыми и почти пустыми, а вторые — в начальной стадии развития (рис. 34, а). В осенних пробах образцы содержали цистокарпы с карпоспорами и тетраспорангии; последние были крестообразно разделены.

П. Ньюрот (1972) отмечает, что у берегов Северной Америки, как у атлантических, так и у тихоокеанских, созревание сперматозоидов и появление прокарпов происходят в июне и июле. Созревание же цистокарпов наблюдается осенью, карпоспоры высыпаются в период с середины ноября до февраля. В отдельных случаях зрелые цистокарпы сохранялись до мая. Нематеции начинают появляться весной, а деление тетраспорангиев наступает только в ноябре. Освобождение тетраспор происходит с ноября по январь.

Сравнивая наши материалы с данными Л. Розенвинга (1931) и П. Ньюрота (1972), можно предположить, что развитие органов

размножения у черноморских и северных особей *Ph. pseudoceranoides* происходит в одни и те же сроки.

Биомасса и запасы. *Ph. pseudoceranoides* занимает северо-западную часть Филлофорного поля (рис. 33). Растет в прикрепленном состоянии, очень редко в неприкрепленном и встречается вместе с *Ph. nervosa* и *Ph. brodiaei*. Чистых популяций не образует. Заросли расположены на сравнительно мелководном участке поля, на глубине 20—30 м и реже встречаются на глубине 32—35 м.

Ph. pseudoceranoides впервые для Черного моря была описана Т. Ф. Шаповой (1954), которая обнаружила этот вид на трех станциях в западной части Филлофорного поля. В настоящее время площадь распространения этого вида несколько расширилась.

Нам представляется, что произрастание *Ph. pseudoceranoides* в северо-западной части поля обусловлено наличием придонных холодных течений, о чем уже говорилось выше. Однако, по сравнению с *Ph. brodiaei*, *Ph. pseudoceranoides*, видимо, находится здесь в условиях, менее благоприятных для ее развития. Об этом свидетельствует тот факт, что слоевища этого вида не достигают больших размеров, густо заселены эпифитами и не образуют таких пышных зарослей, как *Ph. nervosa* и *Ph. brodiaei*.

Район распространения *Ph. pseudoceranoides* на Филлофорном поле охватывает площадь 1125 км². Заросли данного вида довольно редкие и располагаются более или менее равномерно. Биомасса колеблется в пределах 10—350 г/м². Средняя биомасса для всего участка очень низкая — 23 г/м². Запасы *Ph. pseudoceranoides* невелики — всего 25 875 т, что составляет 0,5% общих запасов филлофоры.

PHYLLOPHORA TRAILLII HOLM. EX BATT.

Batters, 1890: 335, pl. XI, fig. 6—11; Rosenvinge, 1931: 544, fig. 529; Schotter, 1968: 33, fig. 10—12, Newroth et A. R. A. Taylor, 1971: 95, fig. 2.—*Rhodymenia corallicola* Ardiss. in Woronichin — Воронихин, 1909: 206, рис. 3, 4.

Данный вид для Черного моря описывается впервые. Образцы этой водоросли были собраны еще в 1908 г. Л. Бенике в районе Севастопольской бухты, и в его гербарии она значится под названием *Rhodymenia palmata*. При просмотре гербарных образцов Н. Н. Воронихин (1909) отнес эту водоросль к средиземноморскому виду *Rhodymenia corallicola* Ardiss. Отсутствие сведений об органах размножения и очень малые размеры слоевищ, принятых Н. Н. Воронихиным за начальные стадии развития, не позволили ему дать более детальное описание водоросли. В период наших работ в районе Севастопольской бухты эта крошечная водоросль постоянно попадалась в пробах с глубины от 5 до 22 м. Мы располагаем образцами водоросли, собранными в течение 1964—1971 гг. и охватившими все месяцы года. Однако ни на одном из многочисленных образцов нам не удалось обнаружить органы размножения.

В связи с опубликованием двух очень интересных работ по филлофорам (Schotter, 1968; Newroth et A. R. A. Taylor, 1971) появилась

возможность несколько разобраться в нашей неизвестной водоросли, хотя ряд вопросов, связанных с ее размножением, остаются еще несъясненными. Особенно ценными для сравнения оказались фотографии исходных образцов с собственноручной подписью Баттерса, приведенные в статье Ньюрота и Тейлора, по которым было сделано первое описание этой водоросли Е. Баттерсом (Batters, 1890). По ана-

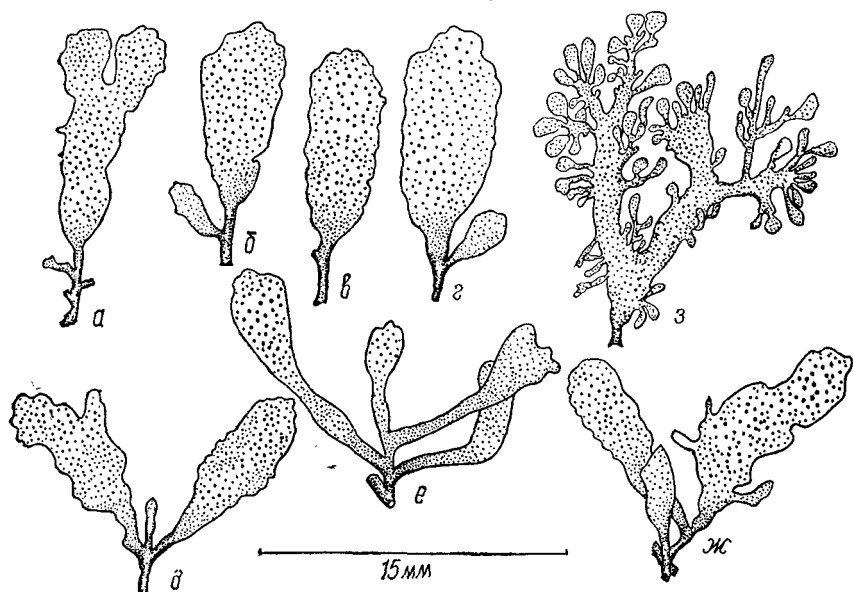


Рис. 35. *Phyllophora traillii* Holm. ex Batt. Внешний вид водоросли в разные месяцы:

а — г — в марте, д — ж — в июне, з — в октябре.

томическому и морфологическому строению, а также по размерам слоевища и условиям обитания наши образцы несомненно относятся к *Phyllophora traillii* Holm. ex Batt.

Морфология. Слоевище маленькое, пластинчатое, высота от 2 до 18 мм, преимущественно 5—8 мм, ширина пластины 2—4 мм. У основания пластина заканчивается коротким цилиндрическим стебельком длиной 2—3 мм и толщиной 0,2—0,3 мм, с дисковидной подошвой. Слоевище ветвится слабо. В пластинчатой части преобладает дихотомическое ветвление, а в стеблевидной — боковое. Ветвление имеет сезонный характер: весной и летом, как правило, пластины простые, цельнокрайние, осенью разветвляются, расчлениются на две — четыре доли, а к началу зимы по краям образуют пролификации (рис. 35).

Анатомия. На поперечном сечении пластины и стволика (рис. 36) видна анатомическая структура, характерная для рода *Phyllophora*. Центральный слой состоит из крупных клеток, диаметром 55—60 мк, с довольно толстой оболочкой, уменьшающихся к периферии. Коро-

вой слой образован одним рядом очень мелких клеток, почти квадратных, диаметром 6 мк. Пластина очень тонкая, 120—140 мк толщиной.

Размножение. У *Ph. traillii* органы размножения встречаются очень редко. Л. Розенвинг (Rosenvinge, 1931) отмечал, что у берегов Дании образцы этого вида были стерильными не только в марте и апреле, когда они не имели пролификаций, но и в июле, когда по краям пластины появились краевые листочки. Цистокарпы у *Ph. traillii* впервые были обнаружены Е. Баттерсом (Batters, 1890). Он указывал, что цистокарпы погружены в краевые листочки и у берегов Британии созревают в январе и в феврале.

Более подробное описание органов размножения, сопровождающееся оригинальными рисунками, дано Г. Шоттером (Schotter, 1968, fig. 11—12). Согласно его данным, женские и мужские органы развиваются на разных растениях. Мужские органы находятся на маленьких «листочках», которые развиваются по краю пластины, а не на ее поверхности. Эти листочки, обычно очень многочисленные, образуют вокруг пластины густую кайму. Листочки, содержащие женские органы размножения, не так многочисленны, но более массивны и развиваются как по краю, так и на поверхности пластин.

Прокарпы развиваются в средней зоне листочка. Карпогонияльная ветвь, слегка искривленная, имеет 4 клетки, которые поднимаются над клеткой-опорой, большого размера и с толстой стенкой. Карпогон кончается трихогиной. На одном листочке обычно развивается только один цистокарп, как у *Gyrodogongrus*. Поперечный срез листочка, содержащего зрелый цистокарп, имеет овальный контур. Вся его внутренняя часть занята нитями гонимобласта, окруженного со всех сторон утолщенным коровым слоем листочка. Тетраспорангии у этого вида неизвестны.

Как видно на рис. 35, у черноморских образцов осенью по краям пластины образуются листочки, на которых, вероятно, зимой и развиваются органы размножения. По-видимому, развитие органов размножения протекает в очень сжатые сроки. Следует также отметить, что в зимние месяцы из-за постоянных штормов невозможно часто отбирать пробы у открытого берега, где обитает данная водоросль.

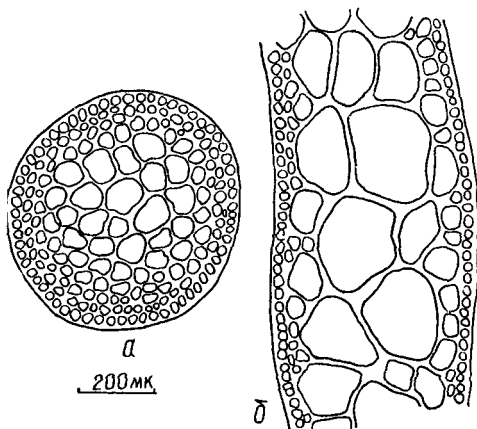


Рис. 36. Поперечный срез слоевища *Phyllophora traillii*.

а — черешок, б — пластинка

Произрастание водорослей в неприкрепленном состоянии — явление довольно обычное. Поэтому причины возникновения Филлофорного поля Зернова могут быть несколько лучше поняты, если мы попытаемся проанализировать общий вопрос о происхождении популяций неприкрепленных водорослей.

Нам представляется, что образование залежей водорослей обусловлено эколого-физиологическими особенностями данной группы растительных организмов, с одной стороны, и своеобразием окружающей их водной среды, с другой. В отличие от наземных растений, существование которых неразрывно связано с состоянием корневой системы и наличием питательных веществ в почве, у водорослей органы прикрепления выполняют только механическую функцию. Питательные вещества, находящиеся в растворенном состоянии в воде, усваиваются всей поверхностью слоевища, независимо от того, в каком состоянии находится растение — в прикрепленном или неприкрепленном. Практически почти все морские водоросли, кроме корковых, способны вегетировать в неприкрепленном состоянии. Продолжительность их жизни в таком виде зависит от того, в какие условия они попадают после отрыва от субстрата.

Большинство морских водорослей растет в мелководной зоне открытых берегов с хорошей циркуляцией водных масс. Оторвавшиеся от субстрата растения быстро разрушаются от механического действия штормовых волн. В таких условиях продолжительность жизни растений в неприкрепленном состоянии исчисляется всего несколькими днями. Иногда образуются свалы водорослей, которые или выбрасываются во время шторма на берег, или сносятся течением в глубь моря. В обоих случаях водоросли быстро погибают и перегнивают. Вот почему у открытых берегов с крутым склоном дна популяции неприкрепленных форм водорослей отсутствуют.

Совершенно иная картина наблюдается в защищенных от действия штормовых волн участках с ровным рельефом дна. Это одинаково относится как к мелководным бухтам и заливам, так и к районам с относительно большими глубинами (20—50 м). В таких условиях оторвавшиеся от субстрата водоросли обычно продолжают вегетировать. Длительность нахождения растений в неприкрепленном состоянии в данном случае уже зависит от биологических свойств организма. Как показывают наблюдения, популяции неприкрепленных форм обычно образуются видами, обладающими широкой амплитудой экологической изменчивости. Из трех отделов водорослей наибольшее число залежей неприкрепленных форм образуют багрянки, отличающиеся своей эврибионтностью.

В настоящее время скопления неприкрепленных водорослей известны для шести морей СССР, и все они образованы багрянками (Киреева, 1964). К ним относятся *Ahnfeltia plicata* (Белое, Японское и Охотское моря), *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. и *Phyllophora brodiaei* (Балтийское море), *Lophosiphonia obscura* (Каспий-

ское море) и *Phyllophora nervosa* (Черное море). Меньше всего встречаются популяции неприкрепленных форм зеленых и бурых водорослей. К первым относятся *Ulva rigida* (Черное море) и *Cladophora* (оз. Байкал), а ко вторым *Ascophyllum nodosum* f. *scorpioides*, *Desmarestia aculeata* (Белое и Балтийское моря), *Cystoseira barbata* var. *repens* (Черное море) и виды *Sargassum* (Саргассовое море). По сравнению с багрянками, зеленые и бурые водоросли, за исключением саргассумов, не образуют мощных скоплений и, как правило, входят в качестве субдоминантов в растительные сообщества.

Анализ литературных данных и собственных наблюдений по анатомо-морфологической структуре, биологическим и экологическим особенностям пластообразующих водорослей позволил выделить ряд общих для них черт, которые мы объединяем в две группы — биологические и экологические.

К биологическим особенностям относятся:

1. Размножение пластообразующих водорослей вегетативным путем и полное редуцирование полового и бесполого способов. При нахождении растений в залежах вегетативный способ размножения оказался самым эффективным, обеспечивая наибольшую жизнеспособность пласта и его воспроизводство.

2. Наличие у таллома пластообразующих багрянок эластичной наружной кутикулы, которая при неблагоприятных условиях утолщается и предохраняет от гибели нижележащие ткани. При наступлении благоприятных условий (при перевертывании пласта и усилении освещенности) кутикула разбухает и создает возможность появления новых боковых побегов.

3. Принадлежность водоросли к многолетним формам. Эта особенность имеет огромное биологическое значение в конкурентной борьбе за жизненное пространство. Однажды заняв определенную экологическую нишу, многолетняя популяция приобретает монопольное положение и угнетающе действует на развитие других видов водорослей. Этим определяется следующая особенность популяций пластообразующих водорослей.

4. Монодоминантный состав, простая структура и специфическая среда пластообразующих сообществ, что в целом ограничивает обитание в них представителей флоры и фауны.

5. Широкий диапазон фотосинтетической активности багрянок, что связано с пигментной структурой коровых клеток таллома. Это свойство обеспечивает произрастание водорослей на больших глубинах, где другие водоросли в массовом количестве произрастать не могут.

К экологическим особенностям пластообразующих водорослей относятся:

1. Приуроченность пласта к пологим и защищенным участкам дна, занимающим обширные пространства шельфовой зоны. Эти условия способствуют равномерному распределению растений по дну.

2. Приуроченность залежей водорослей к мягким грунтам с примесью ракушечника, где прикрепленные водоросли развиваются глабо.

3. Расположение зарослей водорослей в мелководных закрытых заливах и лагунах или на больших глубинах в халистатической зоне.

4. Наличие в местах расположения залежей придонных течений, обеспечивающих постоянную циркуляцию водных масс, что необходимо для постоянного поддержания жизнеспособности растений по всей толщине пласта.

Перечисленные основные черты пластообразующих водорослей в равной степени относятся к району Филлофорного поля Зернова и к «малым полям» филлофоры, расположенным в Егорлыцком и Каркинитском заливах и у Евпатории.

В литературе имеется две точки зрения на возникновение скоплений филлофоры на Филлофорном поле. К. И. Мейер (1937) считал, что залежи водорослей в данном районе имеют непосредственную связь с прибрежными прикрепленными формами и постоянно пополняются путем заноса их придонными течениями с берегов Крыма. Н. В. Морозова-Водяницкая (1948), а затем Т. Ф. Шапова (1954) убедительно доказали несостоятельность данной теории уже хотя бы потому, что у берегов Крыма отсутствуют скопления филлофоры в количестве, способном пополнять запасы залежей на Филлофорном поле. Кроме того, между Филлофорным полем и Каркинитским заливом существует территориальный барьер с большими глубинами и илистыми грунтами, через которые слоевища филлофоры, удельно тяжелее воды, практически не могут перемещаться течением по дну на дальнейшее расстояние и в большом количестве.

Изложенные в начале главы данные сравнительного анализа анатомо-морфологического строения слоевища и внутривидовой таксономической структуры *Ph. nervosa* отчетливо показывают, что пластообразующая филлофора генетически неразрывно связана с прикрепленной формой. Однако наличие четко обособившихся вариантов, форм и подформ, отличающихся друг от друга не только размерами слоевища и условиями мест обитания, но и физиолого-биохимическими особенностями (Сивцов, 1970; Каминер, 1973), свидетельствует о том, что Филлофорное поле возникло сравнительно давно.

Наблюдения в районе Евпатории, где на протяжении всего нескольких десятков метров дна была обнаружена серия переходных форм, от типичной прикрепленной *Ph. nervosa* f. *longiarticulata* до типичной пластообразующей *Ph. nervosa* subf. *latifolia*, явно свидетельствуют о том, что образование пластообразующих форм происходит и в настоящее время в тех местах, где имеются для этого благоприятные условия. Отдельные свалы неприкрепленной филлофоры встречаются и у Севастополя. В 1958 г. К. А. Виноградов (1960а) обнаружил «малое поле» пластообразующей филлофоры в Прикерченском районе, несомненно, местного происхождения, возникшее из произрастающей у берега прикрепленной формы.

Образование скоплений водорослей на Филлофорном поле, на наш взгляд, не является чем-то особенным, необычным. Процесс возникновения вначале неприкрепленной формы, затем свалов, а

позже пласта на первых этапах происходил на месте и, вероятно, таким же путем, как мы видим у Евпатории. Об этом свидетельствует тот факт, что в районе Филлофорного поля *Ph. pervosa* произрастает не только в неприкрепленном состоянии, как это считалось раньше, но и в прикрепленном. Филлофора, прикрепленная к створкам моллюсков, особенно мидий и фазеолины, отмеченная нами на 36 станциях, довольно обычна для всей окраины поля (Калугина, Лачко, 1966). На произрастание в данном районе прикрепленной *Ph. pervosa*, у которой были обнаружены органы полового размножения, также указывают К. А. Виноградов (1960б), И. И. Погребняк и П. П. Островчук (1972). Некогда образовавшийся пласт постепенно увеличивался и своим мощным слоем вытеснял особи прикрепленной формы, поэтому последняя сохранилась только на окраине поля, где слабее всего развита неприкрепленная филлофора.

Уникальным представляется не сам факт существования залежей водорослей, а мощность их развития как по толщине пласта, так и по занимаемой площади, не имеющая равной в Мировом океане. Свообразный гидрологический режим и физико-химические свойства водных масс в северо-западной части Черного моря оказались наиболее благоприятными для развития именно *Ph. pervosa*, о чем свидетельствует образование залежей различной величины. Небольшие скопления пластообразующей *Ph. pervosa* известны для Средиземного (Nauck, 1885) и Красного (Калугина-Гутник, 1971а) морей. Образование же мощного скопления залежей данного вида на площади около 11 тыс. км², помимо выше названного комплекса факторов внешней среды, связано также с наличием в северо-западной части моря огромной мелководной шельфовой зоны с ровным рельефом дна, чего не наблюдается ни в Средиземном, ни в Красном морях. Замечено, что чем уже мелководная зона и круче склон дна у берега, тем слабее развита неприкрепленная филлофора. В таких местах образуются или свалы (у Севастополя), или небольшой пласт (у Евпатории). И, наоборот, чем шире мелководная зона и ровнее рельеф дна, тем большей величины достигает пласт («малые поля» в Каркинитском заливе).

Таким образом, формирование мощного пласта в районе Филлофорного поля, по нашему мнению, шло не путем переноса течением водорослей по дну из прибрежных участков моря и последующим их развитием, как считают Н. В. Морозова-Водяницкая (1948) и Т. Ф. Щапова (1954), а на месте, так как произрастание *Ph. pervosa* в прикрепленном состоянии является обычным для всей северо-западной части моря в зоне песчаного ракушечника, мидиевого и даже фазеолинового илов. Наиболее жизнеспособной *Ph. pervosa* оказалась именно в неприкрепленном состоянии, что и обусловило ее пышное развитие. В этом отношении наши данные подтверждают и дополняют высказанную Н. В. Морозовой-Водяницкой и Т. Ф. Щаповой точку зрения о том, что интенсивный рост *Ph. pervosa* обусловлен чрезвычайно благоприятными условиями обитания и биологическими свойствами самого вида.

ЦИСТОЗИРА

Cystoseira Ag. относится к классу *Cyclosporophyceae* Aresch., порядку *Fucales* Kylin, семейству *Sargassaceae* (Decne.) Kütz. Согласно последним данным (Калугина-Гутник, 1973а), в Черном море произрастает два вида цистозир — *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag. и *C. crinita* (Desf.) Borg. В результате многолетних наблюдений нами установлено, что по всем признакам (кроме воздушных пузырей, которые у *C. barbata* f. *flaccida* (Kütz.) Woronich. отсутствуют) *C. barbata* f. *flaccida* идентична *C. bosphorica* Sauv., а *C. barbata* f. *barbata* — *C. barbata* f. *hoppii* J. Ag. Эти данные подтверждали мнение о существовании в Черном море двух видов цистозир — *C. barbata* и *C. bosphorica*. Критический анализ литературных данных и гербария, хранящегося в Отделе низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, показал, что растения, относящиеся к *C. bosphorica*, идентичны средиземноморскому виду *C. crinita* Borg, судя по описаниям и рисункам Ф. Кютцинга (Kützing, 1860), Ж. Фельдманна (Feldmann, 1937) и А. Эрцеговича (Ercegovič, 1952). Исходя из принципа приоритета, второй черноморский вид следует относить к *C. crinita*. *C. flaccida* Kütz. и *C. bosphorica* Sauv., описанные значительно позже, являются его синонимами.

Черноморские цистозирсы обладают высокой амплитудой экологической изменчивости. Как правило, в защищенных участках у *C. barbata* и *C. crinita* длина боковых ветвей, длина и толщина воздушных пузырей и рецептакулов в три — пять раз выше, чем у растений, произрастающих у открытого берега. У открытых и прибойных берегов на слоевищах обоих видов цистозир воздушные пузыри образуются очень редко и приурочены к периоду размножения, в то время как в защищенных участках они развиваются в большом количестве в течение всего года. Наибольшими различиями обладают растения, произрастающие в крайних условиях обитания — в защищенных бухтах и у открытых и прибойных участков моря.

По мере изменения условий обнаруживается целый ряд переходных морфологических признаков, однако можно выделить ряд четко ограниченных друг от друга групп. Внутривидовые различия более ярко выражены у *C. barbata*, чем у *C. crinita*, поскольку последняя приурочена преимущественно к открытым берегам и очень редко заходит в защищенные участки, т. е. обитает в более однородных условиях, чем *C. barbata*.

Согласно последним данным (Зинова, Калугина, 1974), *C. crinita* в Черном море представлена двумя формами — f. *crinita* и f. *bosphorica* (Sauv.) A. Zin. et Kalug. (рис. 37, а, б). *C. barbata* имеет более сложную внутривидовую структуру. Она содержит два варианта — var. *barbata* и var. *repens* A. Zin. et Kalug. В пределах var. *barbata* в свою очередь выделены 2 формы — f. *barbata* и f. *hoppii* (Ag.) J. Ag. (рис. 37, в, г).

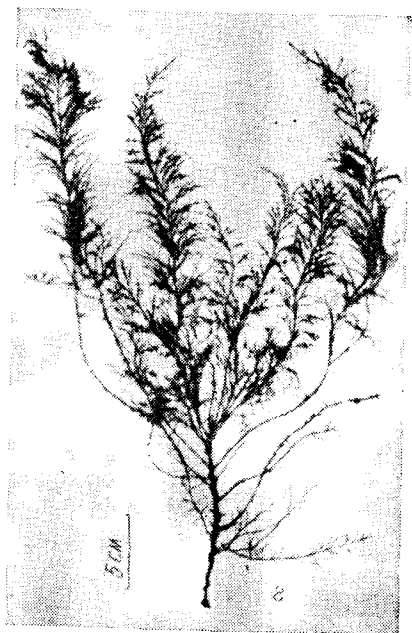
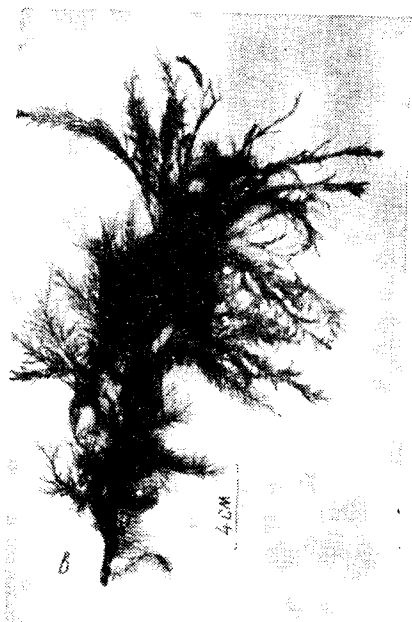
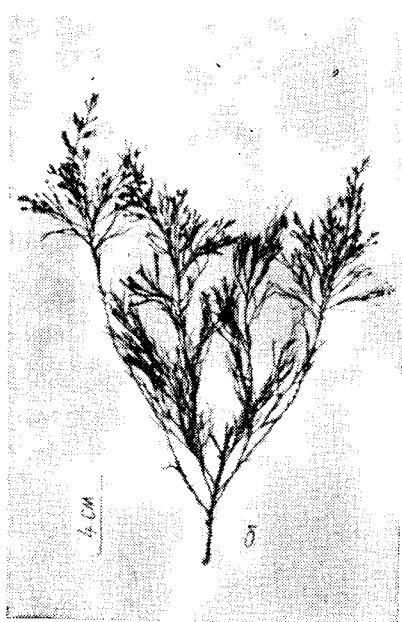


Рис. 37. Внешний вид цистозиры.

a — *C. crinita* (Desf.) Bory, *б* — *C. crinita* f. *bosporica* (Sauv.) A. Zin. et Kalug., *в* — *C. barbata* (Good. et Wood.) Ag., *г* — *C. barbata* f. *hoppli* (Ag.) J. Ag.

Внутривидовые таксоны, выделенные нами в пределах *C. barbata* и *C. crinita*, охватывают особей, обитающих в резко различных экологических условиях и представляющих собой длительные генетически закрепленные модификации.

CYSTOSEIRA BARBATA (GOOD, ET WOOD.) AG.

C. Agardh, 1821: 57; *J. Agardh*, 1848: 223 (var. α -turneri et var. β -hoppii); *Nauck*, 1885: 296, fig. 124; *Воронихин*, 1908в: 114 («типичная форма» et f. hoppii); *Зинова*, 1935: 73 («типичная форма» et f. hoppii); *Морозова-Водяницкая*, 1940: 209; *Ercegović*, 1952: 83, tab. XXII, XXIII, XXIV a—d («тип» et var. thophuloidea); *Щапова*, 1953: 300, рис. 5, 7, 11, 12; *А. Зинова*, 1967: 174, рис. 104 (слева).—*Fucus barbatus* *Good. et Wood.* 1797: 128; *Turner*, 1819: 124, tab. 250.—*Cystoseira hoppii* *Ag.*, 1821: 59; *Kützing*, 1860: 16, tab. 45, 1.

Морфология. Растет в прикрепленном и неприкрепленном состоянии. Прикрепленные кусты одиночные, длиной 20—170 см и толщиной 4—12 мм. От ствола отходят боковые ветви двух типов: первичные, или главные, и вторичные, или адвентивные, которые густо покрывают поверхность ствола. Первые имеют длину 100—400 мм, вторые — 50—100 мм. Основания боковых ветвей I порядка у *C. barbata* гораздо мощнее, чем у *C. crinita*, поэтому ветви, как правило, отламываются на некотором расстоянии от ствола и не покрываются кутикулой, а на образовавшихся пеньках гораздо активнее формируются адвентивные ветви, которые густо покрывают поверхность ствола от самого его основания. Нередки случаи, когда на месте пенька образуется боковой ствол, который растет и развивается подобно главному стволу. Отсутствие гладкой наружной оболочки, большая толщина ствола и наличие на нем значительного количества адвентивных ветвей и эпифитов делают слоевище *C. barbata* грубым, менее гибким и, следовательно, менее стойким в условиях высокой прибойности. Эти особенности строения таллома до некоторой степени объясняют приуроченность *C. barbata* к полузащищенным и защищенным участкам моря. *C. barbata* встречается и у открытых берегов, но там она обитает в основном на больших глубинах, где меньше сказывается действие шторма. У берега, на глубине 0,2—3 м, где популяции цистозиры состоят главным образом из *C. crinita*, *C. barbata* растет между крупными валунами и в середине зарослей *C. crinita*. Воздушные пузыри продолговато-овальные, длиной 7—15 мм и шириной 2—5 мм, располагаются одиночно и четковидно по 2—10 на ветвях I—V порядков (рис. 38, А). Длина пузырей в два-три раза больше ширины. У открытых берегов они развиваются слабо и приурочены к периоду размножения, а в бухтах встречаются круглый год.

Рецептакулы имеют длину 2—20 мм и ширину 1—3 мм, овальные или ланцетовидные, без шипиков, с гладкой и слегка волнистой поверхностью и со стерильным отростком на вершине (рис. 38, А, б). Огонии довольно крупные, строго овальной формы, длина их в 1,5—2 раза больше ширины (рис. 39, А).

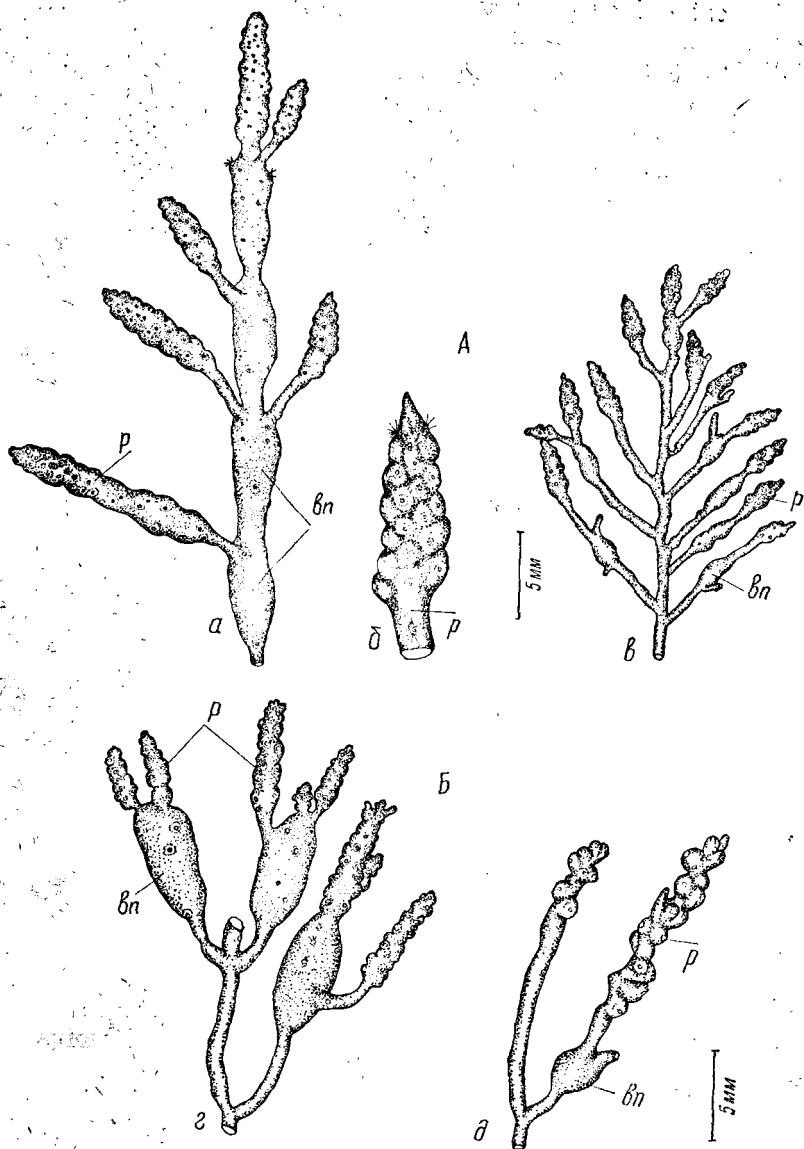


Рис. 38. Боковые веточки *Cystoseira barbata* (А) и *C. crinita* (Б) с воздушными пузырями и рецептакулами.
 а, б, г — водоросли из защищенных бухт, в, д — у открытого берега; р — рецептакулы, вл — воздушные пузыри.

Анатомия. На поперечном срезе боковых ветвей выделяются три слоя тканей: центральный, состоящий из мелких клеток, средний — из более крупных и вытянутых в радиальном направлении клеток,

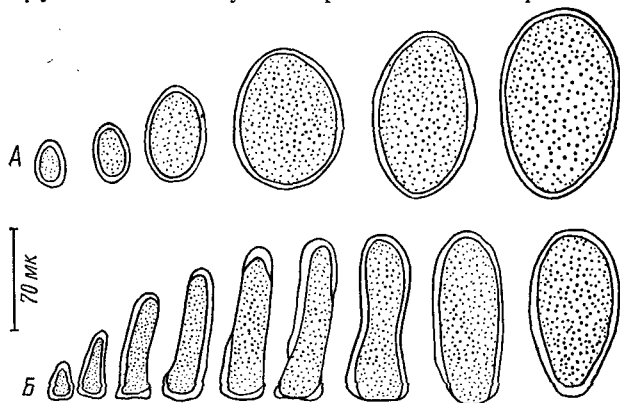


Рис. 39. Стадии развития оогониев *Cystoseira*.

А — *C. barbata*, Б — *C. crinita*.

и коровой, представленный одним рядом ассимиляционных клеток (рис. 40). Несколько иной характер строения ствола. Усложнение его структуры зависит от возраста цистозеры и у разных видов проявляется по-разному. Самые молодые, верхушечные части ствола по

анатомическому строению не отличаются от боковых ветвей (рис. 41, А).

На втором году жизни у *C. barbata* клетки среднего слоя ствола постепенно вытягиваются в радиальные нити, а их стенки утолщаются и ослизняются. Под воздействием растущих клеток вторичной меристемы периферические клетки и тонкая наружная оболочка разрываются. Разрывы, распространяющиеся вглубь ствола, обычно происходят в местах, где клетки имеют ослизненные оболочки. Ассимиляционные клетки вместе с нижележащим слоем клеток отмирают и отделяются, вследствие чего поверхность ствола становится шероховатой.

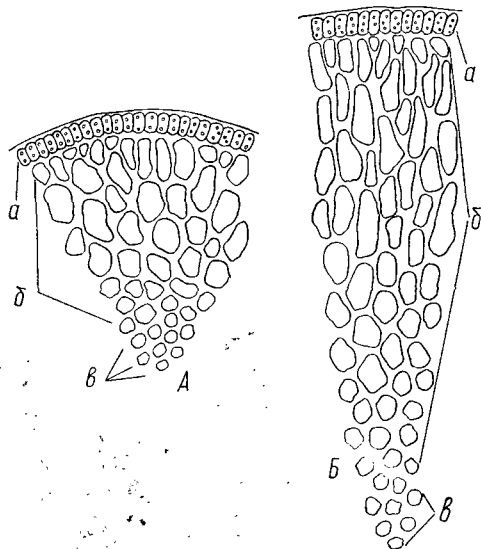


Рис. 40. Часть поперечного среза веточки *Cystoseira barbata*.

А — вершина, Б — основание; а — коровой слой, б — средний слой, в — центральный слой.

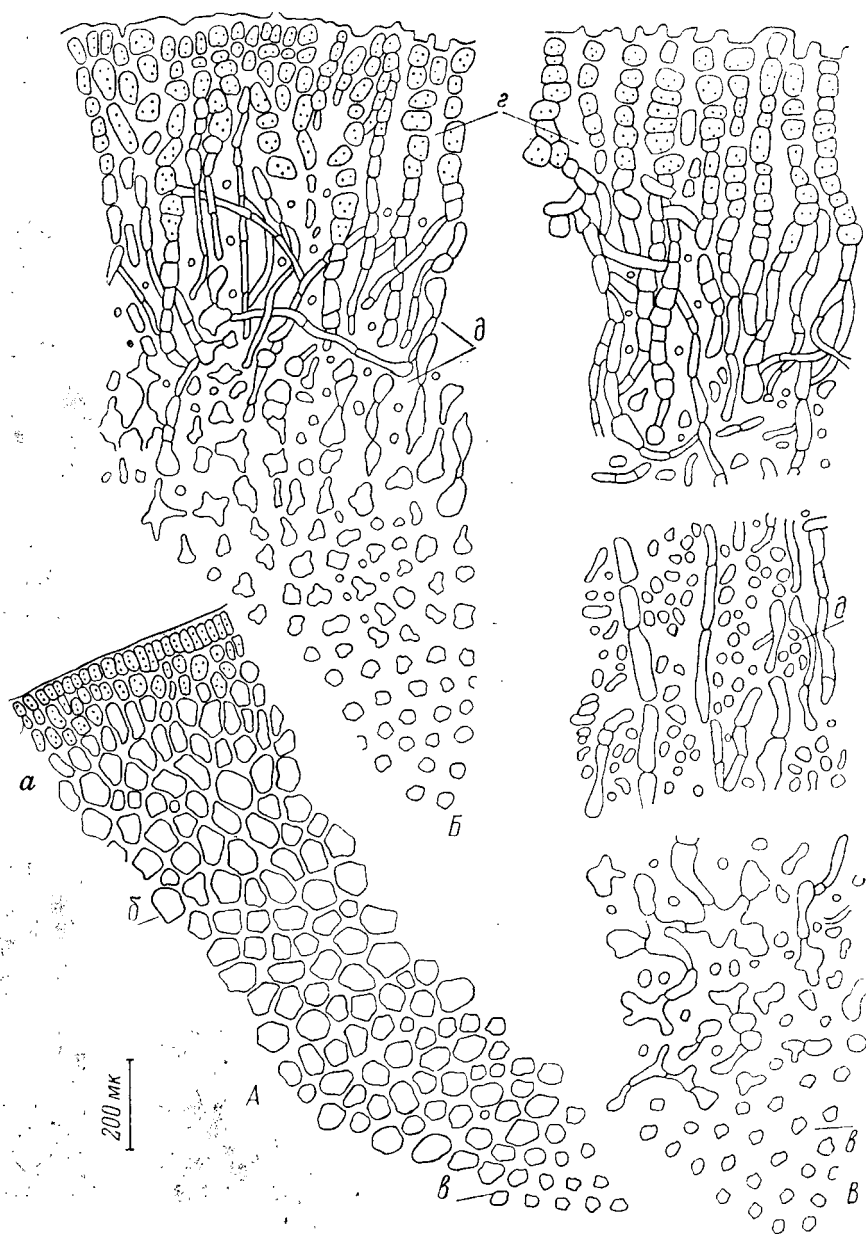


Рис. 41. Часть поперечного среза ствола *Cystoseira barbata*.

А — верхина, Б — средняя часть, В — основание; а — коровой слой, б — средний слой
 г — центральный слой, г — клетки с ослизневшими и разбухшими оболочками, д — про-
 межучный слой из вытянутых клеток.

На третьем году жизни с внутренней стороны клеток среднего слоя образуется промежуточный слой, состоящий из вытянутых клеток, рыхло переплетенных между собой, наподобие гиф (рис. 41, Б). С возрастом промежуточный слой разрастается, раздвигая ткани соседних слоев, благодаря чему происходит увеличение толщины ствола. У основания ствола, когда растения достигают возраста 10—12 лет, площадь промежуточного слоя составляет 70—75% площади поперечного среза (рис. 41, В). На поперечном срезе подошвы ткань состоит в основном из вытянутых клеток, снаружи покрытых омертвевшим слоем коры, лишенной наружной кутикулы.

CYSTOSEIRA BARBATA VAR. REPENS A. ZIN. ET KALUG.

— *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag.— «форма неприкрепленная», Морозова-Водяницкая, 1940: 209, рис. 1, 3, 9.— *Cystoseira barbata* (Ag.) Woronich. «форма ползучая», Щапова, 1953: 313.

Как показали наши наблюдения, *C. barbata* var. *repens* представляет собой стелющуюся неприкрепленную форму, весьма отличную

Таблица 27

Сезонные изменения отдельных частей слоевища *Cystoseira barbata* var. *repens* (бухта Казачья)

Месяц	Длина стебля, мм		Ширина стебля, мм		Число пеньков	Число ветвей		Длина главных ветвей, мм	Вес, г	
	общая	утолщенной части	в основании	у вершины		адвентивных	главных		ствола	слоевища (общий)
I	170	53	1,3	3,0	10	—	8	237	0,80	7,94
II	380	82	1,5	3,0	34	—	15	208	2,28	14,81
V	269	78	1,7	3,1	20	—	9	210	1,28	5,95
VI	140	52	1,5	3,0	8	0,3	6	213	0,69	4,48
VIII	145	47	1,7	2,7	5	—	8	173	0,74	4,42
IX	149	53	1,5	2,8	6	1,4	9	210	0,92	11,34
X	210	51	1,4	3,2	8	3,0	8	210	0,75	7,05

от прикрепленных форм, резко обособившуюся и не способную развиваться в исходную форму. У стелющейся формы утрачена почти полностью способность к половому размножению, почти редуцирован процесс образования воздушных пузырей; в связи с переходом к вегетативному размножению произошла сложная перестройка структур и функций отдельных частей слоевища. Этот сорт происходит от *C. barbata* var. *barbata*, на что указывает сходное строение воздушных пузырей и рецептакулов, изредка появляющихся в весенний период. В отдельный вид этот подвид выделить нельзя, так как редукция полового процесса и образование воздушных пузырей еще не закончились, и он явно тяготеет к виду *C. barbata*.

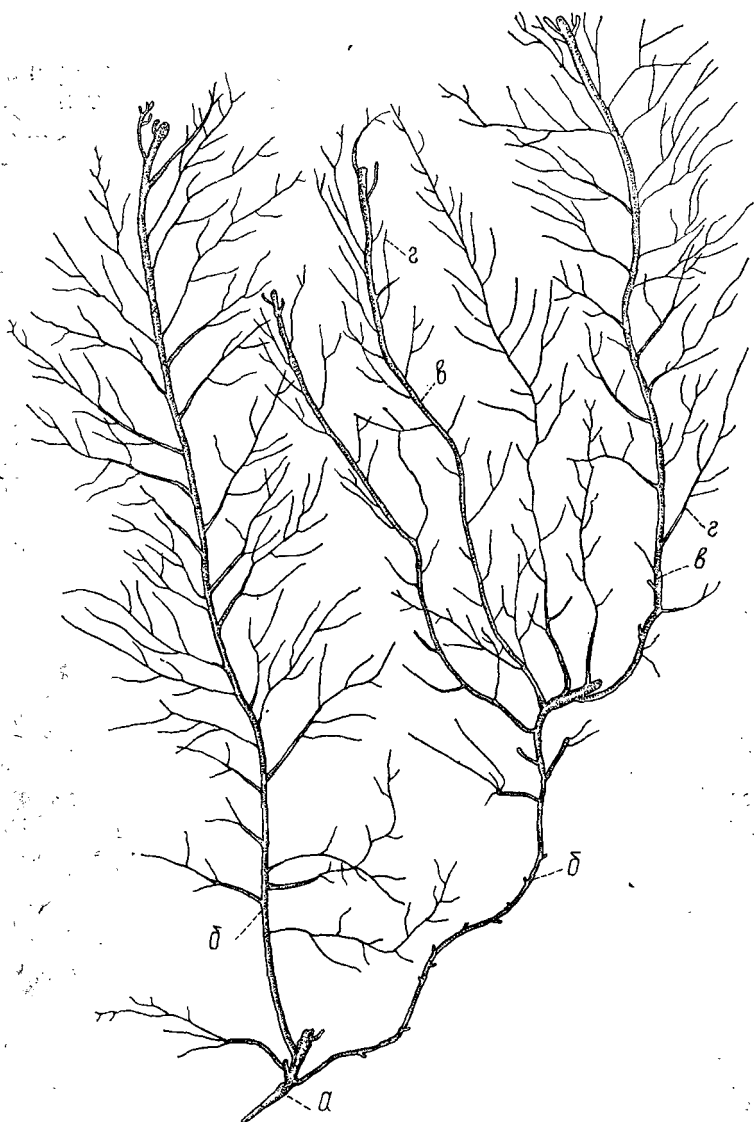


Рис. 42. *Cystoseira barbata* var. *repens* A. Zin. et Kalug.
 а — стебелек, б — г — ветви I—III порядков

Растения стелющиеся, неприкрепленные, тонкие, длиной 20—80 см, светло-оливкового цвета. Стебелек у основания тонкий, толщиной 1—1,3 мм, у вершины расширяется до 3—3,5 мм. Длина стебелька колеблется от 140 до 380 мм, в отдельных случаях достигает 500 мм. Расширенная часть стебелька занимает очень ограниченный участок длиной от 47 до 82 мм (табл. 27). Ветви очень тонкие и длинные, с редко расположенными боковыми веточками (рис. 42). Длина боковых веточек и расстояние между ними в три — пять раз больше,

чем у прикрепленных форм цистозиры. Благодаря длинному и очень тонкому стволу, особенно у основания, растения легко вклиниваются в толщу зарослей, как бы закориваясь в них. Иногда на нижних кончиках стебельков образуются длинные ризоидальные нити, с помощью которых слоевища удерживаются в вертикальном положении. Такой способ прикрепления Н. В. Морозова-Водяницкая (1940) назвала «механическим прикреплением» и приравняла его к эпифитному. Воздушные пузыри, продолговато-овальные, толщиной 1,2 мм

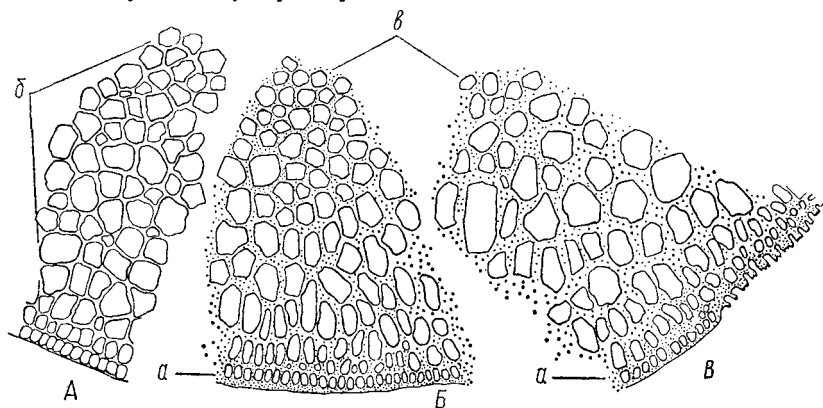


Рис. 43. Часть поперечного среза ветви *Cystoseira barbata* var. *repens*.

А — вершина, Б — средняя часть, В — основание; а — коровой слой, б — средний слой, в — центральный слой.

и длиной 5,0 мм, одиночные или четковидные, появляются исключительно редко весной, иногда и осенью. Рецептакулы образуются также очень редко по одному-два на слоевище и не достигают зрелого состояния.

На узкой части стебелька образуются боковые ветви, сходные по своему строению с таковыми у прикрепленных форм. Они сужаются к вершине и при достижении зрелого состояния отламываются и разрушаются. От утолщенной части стебелька формируются боковые ветви, у которых вершины постепенно расширяются. Утолщение вершины начинается на веточках III порядка. На веточках II порядка длина утолщенной части увеличивается до 20—30 мм, а у веточек I порядка — до 40—50 мм. К моменту своего созревания ветви первого порядка отламываются от материнского растения и продолжают существовать уже как самостоятельные растения.

По мере изменения морфологического строения ветвей происходит постепенная перестройка их анатомической структуры. За счет интенсивного деления меристемы у вершины ветвей III—I порядков постепенно увеличивается толщина паренхимного слоя (рис. 43). В отличие от прикрепленных форм, у стелющейся формы стенки клеток значительно тоньше и сами клетки крупнее. Изменение анатомо-морфологической структуры повлекло за собой изменение функции боковых ветвей. Благодаря наличию утолщенной зоны ветвь I по-

рядка после отрыва от материнского растения не только не погибает, но и, наоборот, принимает на себя функцию стебля и продолжает создавать новые боковые ветви. В год на утолщенной части стебелька в среднем образуется 9 (максимум 14) боковых ветвей, которые после созревания также отламываются и дают начало новым растениям. Опадание и отпочковывание боковых ветвей происходит круглый год и у var. герепс служит основным способом размножения. После отламывания всех боковых ветвей материнское растение отмирает. Иногда зрелые боковые ветви значительное время продолжают оставаться на материнском растении, и тогда слоевище принимает двух-, а иногда и трехъярусное строение. Это зависит от степени защищенности бухты: чем чаще штормовые волны заходят в бухту, тем быстрее происходит отпочковывание ветвей.

Исключительно слабое развитие адвентивных ветвей (см. табл. 27), отсутствие пробкового слоя на утолщенной части стебелька и развитие эпифитов только в весенне-летний период свидетельствуют о том, что особи var. герепс существуют недолго. Продолжительность жизни одного слоевища равна 10—12 месяцам. Иногда возраст растений достигает 15—16 месяцев. Это происходит в том случае, когда зрелые ветви I порядка некоторое время сохраняются на материнском слоевище и оно приобретает многоярусное строение. Вес слоевища в зависимости от сезона колеблется в пределах 4,42—14,81 г с максимумом в феврале и сентябре. Летом происходит массовое отмирание слоевищ.

Среди донных фитоценозов var. герепс занимает второе место, хотя в отдельных случаях образует более или менее густые популяции. Он обитает в изолированных мелководных илисто-песчаных бухтах на глубине 0,5—3 м и входит в состав харовых и зостеровых ассоциаций. Проективное покрытие стелющейся формы составляет 20—30, изредка 50%. Численность и биомасса ее в течение года в бухте Казачьей сильно колеблется: эти величины минимальны в октябре и августе (8—38 экз/м², 76—130 г/м²) и максимальны в мае и июне (122—106 экз/м², 455—533 г/м²). Годовая численность и биомасса стелющейся цистозирры соответственно равны 88 экз/м² и 372 г/м². Среднегодовая продукция одного растения составляет 7,48 г, а популяции — 658 г/м². Удельная продукция равна 1,7.

CYTOSEIRA CRINITA (DESF.) BORY

Bory, 1832: 74; Hauck, 1885: 296; Feldmann, 1937: 324, pl. VIII; Ercegović, 1952: 75, tab. XX.—*Fucus crinitus* Desf., 1798: 425.—*Cystoseira (Cryptacantha) crinita* Kütz., 1943: 335; 1849: 601; 1860: 20, tab. 53, I.—*Cystoseira (Cryptacantha) flaccida* Kütz., 1843: 358, 1849: 601; 1860: 20, tab. 53, II.—*Cystoseira barbata* var. *flaccida* (Kütz.) Woronich., Воронихин, 1908b: 117; Зинова, 1935: 74; Шапова, 1953: 300, рис. 6, 8, в, 14, б; А. Зинова, 1967: 178, рис. 104 (справа).—*Cystoseira barbata* f. *hoppii* × *flaccida* Woronich., Воронихин, 1908b: 118.—*Cystoseira bosporica* Sauvageau, 1912: 413 et 529; Celan, 1935: 10, fig. I—VII; 1936: 14, fig. 9; А. Зинова, 1967: 173; Celan et Bavaru, 1968: 95, fig. 1.

Морфология. Кусты высотой 10—120 см. От общего основания отходят 1—20 вертикальных побегов. Стволы тонкие, длиной 5—80 см и толщиной 2—4 мм, с гладкой поверхностью. Адвентивные ветви немногочисленны и образуются только тогда, когда после опада главной ветви остается выступ в виде пенька. Такие случаи наблюдаются в основном на полузащищенных и защищенных участках берега, где из-за слабого влияния штормовых волн боковые ветви сохраняются до перезрелого состояния и со временем сами отваливаются. В прибойных местах боковые ветви отламываются значительно раньше, как только достигают полной зрелости, и под действием штормовых волн часто отрываются от ствола вместе с основанием. На их месте остаются углубления, которые быстро затягиваются толстым слоем кутикулы. Адвентивные ветви в таких случаях образуются редко и наблюдаются у растений, обитающих у открытых берегов и там, где бывает сильный прибой. Длина основных боковых ветвей варьирует от 60 до 180 мм, адвентивных — от 30 до 100 мм.

Воздушные пузыри треугольной формы, раздутые, с двумя рожками на верхних кончиках, на которых чаще всего развиваются рецептакулы (рис. 38, Б). Пузыри располагаются одиночно, крупные, длиной 5—8 мм и шириной 4—5 мм. Длина пузырей в 1—2 раза больше ширины. Воздушные пузыри довольно крупные, образуются в большом количестве только на растениях, обитающих в защищенных и полузащищенных бухтах (рис. 38, Б, г), и очень редко (и значительно меньших размеров) — у полуоткрытых берегов (рис. 38, Б, д).

Рецептакулы цилиндрической формы. Из-за сильно выступающих концептакулов и образования выростов, особенно на зрелых ветвях, поверхность рецептакулов бугристая, с тупой вершиной и без стерильного отростка (рис. 38, Б). Оогонии цилиндрические или продолговато-овальные; длина их в 3—4 раза больше ширины (рис. 39, Б).

Анатомия. Анатомическое строение боковых ветвей и наиболее молодых верхушечных участков ствола у данного вида сходно с таковым у *S. barbata* (рис. 44, А). В отличие от *S. barbata* наружная кутикула у *S. cripita* сохраняется в течение всей жизни растения, причем она утолщается от 2—5 мк в возрасте 1 года до 28—30 мк в 9—10-летнем возрасте. Толстая кутикула предохраняет коровый слой от разрушения, поэтому ассимиляционные клетки, всегда интенсивно окрашенные, сохраняются даже на очень старых участках ствола. Утолщение ствола происходит за счет разрастания клеток среднего слоя, которые с возрастом постепенно вытягиваются в радиальные ряды, но, в отличие от *S. barbata*, ослизнения и омертвления клеток не наблюдается.

На поперечном срезе центрального слоя видны пять-шесть небольших полостей, внутри выстланных мелкими клетками (рис. 44, е). Промежуточный слой из вытянутых клеток появляется только у наиболее старых растений, да и то лишь в самом основании ствола

на расстоянии 4—6 мм от подошвы (рис. 44, Г). Подошва в основном состоит из сплетения вытянутых клеток, но снаружи покрыта толстой кутикулой и имеет ассимиляционные клетки, чего не наблюдается у старых экземпляров *C. barbata*.

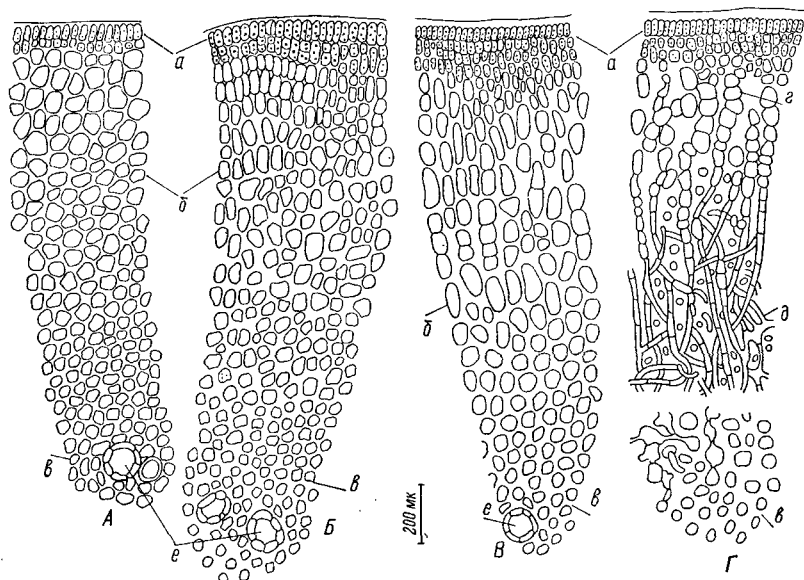


Рис. 44. Часть поперечного среза ствола *Cystoseira crinita*.

А — верхина, Б — средняя часть, В—Г — основание (В — 20 мм, Г — 5 мм от подошвы); а — коровой слой, б — средний слой, в — центральный слой, г — клетки с ослизневшими и разбухшими оболочками. д — промежуточный слой. е — полости

Гладкая поверхность ствола у *C. crinita* предохраняет растения от обрастаний и делает ствол гибким и эластичным, что очень важно для растений, произрастающих в местах с высокой степенью прибойности. Большую гибкость стволу, видимо, придают и полости, расположенные среди клеток центрального слоя, чего не наблюдается у *C. barbata*.

БИОЛОГИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЦИСТОЗИР

Размножение *Cystoseira barbata* и *C. crinita*. Цистозира, как и все фукусовые водоросли, размножается половым путем. Органы размножения находятся у нее в рецептакулах — вздутых кончиках боковых веточек. Согласно данным Ю. Е. Петрова (1963, 1967), закладка концептакулов у фукусовых водорослей происходит вблизи апикальной клетки путем обособления инициальной клетки. После увеличения в размере и многократного деления инициальной клетки возникает пластинка. Она постепенно разрастается, раздвигает стенки меристодермы и образует полость концептакула

Как показали наблюдения, у черноморских цистозир концептакулы закладываются на расстоянии 30—40 мк от апикальной клетки веточки. На расстоянии 10—150 мк от вершины веточки в концептакуле диаметром 80—85 мк на его выступающем слое появляются бесформенные бугорки шириной 5,5 мк и длиной 11—16,5 мк, из которых постепенно формируются оогонии. Одновременно идет закладка и последующее развитие антеридий, которые также образуются на выступающем слое концептакула. Формирование и рост половых клеток протекают довольно быстро, и на расстоянии 350 мк от вершины веточки диаметр концептакула уже достигает 180—200 мк, а размеры оогониев и антеридиев соответственно — 44 × 55 и 8 × 22 мк. Хорошо выражено отверстие концептакула, составляющее 15—22 мк в диаметре. Оогонии сидячие, без ножки, располагаются на внутренней поверхности концептакула одиночно или группами, каждая из которых отходит от одной клетки выступающего слоя.

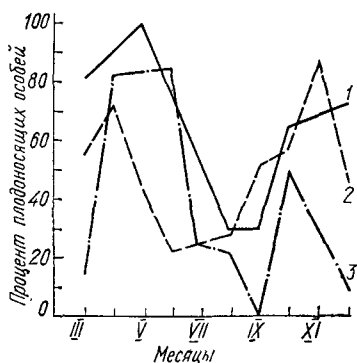


Рис. 45. Изменение количества плодоносящих особей в популяциях цистозир по месяцам (глубина 0, 5 м).

1 — *Cystoseira barbata f. hoppii*, 2 — *C. barbata f. barbata*, 3 — *C. crinita*

Закладка концептакулов у черноморских цистозир начинается в конце января. В процессе их роста и развития кончики ветвей постепенно утолщаются, в результате чего образуются рецептакулы. Они закладываются равномерно по спирали (рис. 38, б) на расстоянии друг от друга 100—110 мк с конца января до начала марта, после чего интенсивно растут и развиваются. Созревание концептакулов происходит постепенно и в той же последовательности, в какой они закладывались на рецептакулах.

Рецептакулы появляются на ветвях, имеющих боковые ветви III—IV порядков. По мере роста рецептакулов продолжает расти и боковая ветвь. Окончание роста ветви совпадает с периодом роста и развития рецептакулов. В этот период ветвь покрывается эпифитами, главным образом *Kylinia* и *Sphacelaria*, а поверхность рецептакулов приобретает оранжевый цвет. Диаметр отверстий концептакулов увеличивается до 200—250 мк, и из них выходят наружу оогонии и антеридии. Раньше всего начинают созревать антеридии, у которых период созревания и выход в воду более растянут, чем у оогониев. После полного высыпания половых клеток вначале разрушаются рецептакулы, а затем уже опадают боковые ветви.

Массовое созревание оогониев и антеридиев и выход половых продуктов проходят в довольно сжатые сроки: у *C. barbata* с 10—15 апреля по 1—5 мая и у *C. crinita* с 25—28 апреля по 15—20 мая. В зависимости от характера весны сроки массового выхода половых клеток могут смещаться в ту или другую сторону на одну-две

недели, причем в теплую весну размножение наступает раньше и проходит в более сжатые сроки, чем в холодную весну.

Как видно на рис. 45, на слоевищах цистозир рецептакулы обнаруживаются круглый год. Однако массовое образование органов размножения наблюдается в два периода — весной, когда процесс размножения выражен наиболее интенсивно, и осенью. Из этого рисунка также видно, что наиболее полно охвачены размножением по-

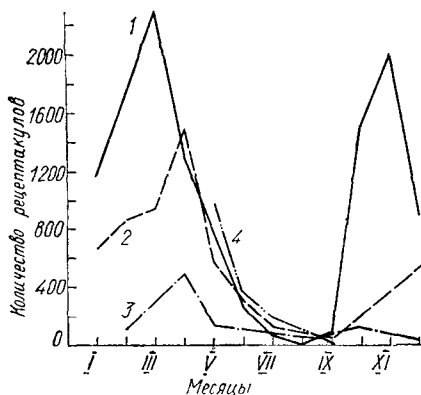


Рис. 46. Изменение количества рецептакулов на главных ветвях цистозир по месяцам (глубина 0,5 м).

1 — *Cystoseira barbata f. hoppii*, 2 — *C. barbata f. barbata*, 3 — *C. crinita*, 4 — *C. crinita f. bosphorica*.

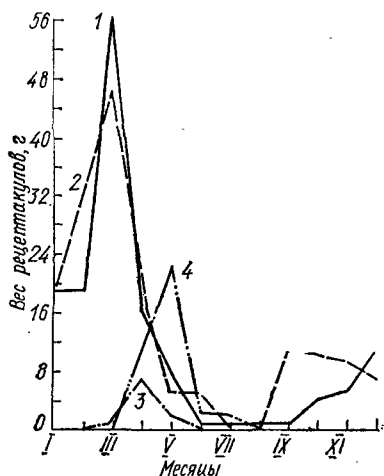


Рис. 47. Изменение веса рецептакулов на слоевище цистозир по месяцам.

1 — *Cystoseira barbata f. hoppii*, 2 — *C. barbata f. barbata*, 3 — *C. crinita* f. *crinita*, 4 — *C. crinita f. bosphorica*.

пуляции *C. barbata f. hoppii* (100%) и *C. crinita f. bosphorica* (85%). Минимальное число растений, содержащих рецептакулы, встречается с июля по сентябрь (0—30%).

Различия в сроках и интенсивности размножения у цистозир прежде всего связаны с условиями обитания водорослей. Так, у *C. barbata f. hoppii*, произрастающей в защищенных бухтах, очень дружно протекает период размножения весной, при быстром прогревании водной толщи. То же самое можно сказать и в отношении *C. crinita f. bosphorica*, произрастающей в полузащищенных участках бухт, хотя период весеннего размножения у нее несколько растянут по сравнению с *C. barbata f. hoppii*. У *C. barbata f. barbata* и *C. crinita f. crinita* интенсивность размножения гораздо слабее как весной, так и осенью вследствие более медленного прогревания воды у открытых берегов и влияния штормов. Последний фактор играет огромную роль в размножении цистозир. На слоевищах, произрастающих у открытых берегов, под влиянием постоянного прибоа зрелые ветви очень быстро отламываются, поэтому половые клетки у них большей частью дозревают после отрыва ветви от слоевища, когда она находится в дрейфующем состоянии. На растениях, обитающих в защищенных

участках, как зрелые, так и перезрелые ветви долгое время сохраняются на слоевище, поэтому половые клетки здесь достигают своего полного развития.

Если рецептакулы на слоевищах цистозирры встречаются круглый год, то развитие в них половых клеток строго ограничено определенным периодом года. На рис. 46 показано, что у всех видов и форм цистозирры максимум развития оогониев приходится на период с февраля по май и с сентября по декабрь. В остальное время года изредка встречающиеся рецептакулы являются или перезрелыми, т. е. пустыми (июнь — август), или недозрелыми (январь).

Результаты количественного подсчета рецептакулов согласуются с данными весового анализа (рис. 47). Максимальный вес рецептакулов приходится на март и достигает у *C. barbata* f. *hoppii* 57 г и у *C. barbata* f. *barbata* 46 г (в расчете на одно растение). Вес рецептакулов равен соответственно 34,2 и 23,2% веса генеративных ветвей. У *C. crinita* весенний весовой максимум рецептакулов приходится на май и намного ниже, чем у *C. barbata*.

Наибольшей плодовитостью обладает *C. barbata* f. *hoppii*, на одном слоевище которой образуется весной до 2200 рецептакулов, в которых развивается до 550 тыс. оогониев. У *C. crinita* f. *bosphorica* весной в среднем образуется на одном растении 1400 рецептакулов и около 400 тыс. оогониев. Плодовитость *C. barbata* f. *barbata* и *C. crinita* f. *crinita* значительно ниже. Весной на их слоевищах образуется соответственно 960 и 500 рецептакулов и 102 и 70 тыс. оогониев на одно растение. Осенью оогонии в основном появляются у *C. barbata* f. *hoppii*, а у остальных форм они развиваются слабо.

В отличие от фукусов, у которых зрелые рецептакулы сразу сбрасываются с боковой ветви слоевища (Кузнецов, 1960; Возжинская, 1971), у цистозирры после выхода половых продуктов пустые рецептакулы в течение одного — двух месяцев сохраняются и опадают вместе с боковой ветвью. Массовое опадание старых генеративных ветвей у черноморских цистозирры наблюдается в июле — августе.

Количество рецептакулов также зависит от возраста слоевища. В отличие от фукусов, у которых рецептакулы закладываются на третьем году жизни (Тиховская, 1948; Кузнецов, 1960), у цистозирры они появляются уже в конце первого года. Наибольшее число рецептакулов образуется в возрасте от 3 до 10 лет, после чего их число постепенно снижается (рис. 48). Это связано с тем, что у экземпляров старших возрастов (10 лет и более) образуется меньше основных боковых ветвей, причем размеры их в 1,5—2 раза меньше, чем у более молодых растений.

В размножении цистозирры большую роль играют адвентивные ветви, образующиеся на месте опавших основных боковых ветвей. На адвентивных ветвях рецептакулы появляются у растений в возрасте 2 лет. Поскольку с возрастом число адвентивных ветвей увеличивается, соответственно возрастает и количество рецептакулов на них (рис. 49, 1, 1'). Основная репродукционная функция у растений в возрасте свыше 8—10 лет переходит к ад-

вентивным ветвям, а у основных ветвей она соответственно снижается (рис. 49, 2, 2').

Количество рецептакулов и плодоносящих ветвей в значительной степени зависит от глубины произрастания. У обоих видов цистозиры как на основных ветвях, так и на адвентивных с глубиной уменьшается число, вес и размеры рецептакулов. Наиболее активное воспроизводство цистозиры отмечается на глубине от 1 до 8—10 м, на больших глубинах способность ее к размножению резко понижается (рис. 50). Однако сроки размножения у цистозиры на разных глубинах разные. Если на глубине от 1 до 4—5 м массовое созревание и выход по-

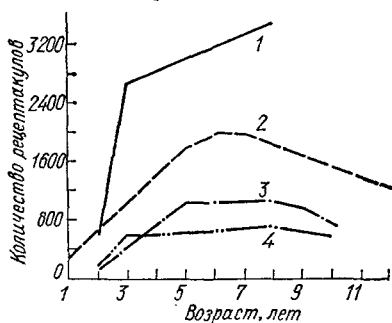


Рис. 48. Изменение количества рецептакулов на слоевище цистозиры в зависимости от возраста.

1 — *Cystoseira barbata* f. *hoppii*, 2 — *C. barbata* f. *barbata*, 3 — *C. crinita* f. *bosphorica*, 4 — *C. crinita* f. *crinita*.

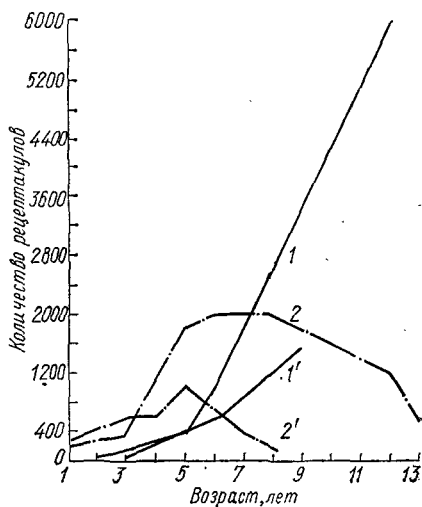


Рис. 49. Изменение количества рецептакулов на основных (2, 2') и адвентивных (1, 1') ветвях цистозиры в зависимости от возраста.

1, 2 — *Cystoseira barbata*, 1', 2' — *C. crinita*.

ловых клеток происходят в конце апреля и в мае, то на глубине 10 м максимум приходится на июнь, а на глубине 15—20 м — на июль. Таким образом, с глубиной развитие репродуктивных органов у цистозиры протекает медленнее, чем на мелководье, и массовое созревание их происходит после того, как прогреется 15—20-метровая толща воды.

Рост и развитие цистозир. При выявлении межвидовых различий у полиморфных видов, к которым относятся черноморские цистозиры, исключительную ценность представляет информация, полученная при наблюдении за развитием зигот. Первые опыты по развитию зигот у средиземноморских и атлантических цистозир были проведены М. Герн (Guern, 1964), а у черноморских — М. Челан и А. Бавару (Selan, Bavaru, 1968). Последняя работа имела для нас огромное значение, так как, во-первых, она подтвердила наши данные о наличии в Черном море двух видов цистозир, полученные на основании применения анатомо-морфологического метода, и, во-вторых,

определила дальнейшее направление наших исследований в области изучения развития этих видов.

Опыты по выращиванию цистозеры с целью выявления морфологических различий у *C. barbata* и *C. crinita* на ранних стадиях их развития проводились в лабораторных условиях в течение месяца в трехкратной повторности. Чтобы вызвать массовый выход зигот, веточки со зрелыми рецептакулами 5—10 мин выдерживали на воздухе, а затем помещали на предметные стекла в чашки Петри с морской водой. Использовалась нефилтрованная морская вода, которую меняли ежедневно. Посев зигот цистозеры производился отдельно для каждого вида и формы, ранее описанных для Черного моря.

Согласно литературным данным (Guern, 1964; Johnson, 1967, и др.), для рода *Cystoseira* характерно наличие в оогонии 8 ядер, причем 7 из них элиминируются еще до созревания единственной яйцеклетки. Форма яйцеклеток овальная, но они значительно крупнее у *C. barbata*, чем у *C. crinita*. Созревшая яйцеклетка при выходе из концептакула покидает оболочку оогония для слияния с антерозоидом. Оплодотворение происходит вне концептакула, но вблизи его отверстия, окутанного слизью. Эта слизь заполнена роем антерозоидов, которые быстро передвигаются благодаря вращательным движениям. По сравнению с оогониями созревание антеридиев в каждом концептакуле начинается раньше и заканчивается позже; это способствует более полному оплодотворению

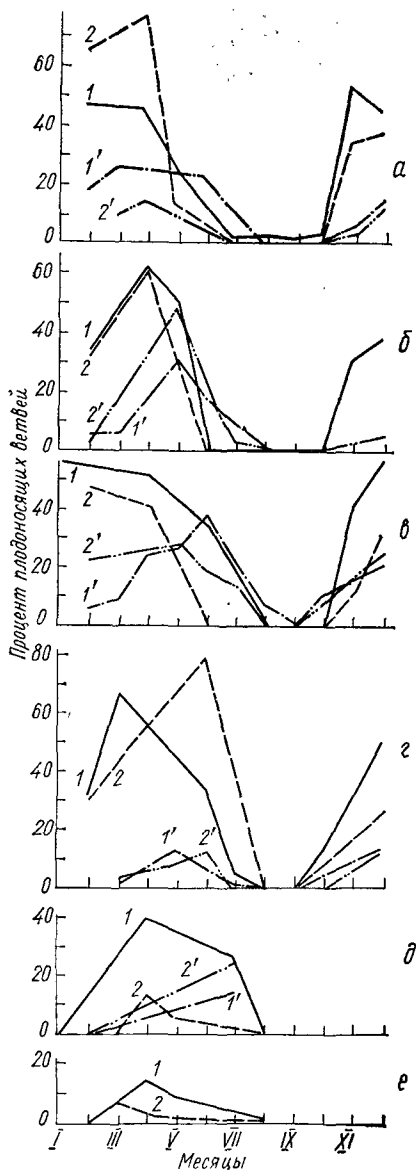


Рис. 50. Изменение количества плодоносящих ветвей у *Cystoseira barbata* (1—2) и *C. crinita* (1', 2') по месяцам и глубинам.

1, 1'— основные ветви, 2, 2'— адвентивные ветви; а—е — глубины 1, 3, 5, 10, 15 и 20 м.

женских половых клеток. Подобно другим видам, в частности *C. prolifera* J. Ag., обитающей у берегов Индии (Johnson, 1967), у черноморских цистозир выход оогониев происходит последовательно благодаря их зональному расположению в концептакуле. После оплодотворения зигота приобретает округлую форму, покрывается оболочкой, покидает поверхность рецептакула, оседает на субстрат и только через сутки с помощью слизи принимает неподвижное положение. Толщина оболочки зиготы у *C. crinita* в 2—2,5 раза больше, чем у *C. barbata*. Весь процесс — выход яйцеклетки, оплодотворение и образование зиготы — протекает довольно быстро (14—15 мин). Осевшие в массовом количестве на дно чашки Петри зиготы образуют налет в виде пыли, темно-коричневый у *C. crinita* и светло-коричневый у *C. barbata*.

Как видно на рис. 51 и 52, на самых ранних стадиях развитие зиготы протекает более или менее одинаково у обоих видов. В первый день зигота имеет округлую форму и однородную структуру содержимого. На второй день, как только зигота приняла неподвижное положение, на ее нижней стороне происходит отчленение инициальной клетки ризоидов в виде бугорка. Затем появляется вначале поперечная, а затем продольная перегородки, разделяющие зиготу на две и четыре крупные части, которые в последующие дни многократно делятся на более мелкие; таким образом, на седьмые — восьмые сутки зигота приобретает мелкоклеточную структуру и превращается в проросток. На третий день на месте бугорка появляются четыре ризоидальные клетки, дающие начало 4 ризоидальным нитям. В последующие дни развитие ризоидальных нитей у разных видов цистозиры протекает по-разному. У проростков *C. barbata* клетки ризоидальных нитей длинные, тонкие, до 11 мк в толщину, не ветвятся; перегородки редкие (рис. 51, 4—8). У проростков *C. crinita* клетки ризоидальных нитей более толстые, местами образуют вздутия, толщиной до 45—60 мк, часто грушевидной формы, имеются многочисленные перегородки и образуются боковые ответвления (рис. 52, 6—12).

На седьмой день в основании проростка образуются новые ризоидальные нити, число которых по мере роста слоевища к концу месяца увеличивается в 7—8 раз. В это время на вершине проростка, которая приобретает вогнутую форму, закладываются волоски. На одиннадцатый день проростки начинают приподниматься и постепенно принимают вертикальное положение, а ризоидальные нити — радиальное, удерживая проростки в вертикальном положении. Проростки более интенсивно растут в длину и гораздо медленнее — в толщину. Довольно быстро растут и ризоидальные нити, но, достигнув длины 450—550 мк, они отламываются, и вместо них появляются молодые. На двадцатый день и позже почти все проростки принимают вертикальное положение. При этом проростки *C. barbata* продолжают расти и начинают формировать боковые ветви (рис. 51, 9—10), а большинство проростков *C. crinita* снова принимает горизонтальное положение, и на их верхней стороне образуются бугорки, которые

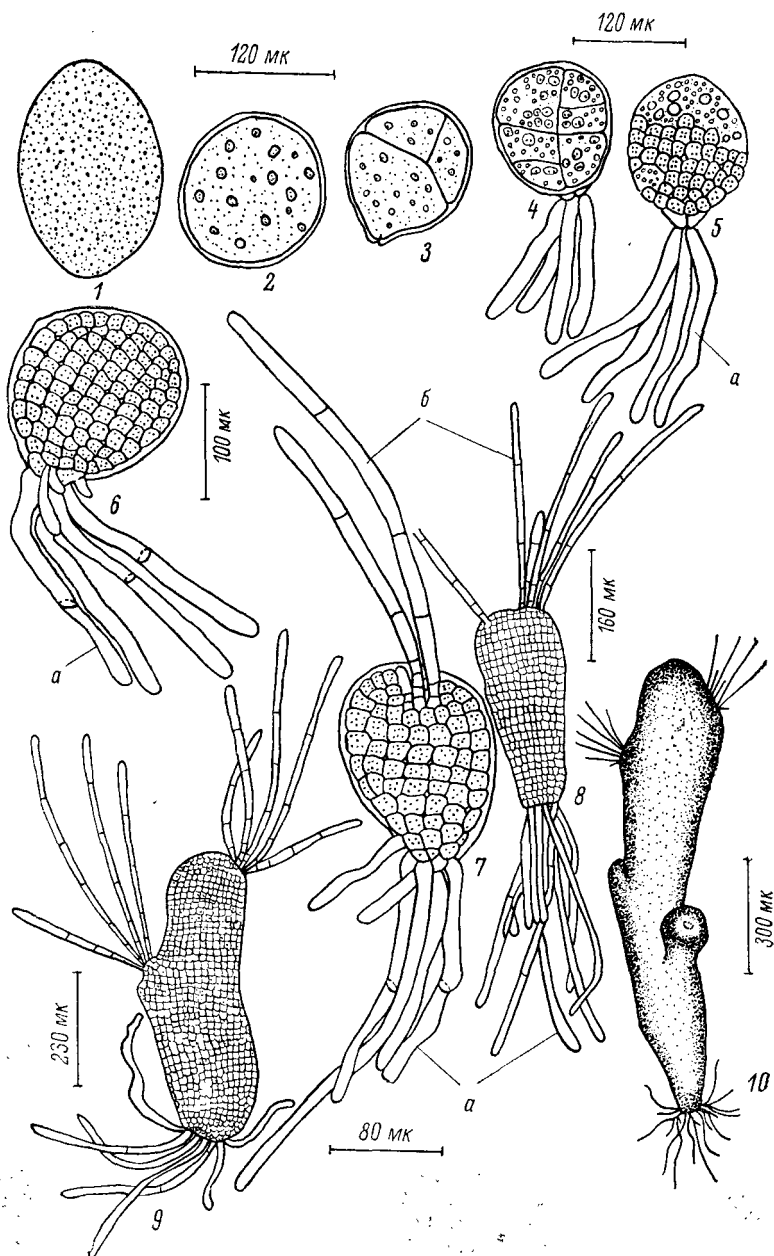


Рис. 51. Стадии развития проростка *Cystoseira barbata*.

1 — яйцеклетка, 2 — зигота, 3—7 — образование ризондов и клеточной структуры у зиготы и превращение ее в проросток, 8 — проросток с волосками и неразветвленными ризондальными нитями на 11-е сутки развития, 9 — проросток на 19-е сутки, принявший вертикальное положение, 10 — проросток в возрасте 1 месяца, начало образования двух боковых ветвей; а — ризонды, б — волоски.

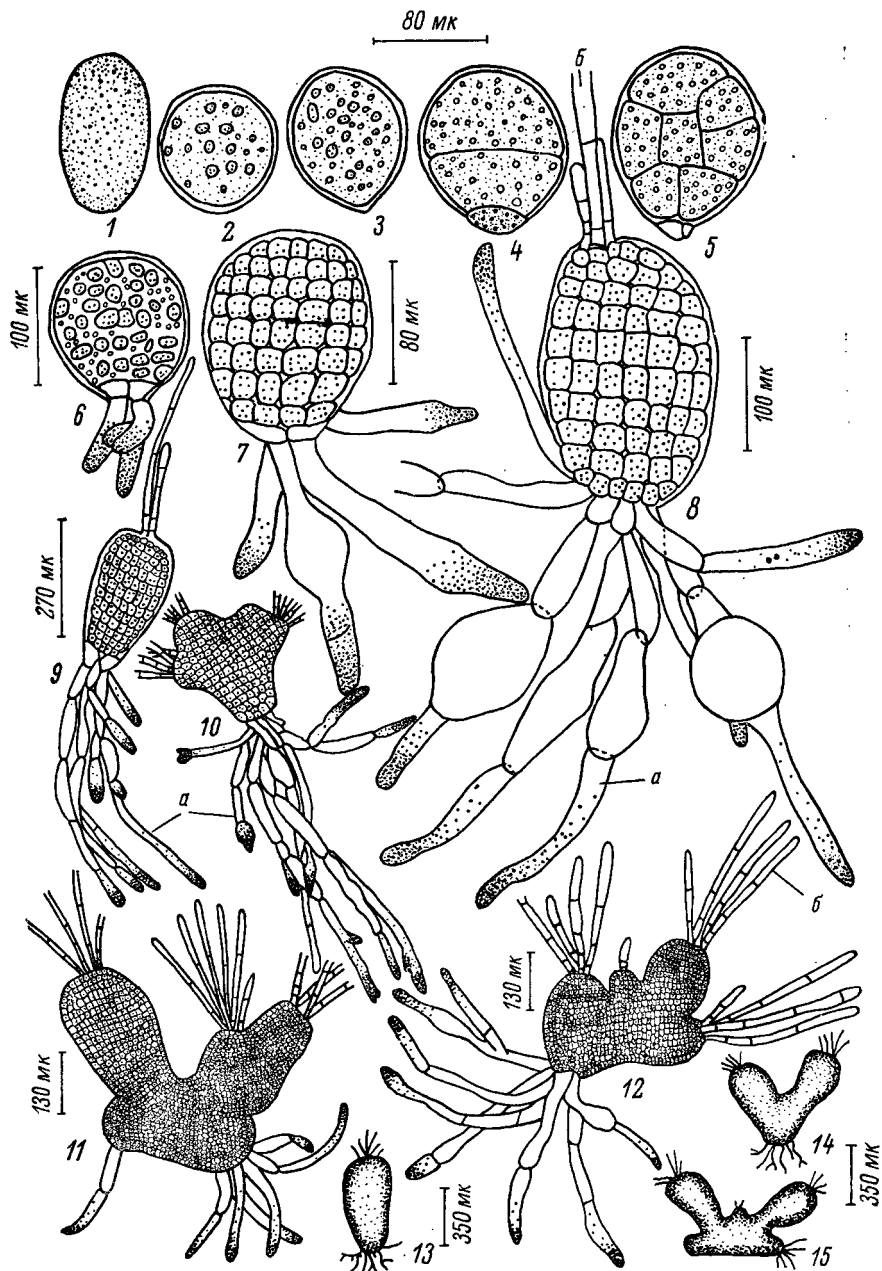


Рис. 52. Стадии развития проростка *Cystoseira crinita*.

1 — яйцеклетка, 2 — зигота, 3—8 — образование ризоидальных нитей и клеточной структуры у зиготы и превращение ее в проросток; 9 — проросток, представленный одним побегом, с волосками и разветвленными ризоидальными нитями, 10 — начало образования у проростка боковых побегов, 11—12 — появление бугорков (зачатков молодых побегов) у проростка, принявшего горизонтальное положение, 13—15 — различные формы проростков в возрасте 1 месяца; а — ризоиды, б — волоски.

при последующем развитии дают группу вертикальных побегов (рис. 52, 11—15). Первичный проросток, принявший горизонтальное положение, начинает образовывать ризоидальные нити даже на апикальном конце, где раньше развивались волоски. Встречаются и такие экземпляры, которые сохраняют вертикальное положение, но в результате ветвления проростка дают начало двум-трем стелющимся побегам.

Следовательно, наличие взрослых растений цистозиры с группами побегов, отходящими от одного основания, не случайное явление. Группы побегов образуются уже на самых ранних стадиях развития растений и характерны только для *C. crinita*.

В результате проведенных наблюдений в природе установлено, что рост цистозиры продолжается круглый год. В декабре и январе он замедляется, но не прекращается. Это хорошо видно по молодым ветвям у вершины ствола, отличающимся светлой окраской и нежными криптостомами. В феврале и особенно в марте, в связи с усилением солнечной радиации, темп роста боковых ветвей возрастает и достигает максимума в мае.

Размеры боковых ветвей зависят от условий произрастания водорослей. Как правило, у открытых берегов и на глубине более 12 м боковые ветви значительно короче, чем у растений, произрастающих в защищенных участках берега. За весенний период на одном слоевище вырастает пять — семь боковых ветвей длиной от 60—80 мм (*C. crinita* f. *crinita*, *C. barbata* f. *barbata*) до 450 мм (*C. barbata* f. *hoppii*).

В июле и августе темп роста слоевища цистозиры резко замедляется. В это время происходит массовое опадание боковых ветвей, выросших за весну. В сентябре — ноябре снова отмечается повышение темпа роста, но он никогда не достигает весеннего уровня. За осень у вершины ствола цистозиры, в его молодой зоне, возникает четыре-пять боковых ветвей, из них две-три к началу зимы заканчивают рост и в декабре опадают.

На месте опавших боковых ветвей остаются пеньки, на которых через три-четыре месяца вырастают новые, так называемые адвентивные ветви. В сроках их развития наблюдается та же закономерность, что и у главных ветвей, образующихся на вершине ствола. По своим размерам адвентивные ветви в 1,5—2 раза короче основных, но в количественном и весовом отношении они не уступают им, так как от одного пенька отходит от двух до шести ветвей. Установлено, что с возрастом число адвентивных ветвей на слоевище постепенно повышается (табл. 28). Количество адвентивных ветвей у *C. barbata* в 2—4 раза больше, чем у *C. crinita*. Адвентивные ветви играют огромную роль в продуцировании органического вещества у особей, произрастающих на больших глубинах, и у растений старших возрастов.

Если возраст боковых ветвей у цистозиры исчисляется 5—7 месяцами, то ствол у нее многолетний. За год на вершине ствола последовательно образуются две зоны — укороченная и удлиненная,

Таблица 28

Возрастные изменения отдельных частей слоевища у *Cystoseira barbata* и *C. crinita* (мыс Омега, глубина 10 м)

Возраст, лет	Общая длина слоевища, мм	Длина ствола, мм	Количество пеньков	Главные ветви		Адвентивные ветви		Вес ствола, г	Общий вес слоевища, г
				Число	Вес, г	Число	Вес, г		
<i>C. barbata</i>									
1	156	30	16	7,3	2,18	1,0	0,05	0,37	2,60
2	187	55	25	7,1	4,15	3,1	0,26	0,88	5,29
3	239	79	32	8,6	7,27	5,9	2,04	1,49	11,80
4	184	92	40	7,0	1,67	5,0	0,39	1,65	3,71
6	279	151	44	9,4	5,00	14,7	2,23	2,60	9,83
7	359	195	72	6,3	2,67	9,0	2,72	3,73	9,12
8	346	213	92	15,0	7,25	8,0	0,70	4,26	12,21
12	488	355	94	7,3	2,07	15,5	12,93	7,03	23,03
14	552	410	124	14,0	4,88	26,5	19,85	4,97	29,70
15	647	504	123	6,0	2,54	22,0	12,13	14,90	29,57
16	629	473	128	6,5	4,57	30,0	41,96	13,34	59,83
<i>C. crinita</i>									
1	111	30	—	4	0,35	—	—	0,16	0,51
2	145	59	19	10	1,17	0,4	0,01	0,32	1,65
3	199	85	25	8	1,31	2,0	0,11	0,47	1,89
4	218	117	35	8,5	1,67	4,2	0,45	0,59	2,71
5	269	144	42	8,4	1,98	4,7	0,58	0,84	3,40
6	284	170	50	8,4	2,93	8,0	0,90	1,07	4,90
7	334	204	58	8,6	2,19	11,0	1,42	1,25	4,86
8	333	213	65	8,0	2,39	14,0	2,00	1,29	5,68
10	402	281	78	8,5	2,94	24,5	5,59	1,74	10,27
11	449	300	94	7,6	1,69	12,0	1,77	1,58	5,04
13	424	353	98	6,6	1,30	32,0	4,94	2,08	8,32

впервые выявленные у черноморской цистозире Д. А. Сабининым и Т. Ф. Щаповой (1954). На укороченной зоне ствола ветви располагаются очень близко друг к другу — на расстоянии 1—3 мм, а на удлиненной — разреженно, с интервалами 2—5 мм, а иногда и больше (у *C. crinita*). Наиболее интенсивный рост ствола отмечен весной: в это время формируется удлиненная зона, средняя длина которой составляет 16—17 мм. Осенью наблюдается несколько замедленный рост с образованием укороченной зоны длиной 10—12 мм. Смена укороченной зоны на удлиненную происходит в январе, а удлиненной на укороченную — в августе. Сумма длин укороченной и удлиненной зон составляет линейный прирост ствола за один год. Средний годовой прирост ствола у *C. crinita* равен 28, у *C. barbata* — 24 мм, максимальный — 42 и 34 мм соответственно.

Наши данные о темпе роста совпадают с данными о ходе фотосинтеза и дыхания цистозире. По сведениям Г. К. Яценко (1963), черноморская цистозира способна продуцировать органические вещества и вегетировать круглый год. Интенсивность фотосинтеза

значительно (до 15 раз) превосходит интенсивность дыхания цистозиры во все месяцы года; даже в декабре — январе балансовый коэффициент фотосинтеза положителен. Однако фотосинтез цистозиры в море носит сезонный характер. Оптимальной для фотосинтезирующей деятельности цистозиры является температура воды 17—18°, что соответствует весеннему и осеннему периодам года. Под действием высоких температур летом (24—26°), низких — зимой (6—8°) и крайних величин солнечной радиации — в июле и декабре интенсивность дыхания возрастает, а фотосинтез подавляется. Как показали наши наблюдения, у цистозиры в эти месяцы замедляется темп роста и происходит активная «отдача» органической массы бассейну, причем летом поступление органической массы в 2—4 раза выше, чем зимой.

Наши данные о величине прироста слоевища существенно расходятся с данными Д. А. Сабинина и Т. Ф. Щаповой (1954), что обусловлено разными методическими приемами, применяемыми при измерении растений. Указанные авторы измеряли длину всего слоевища, включая и боковые ветви, и для каждого возраста вывели осредненную величину с колебаниями в пределах 100 мм. Мы же измеряли только ствол, поскольку общая длина слоевища сильно варьирует за счет боковых ветвей. Длина последних, в зависимости от степени их зрелости, даже у рядом растущих одновозрастных особей может колебаться от 20 до 50 мм и более. В связи с этим мы склонны считать, что данные о годовом приросте цистозиры у Д. А. Сабинина и Т. Ф. Щаповой завышены вдвое.

Возраст цистозиры мы вначале определяли методом подсчета укороченных и удлиненных зон, поделенных на 2, предложенным Д. А. Сабининым и Т. Ф. Щаповой (1954). Поскольку между этими зонами довольно трудно выделить четкую границу, данный метод, хотя в принципе и верный, весьма трудоемкий. После того как нами было установлено, что на укороченной и удлиненной зонах ствола в год образуется почти одно и то же количество боковых ветвей (среднее — 11, максимальное — 17), мы стали пользоваться другим способом, который заключается в подсчете общего количества пеньков и главных боковых ветвей на стволе, поделенного на 11. Данный метод определения возраста довольно удобен и прост и вполне оправдал себя в последующих исследованиях.

С возрастом у цистозиры изменяется не только анатомическая структура, о чем было сказано выше, но и морфологические данные отдельных частей слоевища. Как видно из табл. 28, с возрастом увеличиваются длина слоевища, количество и вес боковых ветвей и вес слоевища в целом. Особое внимание обращает на себя увеличение числа пеньков. У *S. barbata* в возрасте 16 лет количество пеньков достигает 128. У *S. cincta* пеньков образуется в 4 раза меньше, чем у *S. barbata*. Дело в том, что с возрастом вес слоевища повышается в основном за счет образования на пеньках адвентивных ветвей. Число и вес главных ветвей увеличиваются только в первые три года, в последующий период жизни растения эти показатели почти не из-

меняются и уменьшаются лишь в возрасте свыше 14—15 лет. С возрастом также постепенно, но незначительно повышается вес ствола. Удельный вес ствола в общем весе слоевища небольшой и в среднем составляет у *C. barbata* 33,6 и у *C. crinita* 22,8%.

У обоих видов цистозиры наблюдается прямая зависимость веса и длины слоевища от его возраста и глубины произрастания (рис. 53).

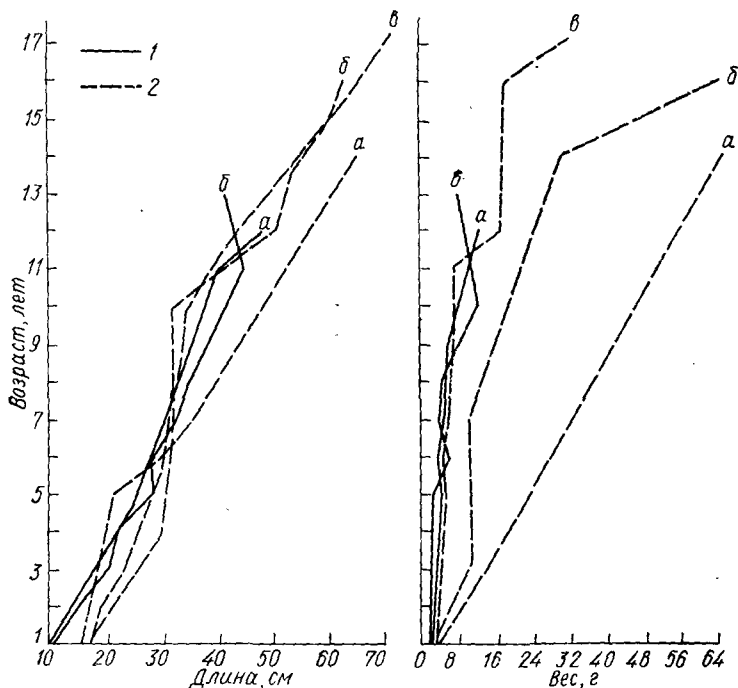


Рис. 53. Зависимость длины и веса слоевища от возраста.

1 — *Cystoseira crinita*, 2 — *C. barbata*; а, б, в — глубины 1, 10 и 20 м.

Если у *C. crinita* на глубине 1 и 10 м кривая зависимости выражена более или менее плавно, то у *C. crinita* имеются некоторые отклонения, особенно в весе слоевища. У этого вида с глубиной явно прослеживается тенденция снижения веса слоевища.

Численность, биомасса и запасы цистозиры. Цистозира — самая крупная водоросль в Черном море. Она образует обширные подводные заросли, густо покрывая поверхность скал и валунов; покрытие площади дна ее зарослями составляет большей частью 80—100%. Длина взрослых особей цистозиры достигает 170 см, но преимущественно 60—70 см. С увеличением глубины размеры цистозиры постепенно уменьшаются. Нижняя граница зарослей в зависимости от характера грунтов в Черном море проходит на глубине от 6 до 32 м. Средняя биомасса цистозиры (для обоих видов вместе) равна 3,4, максимальная — 21 кг/м².

Как видно на рис. 54, наибольшие величины численности и биомассы цистозире приходятся на самую мелководную зону — от 1 до 10 м. У открытых берегов в зарослях цистозире как по численности, так и по биомассе преобладает *C. cripita*, и только глубже 15 м она уступает *C. barbata*.

В сезонной динамике биомассы цистозире наблюдаются два максимума — весенний (апрель — июнь) и осенний (сентябрь — ноябрь), что связано с ее интенсивным ростом в эти периоды года и массовым развитием репродуктивных органов (рис. 55). Наименьшая биомасса приходится на летние и зимние месяцы, когда рост слоевища замедляется и большое число ветвей, выросших за весенний и осенний

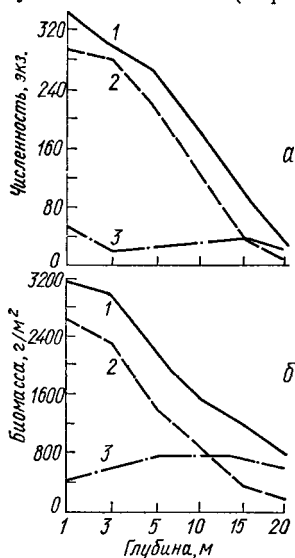


Рис. 54. Изменение численности (а) и биомассы (б) цистозире по глубинам.
1 — общая величина для обоих видов, 2 — *Cystoseira cripita*, 3 — *C. barbata*.

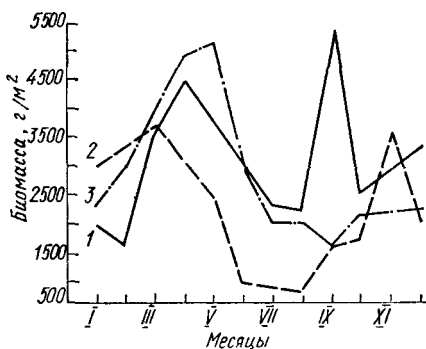


Рис. 55. Сезонная динамика биомассы цистозире на глубине 0,5 м у Севастополя (1968 г.).
1 — мыс Омега, 2 — бухта Казачья (*C. barbata* f. *hoppii*), 3 — бухта Омега.

периоды, опадают. Как видно из этого же рисунка, наиболее высокой биомассой обладает цистозира, растущая в полузащищенной бухте Омега ($5,5 \text{ кг/м}^2$), несколько ниже биомасса у открытого берега (мыс Омега — $4,5 \text{ кг/м}^2$) и еще меньше — в защищенной бухте Казачьей ($3,5 \text{ кг/м}^2$). Относительно низкие показатели биомассы в закрытой бухте объясняются тем, что здесь отсутствует сплошной скалистый грунт и цистозира растет на отдельных камнях с проективным покрытием 30—40%.

Обращает на себя внимание сходство рис. 45 и 46 с рис. 55, которое свидетельствует о наличии прямой связи между величиной биомассы и развитием генеративных побегов у цистозире.

Таким образом, многолетние наблюдения показали, что кривая сезонной динамики биомассы цистозире имеет четко выраженный двухвершинный характер, причем эта закономерность неоднократно повторялась и определена на основании количественных данных, полученных за четыре года (1967—1970 г.г.) у Севастополя и за один

год у Карадага. По данным Т. И. Еременко (1965), у Одесского берега кривая сезонной динамики биомассы цистозирры (*S. barbata* f. *horrii*) имеет одновершинный характер с летним максимумом. Несмотря на то что северо-западная часть, особенно Одесский берег, по гидрологическому режиму сильно отличается от остальных районов Черного моря, мы затрудняемся дать объяснение такому факту. В связи с этим следует отметить, что данные о сезонном изменении физиологической активности цистозирры, полученные Г. К. Яценко (1963) при изучении образцов, собранных у Одессы, полностью согласуются с данными наших исследований, о чем уже выше упоминалось.

На рис. 56 графически нанесены осредненные данные о распределении биомассы цистозирры по глубинам в различных районах Черного моря. Как видно из рисунка, наиболее густые заросли с высокими показателями биомассы всюду располагаются на глубинах 1—10 м, причем максимум приходится на глубины 1—5 м. Глубже 10 м биомасса цистозирры резко падает. Необходимо отметить, что у открытых и мало изрезанных берегов верхняя граница зарослей цистозирры проходит на глубине 1—2 м. Такое опускание зарослей наблюдается вдоль кавказского берега. В районах, защищенных от прибоя (Новороссийская и Геленджикская бухты), или с очень изрезанной береговой линией и валунными грунтами (Южный берег Крыма) заросли цистозирры начинаются с глубины 0,3—0,5 м.

Заросли цистозирры вдоль советских берегов Черного моря распределяются неравномерно, так как для произрастания цистозирры требуются твердые грунты (Калугина, 1964, 1968а).

Кавказский берег. На участке открытого берега от Анапы до Геленджикской бухты заросли цистозирры располагаются на глубинах 0,5—20 м, и лишь в районе мысов Утриш и Утришенок они спускаются до 32 м. Ширина подводных зарослей здесь довольно большая, и местами их нижняя граница проходит на расстоянии 3 км от берега. Средняя ширина зарослей цистозирры приходится на глубины от 1 до 10 м. Максимальная биомасса цистозирры достигает $13,4 \text{ кг/м}^2$, а средняя составляет $2,9 \text{ кг/м}^2$.

В Новороссийской бухте, в отличие от открытых берегов, густые заросли цистозирры начинаются почти у самого берега с глубины 0,3 м и спускаются на глубину 5—7 м у молов и 15—20 м у выхода

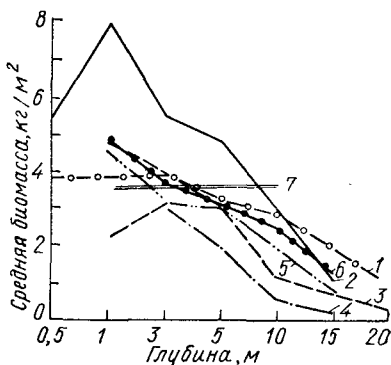


Рис. 56. Распределение средней биомассы цистозирры по глубинам вдоль кавказского и крымского берегов Черного моря.

1 — Анапа—Геленджик, 2 — Новороссийская бухта, 3 — Геленджик — Туапсе, 4 — Туапсе — Батуми, 5 — Южный берег Крыма, 6 — Юго-западное побережье Крыма, 7 — Западный берег Крыма.

из бухты. У западного берега ширина зарослей равна 200—400 м. По мере выхода из бухты она постепенно увеличивается и у пос. Рыбачьего достигает более 3 км. Средняя биомасса цистозирры у западного берега бухты равна 3,8 кг/м². Вдоль восточного берега бухты заросли цистозирры отличаются гораздо большей плотностью и значительными площадями. Ширина зарослей всюду большая и колеблется от 1 до 2 км. Максимальная биомасса цистозирры достигает 21,0, а средняя — 6,0 кг/м². В целом средняя биомасса цистозирры в Новороссийской бухте, по сравнению с остальными участками кавказского берега, довольно высока (4,9 кг/м²).

В Геленджикской бухте заросли цистозирры располагаются довольно равномерно вдоль всего берега, за исключением района порта и западной части бухты, где они прерываются редкими зарослями зостеры. Ширина зарослей цистозирры почти всюду одинакова, в среднем 1 км. Плотность зарослей сравнительно небольшая, поэтому биомасса цистозирры здесь значительно ниже — от 0,6 до 3,2 кг/м².

К югу от Геленджикской бухты в распределении зарослей цистозирры наблюдается та же картина, что и на участке берега от Анапы до Геленджикской бухты. Цистозира растет на глубине 0,5—20 м, и ширина зарослей в среднем составляет 1,5 км. Наиболее густые и обширные заросли тянутся до р. Джанхот. К югу от р. Бетта ширина их постепенно сужается и ограничивается 7—8-метровой изобатой. Средняя биомасса цистозирры на этом участке берега равна 3,3 кг/м².

От пос. Магри до пос. Николаевка заросли цистозирры располагаются вдоль берега узкой полосой, шириной 0,5 км, и ограничены глубинами 1—8 м. Несколько сужается зона, поднимаясь на глубину 5 м в районе горы Лазаревской, у пос. Катково, Вардане, у мыса Соча-Быхт и у сел. Мацеста. Однако заросли всюду довольно густые, кусты цистозирры крупные, их средняя высота 70—80 см. Максимальная биомасса равна 5,9, средняя — 2,3 кг/м².

К югу, от пос. Николаевка до г. Батуми, в распределении зарослей цистозирры наблюдается большая прерывистость, что связано с преобладанием здесь песчаных грунтов. На этом огромном участке берега выделяется всего лишь три района, где растет цистозира.

От сел. Гантиади до Новых Гагр цистозира занимает узкую прибрежную полосу шириной 0,5 км, ограниченную глубинами 1—8 м. Водорослевая зона несколько сужается в районе Холодной речки, где ее нижняя граница поднимается до 5 м глубины. Заросли цистозирры всюду густые и до середины слоевища засыпаны песком (у Гагр). Биомасса цистозирры колеблется от 1,7 до 3,9 кг/м². Наиболее густые заросли в районе между Холодной речкой и Гаграми, где средняя биомасса достигает 3,2 кг/м². Средняя биомасса цистозирры для всего этого участка берега также сравнительно высокая и равна 2,4 кг/м².

Следующий участок берега — от мыса Пицунда до р. Гумисты — по запасам цистозирры является довольно богатым районом. У Пи-

дундского рейда нижняя граница цистозеры проходит на глубине 15 м; к югу она постепенно поднимается до 5 м (у с. Приморского). Верхняя граница зарослей проходит на глубине 1—2 м, так как они отнесены вглубь прибрежными песчаными пляжами. Ширина зарослей 0,4—0,7 км. Средняя биомасса составляет 1,7 кг/м². По занимаемой площади на первом месте находится Пицундский рейд, а по величине биомассы — район к северу от р. Шиу-Куара.

И, наконец, участок берега от залива Скурджа до Дамиши по запасам цистозеры является наиболее бедным районом. Общая протяженность береговой линии, где располагаются заросли, равна всего лишь 9,4 км. Цистозера здесь растет до глубины 10 м и по своей густоте и величине взрослых особей мало чем отличается от предыдущего участка. Ширина зарослей в среднем составляет 0,4 км. Средняя биомасса невелика — 1,7 кг/м².

Небольшие пятна с редкими зарослями цистозеры отмечены в районе Цихис-Дзири на глубине 1—2 м. Цистозера здесь промыслового значения не имеет.

На остальных участках берега — от пос. Николаевки до сел. Гантиади, от Новых Гагр до мыса Пицунда, от р. Гумисты до залива Скурджа и от р. Дамиши до мыса Батумского — заросли цистозеры практически отсутствуют.

Таким образом, вдоль кавказского берега ширина зарослей цистозеры и ее биомасса распределяются неравномерно: чем дальше на юг, тем они меньше. Наиболее высокие показатели биомассы приходится на побережье Северного Кавказа, в особенности на район Новороссийской бухты.

На основании полученных данных о распределении биомассы вычислены запасы водорослей с учетом процента проективного покрытия дна. Общие запасы цистозеры для кавказского побережья Черного моря определяются в 1049 960 т и располагаются на площади 357 км².

Как видно из табл. 29, основные запасы цистозеры (93,13%) сосредоточены у берегов Северного Кавказа. Остальная часть (6,87%) приходится на участок от Гантиади до Батуми.

Крымский берег. Исследованиями охвачено побережье от г. Керчи до Бакальской косы общей протяженностью 525 км.

Южный берег Крыма. Прибрежная зона от г. Феодосии до с. Берегового, протяженностью 240 км, в отличие от кавказского берега, скалистая и обрывистая, дно очень неровное, образовано из изрезанных скал и огромных валунов. В связи с этим заросли цистозеры располагаются у самого берега в виде сплошной узкой полосы.

От Феодосии до Ялты цистозера растет на глубинах 0,5—10 м, и только в районе Алушты, до мыса Гусиного, нижняя граница цистозеры проходит на глубине 15 м, а между мысами Гусиным и Фиолент — на глубине 20 м. Ширина зарослей цистозеры колеблется от 200 до 500 м, и лишь в районе мысов Аю-Даг, Сарыч и Айя она сужается до нескольких метров, так как цистозера здесь растет на отвесных скалах.

Распределение запасов цистозиры в Черном море

Район	Протяжен- ность бере- говой линии, км	Средняя ширина зарос- лей, км	Занимаемая площадь, км ²	Средняя биомасса, кг/м ²	Запасы	
					тыс. т	%
Кавказский берег						
Скуржа — Дамиши	9,4	0,4	3,70	1,7	6,29	0,55
Пицунда — Гумиста	50,4	0,6	30,20	1,7	51,34	4,90
Гантиади — Н. Гагры	12,4	0,5	6,20	2,4	14,88	1,42
Николаевка — Туапсе	80,9	0,5	40,50	2,3	93,15	8,88
Туапсе — Геленджик	109,2	1,5	163,73	3,3	540,30	51,47
Геленджикская бухта	5,0	1,0	5,00	1,9	9,50	0,91
Новороссийская бухта	—	—	11,00	4,9	53,90	5,14
Геленджик — Анапа	64,5	1,5	96,75	2,9	280,60	26,73
Всего	—	—	357,08	—	1049,96	—
Крымский берег						
Феодосия — мыс Плака	97,8	0,4	39,12	3,3	129,10	18,8
Мыс Плака — мыс Гусиный	47,0	0,3	14,00	2,7	37,80	5,5
Мыс Гусиный — мыс Фиолент	39,5	0,3	11,8	3,1	36,58	5,4
Мыс Фиолент — мыс Херсонес	13,2	0,5	6,6	2,8	18,48	2,6
Мыс Херсонес — с. Береговое	47,0	1,5	70,5	2,7	190,35	27,7
Евпатория — мыс Тарханкут	71,0	1,0	71,0	2,3	163,30	23,8
Мыс Тарханкут — мыс Камен- ный	66,0	0,5	33,0	3,4	112,20	16,2
Всего	—	—	246,02	—	687,81	—

К северо-западу от мыса Фиолент дно скалистое, но более пологое, поэтому полоса зарослей цистозиры постепенно расширяется и в районе мыса Херсонесского достигает ширины около 1 км. Нижняя граница зарослей цистозиры проходит на глубине 18—20 м. Особенно густые и обширные заросли в районе между мысами Херсонесский и Лукулл, на расстоянии 2 км от берега. За мысом Лукулл скалистое дно сменяется песчаным и только изредка встречаются по дну каменистые гряды. Заросли цистозиры здесь располагаются отдельными пятнами с площадью проективного покрытия 20—25%.

Таким образом, вдоль исследованной части Южного берега Крыма заросли цистозиры располагаются равномерно узкой полосой, и лишь к северо-западу от мыса Фиолент ширина зарослей значительно увеличивается. В распределении величины средней биомассы цистозиры заметных колебаний не наблюдается. Выявляется некоторое ее понижение между мысами Фиолент и Лукулл за счет того, что на этом участке берега нижняя граница цистозиры проходит на глубине 18—20 м и на значительном расстоянии от берега, где с глубиной, по сравнению с мелкими участками дна, плотность зарослей постепенно падает. Максимальная биомасса цистозиры достигает 10,4 кг/м², средняя — от 2,7 до 3,3 кг/м².

Юго-западный берег Крыма. Побережье Каламитского залива между мысами Лукулл и Евпаторийским состоит из чистых песчаных пляжей, лишенных водорослей. Заросли цистозире появляются лишь у Евпатории, где располагаются вдоль берега на скалистой гряде, начинающейся с глубины 1—2 м. За мысом Евпаторийским заросли постепенно оттесняются вглубь песчаными грунтами, их верхняя граница проходит у с. Витино и Фрунзевка на глубине 5 м и в районе оз. Донузлав — 8—9 м. Далее на северо-запад верхняя граница цистозире снова поднимается и в районе с. Окуневки доходит до уреза воды. Участок берега от с. Окуневки до мыса Тарханкут скалистый и густо покрыт зарослями цистозире. Слоевница цистозире здесь очень крупные. Так у с. Окуневки на глубине 1 м был обнаружен экземпляр длиной 170 см и весом 460 г. Нижняя граница зарослей всюду проходит на глубине от 15 до 18 м.

Вдоль берега от мыса Евпаторийского до мыса Тарханкут ширина зарослей цистозире колеблется от 400 до 1800 м; в среднем она составляет 1 км. Максимальная биомасса цистозире достигает 6, а средняя — 2,3 кг/м².

Западный берег Крыма. Вдоль западного побережья, расположенного в Каркинитском заливе от мыса Прибойного до мыса Каменного, тянется сплошной скаловый пояс, который способствует пышному развитию зарослей цистозире. Цистозира всюду растет от уреза воды до 10—12 м глубины. Ширина зарослей колеблется от 400 до 900 м. Заросли прерываются частично в бухте Черноморской и полностью в бухте Ярылгачской. За мысом Каменным цистозира уже не произрастает; там господствуют чистые песчаные пляжи.

На этом участке берега цистозира также достигает огромных размеров. В бухте Черноморской нами неоднократно были обнаружены слоевища цистозире высотой до 160 см.

Заросли цистозире вдоль юго-восточного берега Каркинитского залива образуют полосу шириной в среднем 500 м. Максимальная биомасса равна 5,4, средняя — 3,4 кг/м².

Вдоль Тендровской косы и далее на запад, вплоть до Одесского берега, цистозира не произрастает: здесь преобладают мягкие грунты. По данным Т. И. Еременко (1965, 1967), небольшие заросли цистозире встречаются у Одесского побережья на глубине 1—4 м. Биомасса ее здесь в различные сезоны колеблется в пределах 0,5—4 кг/м².

Исходя из литературных данных о распределении грунтов и растительности в Черном море (Зенкович, 1958; Морозова-Водяницкая, 1959; К. Петров, 1961а, б), можно предполагать, что значительные заросли цистозире также имеются у восточного берега Крыма от мыса Чауда до мыса Такиль, а также вдоль побережья Таманского полуострова. На этом участке моря биомасса и запасы цистозире еще не определены.

Данные о распределении запасов цистозире вдоль крымского берега представлены в табл. 29. Общие запасы в этом районе выражаются величиной 687,81 тыс. т и располагаются на площади

246 км². Как видно из этой же таблицы, основные запасы цистозиры сосредоточены на участке берега от Феодосии до Ялты (18,8%), в районе Севастополя (27,7%) и от Евпатории до Тарханкута (23,8%). Запасы цистозиры на этих участках в общей сложности составляют 70% ее запасов у крымского берега. Значительные запасы цистозиры содержатся и в Каркинитском заливе (18,8%). На участке берега от мыса Плака до Балаклавы запасы цистозиры очень низкие, так как большая крутизна дна сужает ширину зарослей цистозиры до нескольких десятков метров.

По нашим подсчетам, вдоль советских берегов Черного моря общие запасы цистозиры составляют около 2 млн. т сырого веса и распределяются в следующем соотношении (в %):

Юго-восточный берег (Батуми — Адлер)	3,6
Побережье Северного Кавказа	48,9
Побережье Таманского полуострова и восточный берег Крыма от Керчи до Феодосийского залива	13,1
Южный берег Крыма (Феодосия — Севастополь)	11,1
Юго-западный берег Крыма (Севастополь — мыс Тарханкут)	17,7
Западный берег Крыма (мыс Тарханкут — Балакльская коса)	5,6

Таким образом, наиболее богатым промысловым районом, в котором в первую очередь можно организовать добычу цистозиры, является побережье Северного Кавказа, где сосредоточено около 50% всех имеющихся ее сырьевых запасов. На втором месте находится крымский берег, где также располагаются значительные запасы цистозиры. Наименьшую ценность представляет юго-восточное побережье Черного моря; запасы цистозиры здесь весьма ограничены и промыслового значения не имеют.

Продукция цистозиры. При определении годовой продукции цистозиры большое значение имеют данные о сроках развития боковых ветвей — основных продуцентов органического вещества. Г. К. Яценко (1963) установила, что наиболее интенсивная фотосинтетическая деятельность характерна для молодых ветвей. У зрелых ветвей фотосинтез замедляется, у перезрелых — прекращается. Согласно нашим наблюдениям, основанным на результатах анализа анатомо-морфологической структуры, различные стадии развития боковых ветвей строго соответствуют их физиологическому состоянию. Образование, созревание и разрушение ветвей — непрерывный процесс, поэтому в любое время года на одном растении имеются ветви на разных стадиях развития. Первые две ветви, расположенные у самой вершины ствола и содержащие веточки I и II порядков, всегда самые молодые. Ниже расположены две более развитые ветви, находящиеся в стадии наиболее интенсивного роста, с боковыми ветвями II—IV порядков. Пятая и шестая боковые ветви находятся в стадии полной зрелости. В таком состоянии ветви достигают наибольшей величины и содержат боковые ветви I—V по-

рядков. Седьмая и восьмая ветви находятся в стадии разрушения; под ними располагаются пеньки — следы от опавших ветвей.

Подсчитано, что за год на одном растении в среднем может образоваться: у *C. barbata* f. *barbata* 11 основных и 30 адвентивных ветвей, у *C. barbata* f. *hoppii* соответственно 13 и 14 и у *C. crinita* 11

Т а б л и ц а 30

Средние численность, биомасса и продукция цистозиры в Черном море

Показатель	<i>Cystoseira barbata</i>		<i>Cystoseira crinita</i>
	f. <i>barbata</i>	f. <i>hoppii</i>	
Годовой прирост одной особи, г	19,43	39,92	5,59
Вес одной зрелой основной ветви, г	2,22	4,55	1,26
Количество опавших за год основных ветвей	7	2	7
Вес опавших за год основных ветвей, г	15,54	9,10	8,82
Вес одной зрелой адвентивной ветви, г	1,20	7,27	0,41
Число опавших за год адвентивных ветвей	10	3	6
Вес опавших за год адвентивных ветвей, г	12,00	21,81	2,46
Годовая продукция одной особи, г	46,97	70,82	16,87
Численность популяции, экз/м ²	58	242	350
Годовая продукция популяции, г/м ²	2724	17 138	5887
Годовая биомасса популяции, г/м ²	1470	2900	2360
Удельная продукция (коэффициент Р/В)	1,8	6,0	2,5

и 18 ветвей. За год с одного слоевища опадает соответственно зрелых основных и адвентивных ветвей: у *C. barbata* f. *barbata* 7 и 10, у *C. barbata* f. *hoppii* 2 и 3 и у *C. crinita* 7 и 6. Ветви, прекратившие рост, разрушаются и опадают, поэтому для подсчета элиминируемой продукции необходимо знать средний вес зрелой ветви. Как видно из табл. 30, средний вес зрелых основных и адвентивных ветвей составляет: у *C. barbata* f. *barbata* 2,22 и 1,2 г, у *C. barbata* f. *hoppii* 4,55 и 7,27 г и у *C. crinita* 1,26 и 0,41 г. Зная средний прирост слоевища и вес элиминирующихся ветвей за год, можно определить годовую продукцию одного растения.

Вес слоевища с возрастом повышается в связи с увеличением количества, размера и веса ветвей, основных — у молодых растений и адвентивных — у старых. В возрасте 10—12 лет и выше рост ствола и основных ветвей замедляется и основная физиологическая деятельность слоевища переходит к адвентивным ветвям. Нами определен средний ежегодный прирост биомассы особей для каждого возраста (табл. 31). С возрастом он изменяется: у *C. barbata* f. *barbata* от 5,5 до 47,7, у *C. barbata* f. *hoppii* от 4,1 до 175,6 и у *C. crinita* от 0,6 до 24,0 г.

Годовая продукция одной особи складывается из прироста слоевища и веса элиминирующихся за год основных и адвентивных ветвей и составляет: у *C. barbata* f. *barbata* 46,97, у *C. barbata* f. *hoppii* 70,82 и у *C. crinita* 16,87 г.

На основании данных о среднегодовой численности популяций определена продукция на 1 м²: у *C. barbata* f. *barbata* — 2724, у *C. barbata* f. *hoppii* — 17 138 и у *C. crinita* — 5887 г. Удельная продукция популяций (коэффициент Р/В) равна соответственно 1,8; 6,0 и 2,5.

Изложенные выше данные позволяют сделать вывод о том, что наибольшей годовой продукцией, из расчета на одно растение, обладает *C. barbata* f. *hoppii* в связи с мощным развитием у нее ос-

Таблица 31

Возрастные изменения продукции цистозеры (в г на одно растение)

Возраст, лет	<i>Cystoseira barbata</i>		<i>Cystoseira crinita</i>	Возраст, лет	<i>Cystoseira barbata</i>		<i>Cystoseira crinita</i>
	f. <i>barbata</i>	f. <i>hoppii</i>			f. <i>barbata</i>	f. <i>hoppii</i>	
1	5,46	4,15	0,65	8	1,92	5,84	—
2	1,79	15,83	1,56	9	3,00	32,52	—
3	7,05	14,40	1,03	10	—	22,73	1,57
4	7,27	7,24	1,69	11	6,91	—	—
5	0,63	2,85	0,84	12	6,21	—	—
6	8,40	44,10	1,23	13	47,69	—	18,18
7	11,60	16,48	4,17	14	41,81	175,60	23,95

новых боковых ветвей, наименьшей — *C. crinita*, так как у нее боковые ветви не достигают больших размеров и слабо развиваются адвентивные ветви. Последнее связано с особенностями анатомической структуры ствола, о чем говорилось выше. Однако по продукции популяций *C. crinita* занимает второе место, поскольку по численности она превосходит *C. barbata* f. *barbata* в 6 раз. По величине продукции одного растения *C. barbata* f. *barbata* занимает промежуточное положение, но из-за низкой численности популяции ее годовая продукция (из расчета на 1 м²) значительно меньше, чем у *C. crinita* и особенно у *C. barbata* f. *hoppii*.

Заросли цистозеры у берегов Крыма и Кавказа в основном состоят из *C. crinita* f. *crinita* и *C. barbata* f. *barbata*.

C. barbata f. *hoppii*, тем более *C. crinita* f. *bosphorica*, мы в расчет не берем, поскольку в целом по бассейну их удельный вес в зарослях очень незначительный. Популяции двух последних форм носят локальный характер и распространены либо в полузакрытых, либо в закрытых участках бухт и у опресненного Одесского побережья (*C. barbata* f. *hoppii*). *C. crinita* f. *bosphorica* распространена меньше, чем *C. barbata* f. *hoppii*, так как совершенно не выдерживает опресненные и загрязненные участки прибрежных вод. Именно поэтому у Одесского берега заросли цистозеры состоят только из *C. barbata* f. *hoppii*.

Общая годовая продукция зарослей цистозеры складывается из суммы продукции популяций *C. barbata* f. *barbata* и *C. crinita* и равна 8615 г/м². Суммарная биомасса популяций этих видов состав-

ляет 3830 г/м². Отсюда удельная продукция зарослей цистозирры равна 2,2.

Как было отмечено выше, общие запасы цистозирры составляют около 2 млн. т. Исходя из величины удельной продукции, общая годовая продукция зарослей цистозирры у советских берегов Черного моря достигает 4,4 млн. т.

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПОБЕГОВ У ЦИСТОЗИРРЫ

Полученные данные по биомассе, росту, продукции и срокам размножения у цистозирры, изложенные в предыдущих разделах, дают возможность охарактеризовать процесс восстановления зарослей в естественных условиях. Как показали эти исследования, восстановление популяций цистозирры в естественных условиях происходит в течение 8—10 лет, причем наиболее активно этот процесс выражен в полузащищенных участках и на глубине 1—10 м.

При постановке вопроса о возможности заготовки сырья в промышленных масштабах мы сталкиваемся с явлением прямого вмешательства человека в жизнь водорослей. При массовых заготовках растения или полностью изымаются (выдергиваются), или частично срезаются и в таком случае травмируются. Возникают вопросы: каким образом может повлиять на жизнедеятельность цистозирры и возобновление ее зарослей массовая заготовка сырья и как целесообразнее организовать промысел цистозирры, чтобы не нарушить структуру ее биоценоза?

В литературе имеются указания на то, что некоторые водоросли обладают способностью восстанавливать утраченные побеги. Способность к регенерации побегов отмечена для *Ceramium* и *Polysiphonia* (Морозова-Водяницкая, 1930а), *Ahnfeltia plicata* (Зверева, 1938; Гемп, Калугина, 1967), *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* и *Ascophyllum nodosum* (Printz, 1955, 1959а, б; Knight, Parke, 1950; Moss, 1964).

Наблюдения за процессом регенерации побегов у цистозирры были начаты нами в июле 1967 г. и продолжались в течение 2,5 лет. Три опытные площадки, каждая размером 6 м², были выбраны в полузащищенном месте бухты Омега (у Севастополя) на глубине 0,7 м. На I площадке все слоевища цистозирры были срезаны у подошвы, на II площадке — на высоте ствола 5 см и на 3-й площадке — на высоте ствола 10 см. Наблюдения за ростом оставшихся слоевищ проводились в первый месяц через каждые три дня, а затем один раз в месяц. Для анализа на каждой площадке отбиралось по 10 растений.

Результаты наблюдений, проведенных в первый месяц, показали, что на первой площадке, где растения были срезаны у самой подошвы, никаких признаков, указывающих на формирование новой точки роста, не было. Поверхность срезанных стволиков была темная, с оранжевым оттенком. Как показали анатомические срезы, оранжевый цвет характерен для отмирающих клеток.

На II и III площадках на всех стволиках рост растений не прекращался. На третьи сутки на срезанной части ствола начинают

Характеристика регенерирующих побегов у *Cystoseira crinita*

Показатель	1967 г.		
	IX	X	XI
Число точек роста	1	2	2
Длина стволика, мм	0,4	1,5	3,2
Ширина стволика, мм	0,3	0,8	1,5
Число главных ассимиляционных ветвей	—	1	2+1
Максимальная длина ассимиляционных ветвей, мм	—	6	38
Порядковый номер веточек	—	I	III
Число плодоносящих ассимиляционных ветвей	—	—	—
Число пеньков	—	—	—
Число адвентивных ветвей	—	—	—
Максимальная длина адвентивных ветвей, мм	—	—	—
Порядковый номер веточек	—	—	—
Число плодоносящих адвентивных ветвей	—	—	—

нарастать коровые клетки. От крупных центральных клеток отделяются вначале округлые, а затем прямоугольные, типично коровые. На седьмые сутки поверхность среза затягивается сплошной корой, но менее тонкой, чем обычная кора ствола цистозире. В дальнейшем от центрального слоя клеток начинают интенсивно расти крупные клетки, которые через 15—20 дней уже дают легко различимые конусовидные образования — начало новых побегов. Следует отметить, что интенсивность кушения ствола у видов цистозире не одинакова. На молодом конусе ствола *C. barbata* образуется от двух до девяти новых точек роста, а на *C. crinita* — две-три. Эти различия связаны с особенностями анатомического строения ствола и прежде всего с толщиной центрального слоя клеток, который у *C. barbata* в 2—3 раза толще, чем у *C. crinita*.

Характеристика регенерирующих побегов у *Cystoseira barbata*

Показатель	1967 г.		
	IX	X	XI
Число точек роста	3	4	6
Длина молодого ствола, мм	0,5	2	3
Ширина молодого ствола, мм	0,4	1,0	1,5
Число главных ветвей	—	1	1+1
Максимальная длина главных ветвей, мм	—	8	50
Порядковый номер веточек	—	1	III
Число пеньков	—	—	—
Число адвентивных ветвей	—	—	—
Максимальная длина адвентивных ветвей, мм	—	—	—

Таблица 32

1968 г.					1969 г.		
I	V	VIII	XI	XII	IV	V	VI
2	2	2	2	2	3	2	2
5,2	7,2	18,0	23,0	24,0	48	50	52
2,0	1,8	2,4	3,0	3,0	2,5	2,5	2,5
2+1	5+1	8+1	4+1	4	7	7	8
80	70	65	47	60	90	100	125
IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV
—	—	—	—	1	2	1	3
2	—	2	2	4	6	8	8
—	—	—	—	3	9	13	10
—	—	—	—	4	70	75	82
—	—	—	—	III	IV	IV	IV
—	—	—	—	—	1	1	—

Данные о качественном и количественном изменениях регенерирующих побегов представлены: для *S. crinita* — в табл. 32 и на рис. 57 и для *S. barbata* — в табл. 33 и на рис. 58. Как видно из этих таблиц и рисунков, рост молодых побегов идет довольно интенсивно, и через три месяца у обоих видов образуются стебельки в среднем длиной 3 мм и шириной 1,5 мм. На стебельках появляются боковые ветви, максимальная длина которых достигает у *S. crinita* 38 мм и у *S. barbata* — 50 мм. Боковые ветви интенсивно ветвятся и образуют веточки III порядка. В январе на слоевищах *S. crinita* длина молодого стебля увеличилась до 5 мм, а у *S. barbata* — до 4 мм. Одновременно идет рост стебельков в толщину. Количество боковых ветвей возросло до четырех, а их максимальная длина — до 75—80 мм. Появились веточки IV порядка. Таким образом, в

Таблица 33

1968 г.						
XII	I	IV	V	VII	XI	XII
4	3	4	3	4	4	3
3	4	7	12	22	17	15
1,6	2,0	2,2	3,2	4,0	4,5	4,5
2+1	3+1	4+1	5+2	8+2	3+1	6+1
72	75	50	97	160	50	92
IV	IV	IV	V	V	IV	IV
—	—	—	—	2	5	5
—	—	—	—	—	—	2
—	—	—	—	—	—	25

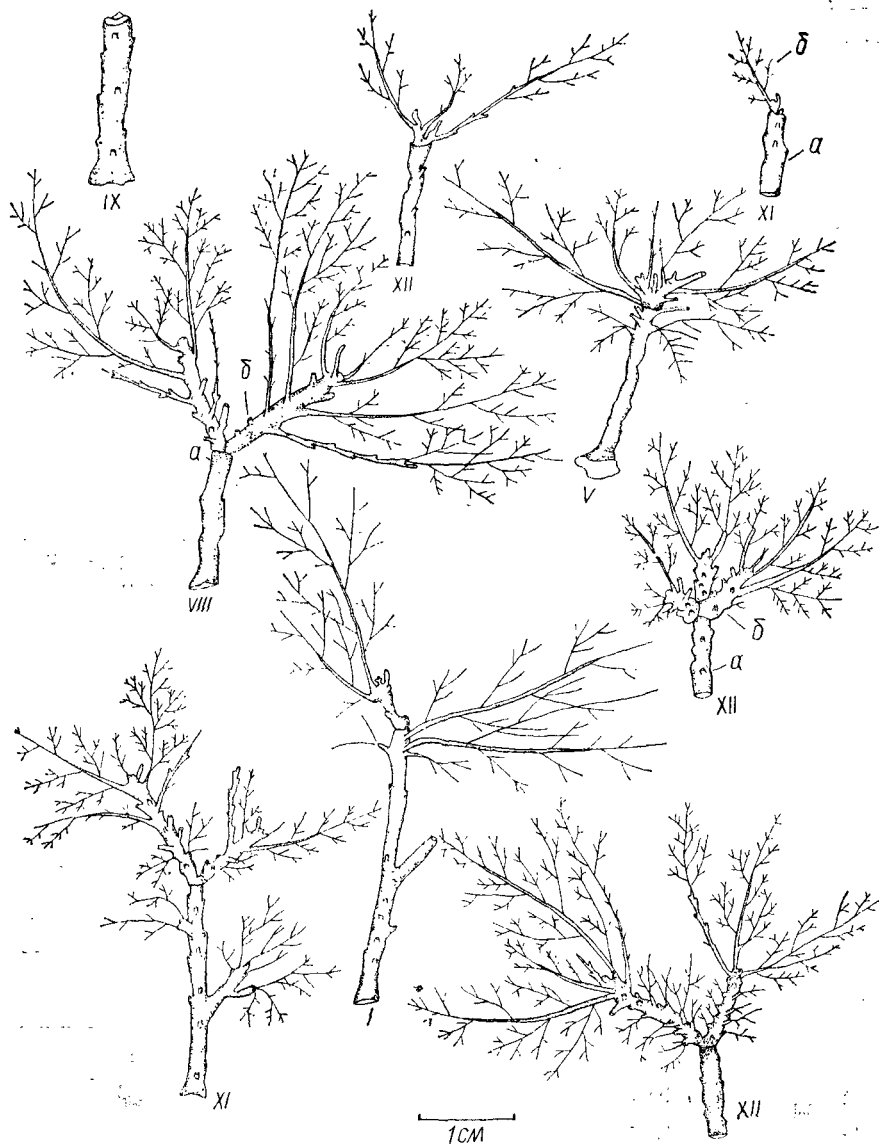


Рис. 57. Фенологические изменения регенерирующих побегов у *S. crinita*.
 I—XII— месяцы; а — старый ствол, б — регенерирующие побеги.

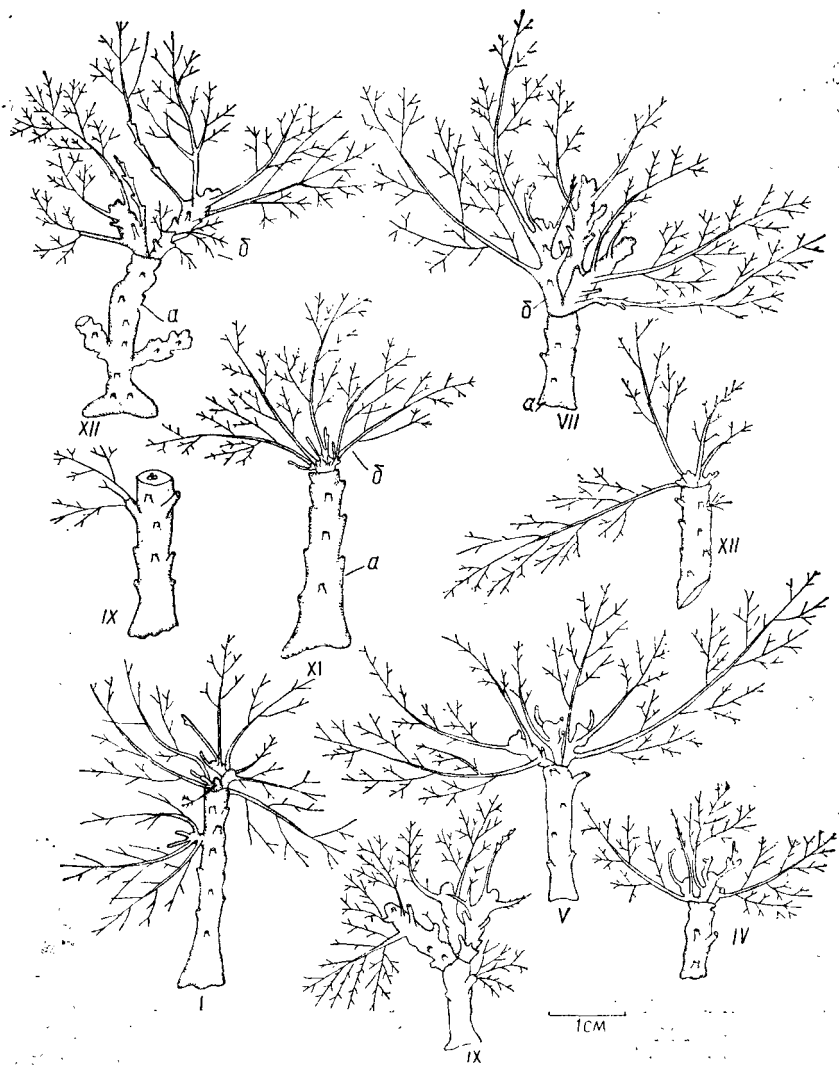


Рис. 58. Фенологические изменения регенерирующих побегов у *C. barbata*.
 I—XII— месяцы; а — старый ствол, б — регенерирующие побеги.

январе боковые ветви, возникшие на молодых стебельках, достигли своего полного развития, а на отдельных экземплярах даже опали, оставив после себя следы в виде пеньков.

Рост регенерирующих побегов продолжался весной и летом следующего года, и через год с момента их образования на слоевищах *C. cincta* средняя длина одного стебелька достигла 24 мм, а на слоевищах *C. barbata* — 22 мм. Средняя ширина стебелька соответственно увеличилась до 2,4 и 4,0 мм. За этот же период на каждом стебельке сформировалось по 11—12 боковых ветвей и по 2 ветки опало.

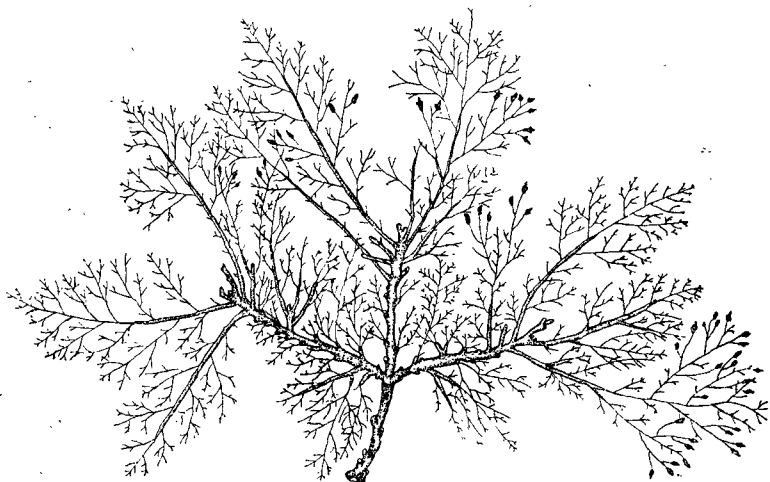


Рис. 59. Внешний вид слоевища *Cystoseira cincta* с регенерирующими побегами в возрасте двух лет.

На второй год рост и развитие регенерирующих побегов продолжались. В декабре, т. е. через 1,5 года, на пеньках, образовавшихся в конце лета, возникли адвентивные ветви длиной до 41 мм, а на боковых ветвях — рецептакулы. В июне 1969 г., когда возраст регенерирующих побегов был равен 2 годам, на слоевищах *C. cincta* средняя длина регенерирующего ствола достигла 52 мм, а боковых ветвей — 125 мм (рис. 59). Из 8 боковых ветвей на одном побеге 2 ветви имели рецептакулы. Большого развития достигли и адвентивные ветви, количество которых увеличилось до 10, а длина — до 32 мм. Часть из них к этому периоду уже успела отплодоносить.

Наблюдения за ростом регенерирующих побегов, возникших на обрезанных стволах в различные сезоны, показали, что при весеннем срезании ствола кущение регенерирующих побегов и их рост более интенсивны, чем в летний период (табл. 34). Это связано с тем, что весной у цистозеры активизируются физиологические процессы (Яценко, 1963). В этот период года, наряду с кущением ствола, регенерирующие побеги образуются и на боковых ветвях, чего не наблюдалось после летнего скашивания. От каждой срезанной боковой ветви отходит от 1 до 4 регенерирующих веточек у *C. cincta* и

от 5 до 10 — у *C. barbata* (рис. 60). За три месяца средняя длина этих ветвей достигла соответственно 11 и 18 мм, причем с образованием веточек II (*C. crinita*) и III (*C. barbata*) порядков. Рост регенерирующих побегов, возникших на стебле, идет значительно медленнее, чем возникших на боковых ветвях. Тем не менее за 6 месяцев

Т а б л и ц а 34

Характеристика регенерирующих побегов у *Cystoseira barbata* (срезана 1. IV 1969 г.)

Показатель	V	VI	VII	X
Число точек роста	2	3	3	3
Длина молодого ствола, мм	—	0,5	4	12
Ширина молодого ствола, мм	—	1,5	2,2	3,5
Число главных ветвей	—	—	2+1	5+1
Максимальная длина главной ветви, мм	—	—	43	125
Порядковый номер боковых веточек	—	—	III	IV—V
Число плодоносящих ветвей	—	—	—	1
Число пеньков	—	—	—	1
Число адвентивных ветвей	—	—	—	—

средняя длина регенерирующего ствола достигла 12 мм; на нем образовалось 6 боковых ветвей длиной 125 мм, причем одна из них осенью даже образовала рецептакулы.

Проведенные исследования показали, что рост и развитие регенерирующих побегов у *C. crinita* и у *C. barbata* протекают почти

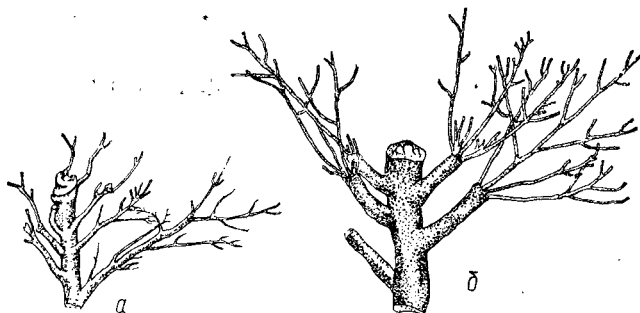


Рис. 60. Вид регенерирующих побегов в возрасте трех месяцев у растений, скошенных в апреле.

а — *Cystoseira crinita*, б — *C. barbata*.

одинаково и в те же сроки, что и у неповрежденных особей цистозир. Как и у неповрежденных растений, на регенерирующих побегах в год образуется в среднем 11 боковых ветвей. Различие наблюдается лишь в характере кущения, которое более интенсивно у *C. barbata*. За счет регенерации побегов цистозира способна увеличивать органическую массу (за единицу времени): у *C. crinita* — в среднем в 2 раза, у *C. barbata* — в 4 раза. В отдельных случаях она может возрасти в 3 (*C. crinita*), 5—9 (*C. barbata*) раз.

Наши данные по росту и развитию регенерирующих побегов у цистозиры совпадают с данными, полученными для фукусовых водорослей. У *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus* (Knight, Parke, 1950; Printz, 1955, 1959a, b; Moss, 1964), как и у черноморских цистозир, развитие регенерирующих побегов после скашивания происходит в те же сроки, что и у обычных, не срезанных растений. Отсутствие регенерирующих побегов на стволах цистозиры, срезанных у основания, не случайно. Аналогичные данные известны для *Ascophyllum nodosum* (Printz, 1955). Используя материалы по фотосинтезу и дыханию различных участков слоевища аскофиллума, Х. Принц заключил, что отсутствие регенерирующей способности у старых стволов связано со снижением у них интенсивности фотосинтеза. Он считает, что регенерация побегов зависит от функциональной деятельности точки роста, боковой или верхушечной, существующей на скошенных пенях. Х. Принц пришел к выводу, что, чем ниже скошены растения, тем слабее их регенерирующая способность. На участках, где скашивание аскофиллума проводилось у основания слоевища, растения не регенерировали. Более того, на этом участке в течение нескольких лет популяции *Ascophyllum nodosum* не восстанавливались. Аналогичные данные были получены нами для цистозиры на опытном участке № 1.

Опыты по регенерации цистозиры указывают на важность разработки более приемлемого способа добычи сырья с целью обеспечения эффективной регенерации побегов и ускорения процесса возобновления популяций цистозиры.

УЛЬВА

Изучение биологии ульвы проводилось в районе Севастополя в 1970—1973 гг. Количественные пробы отбирались ежемесячно вручную, на глубине 1 и 3 м с помощью акваланга, а у уреза воды — с берега. Наблюдения велись в трех участках: у Херсонесского музея, отличающегося высокой прибойностью — I степень, у мыса Хрустального, характеризующегося средней степенью прибойности — III степень и у вершины бухты Камышовой, куда не проникают волны даже в сильный шторм — V степень. (Степени прибойности приводятся по пятибалльной системе, разработанной Е. Ф. Гурьяновой, И. Г. Заксом и П. В. Ушаковым (1930)).

Для изучения сроков размножения наблюдения проводили в весенне-летний период ежедневно, а в осенне-зимний — через каждые 3—5 дней. За развитием зигот и спор наблюдали в лабораторных условиях с апреля по октябрь. Фрагменты слоевища со зрелыми зооспорами и гаметами помещали в чашки Петри с фильтрованной морской водой, на дно которых были положены предметные стекла, обмотанные капроновой нитью. Параллельно велись наблюдения за развитием проростков в стеклянном аквариуме емкостью 6 л. В качестве субстрата служили раковины моллюсков, камни и предметные стекла. Морскую воду меняли два раза в неделю. Зооспоры и

гаметы помещали в разные сосуды. Опыты по выращиванию квадратных фрагментов слоевища ульвы с целью определения их прироста вели ежемесячно в течение года.

Ulva L. относится к классу Chlorophyceae Kütz., порядку Ulvales Blackm. et Tansl., семейству Ulvaceae Lamour. Для Черного моря в литературе приводятся два вида ульвы — *Ulva lactuca* L.

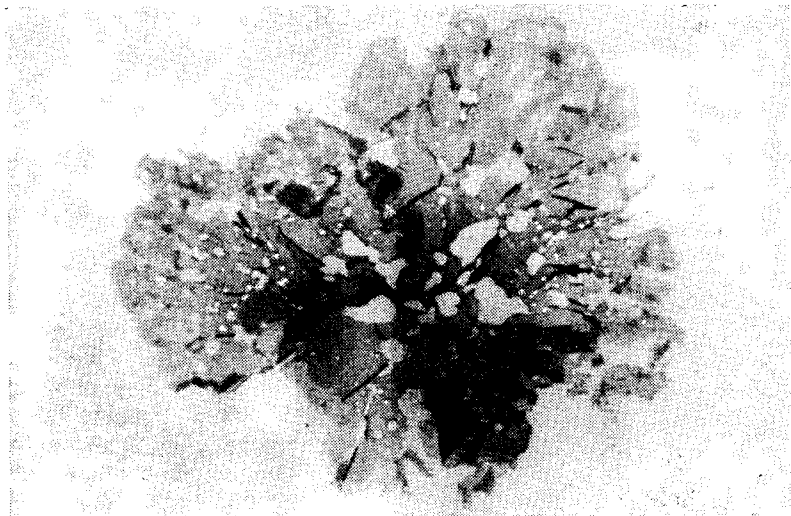


Рис. 61. Внешний вид *Ulva rigida* с фертильной каймой по периферии.

и *U. rigida* Ag. (Воронихин, 19086; Е. Зинова, 1935; А. Зинова, 1967). Морфологически эти виды очень сходны друг с другом, и их различие основывалось на размерах пластины, форме и размерах клеток на поперечном срезе. Как показывают наблюдения, эти признаки весьма неустойчивы, и их выраженность зависит от местообитания, возраста и формы развития.

Применение культурального метода исследования позволило отечественным и зарубежным альгологам расширить представление о строении, развитии и размножении представителей пор. Ulvales и критически пересмотреть их систематику (Виноградова, 1969а, б; Bliding, 1963, 1968; Kornmann, 1963, 1965, и др.), благодаря чему были предложены новые критерии для выделения *U. rigida* и *U. lactuca*.

Согласно данным К. Л. Виноградовой (1969б), в Черном море обитает один вид ульвы — *U. rigida*. Второй вид — *U. lactuca* — является северным видом.

Морфология. Слоевище ульвы представляет собой простую или лопатную пластину с ровными или волнистыми краями, часто с деформациями (рис. 61). Размеры слоевища в зависимости от места

обитания варьируют от 2—10 см (у открытых берегов) до 1—3 м (в защищенных бухтах). Форма пластины меняется от овально-округлой до неправильной. В прибойных местах слоевище часто имеет форму

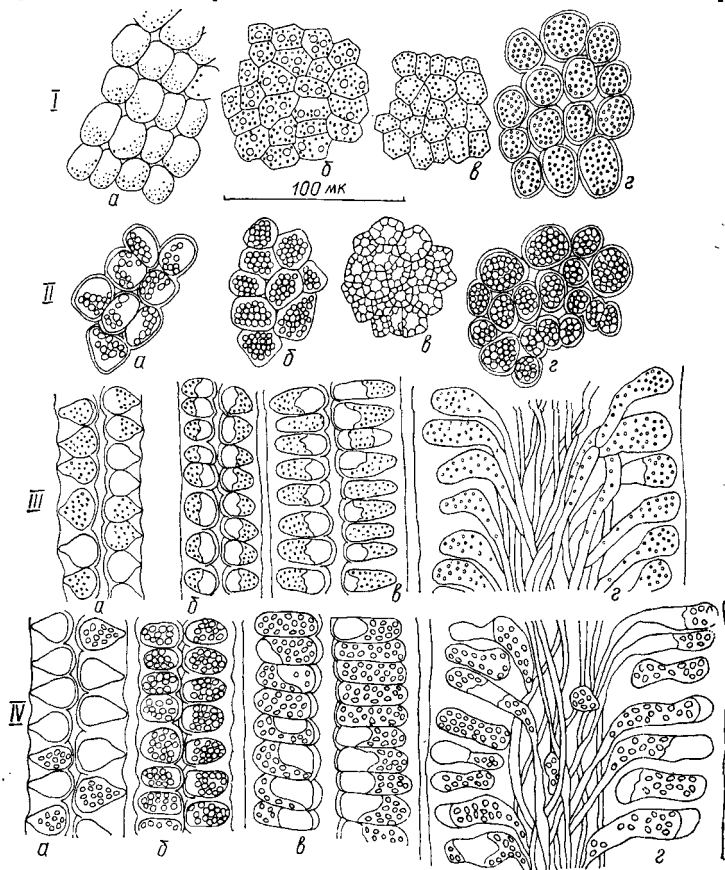


Рис. 62. Анатомическая структура гаметофита (I и III) и спорофита (II и IV) *Ulva rigida*.

I—II — вид клеток сверху, III—IV — вид клеток на поперечном срезе; а — край пластины, б — центральная часть, в — основание, г — клетки базального диска

розетки. Прикрепляется к твердым субстратам с помощью базального диска. В мелководных участках защищенных бухт растет в неприкрепленном состоянии.

Анатомия. С поверхности пластины клетки располагаются без порядка. Они имеют 4—6 (7)-угольную форму и плотно расположены в межклеточном веществе. В период плодоношения клетки округляются, и тогда в углах лучше видны межклетники (рис. 62, а). В верхней части пластины гаметофита размеры клеток в среднем составляют 11×16 , в средней части — 13×18 и у основания — от $18 \times$

× 20 до 30 × 33 мк. Хлоропласт состоит из многочисленных мелких зерен величиной 0,1—1 мк (рис. 62, I). У спорофита клетки более овальные и крупные и изменяются в среднем от 18—22 мк у края пластины до 30—38 мк в диаметре у основания. Хлоропласт состоит из 12—24 крупных зерен величиной 3—4 мк (рис. 62, II). У основания слоевища гаметофита и спорофита также встречаются и мелкие клетки, диаметром 18—25 мк, но их значительно меньше, чем крупных.

На поперечном срезе пластины видны два слоя клеток. Толщина пластины от краев до базального диска увеличивается в пределах 60—200 мк за счет увеличения размеров клеток в длину и слизистого слоя между ними. Форма клеток на поперечном срезе меняется довольно сильно: у верхнего края пластины в период плодоношения клетки грушевидной формы (рис. 62, III—IV, а); в средней части клетки овальные, высота их равна ширине или вдвое меньше ее (рис. 62, III—IV, б); в нижней части пластины клетки палисаднообразной формы, высота их превышает ширину в 1,5—2 раза (рис. 62, III—IV, в). У самого основания таллома внутренняя сторона клеток принимает ризоидально-вытянутую форму, между ними располагается толстый слизистый слой, заполненный длинными и тонкими бесцветными нитями (рис. 62, III—IV, г).

Размножение. Виды рода *Ulva* характеризуются правильной сменой гаплоидного гаметофита и диплоидного спорофита, сходных морфологически (Виноградова, 1969б). Для *U. rigida* известны три способа размножения: половое, бесполое и вегетативное.

Согласно нашим наблюдениям, вегетативное размножение у *U. rigida* в Черном море осуществляется двумя путями: путем прорастания клеток базального диска с образованием дополнительных побегов и путем фрагментации. Первый тип хорошо выражен у прикрепленной формы, обитающей у открытых берегов, благодаря чему слоевище приобретает вид розетки. Второй тип характерен для неприкрепленной формы. Оторвавшиеся пластины продолжают расти, если попадают в мелководные и защищенные участки с мягкими грунтами и ровным рельефом дна. У открытых берегов пластины быстро разрушаются от механического действия волн или выбрасываются на берег.

Наблюдения за ростом слоевища в аквариуме показали, что при длительной вегетации в неприкрепленном состоянии ульва постепенно теряет способность к половому и бесполому размножению. Образование популяций, лишенных способности формировать репродуктивные клетки, для ульвы явление довольно обычное. Неприкрепленная ульва встречается в Керченской и Севастопольской бухтах и в лиманах Одесского побережья.

Мужские и женские растения *U. rigida* морфологически сходны. Кюлин (Kylin, 1947), Сунесон (Suneson, 1947) и К. Л. Виноградова (1969б) отмечают, что плодоносящие участки и гаметы женских растений имеют оливковый цвет, а мужских — желтоватый, что подтверждается и нашими исследованиями. Размеры мужских гамет

($2 \div 3$) \times ($5 \div 6$) мк, а женских — ($3 \div 4$) \times ($9 \div 10$) мк. Гаметы грушевидной формы, с двумя жгутиками на заостренном конце, причем один жгут направлен вперед, а другой располагается вдоль гаметы. Хлоропласт с одним пиреноидом занимает заднюю часть гаметы, а ядро — переднюю. Гаметы обладают положительным фототаксисом и большой подвижностью. После выхода из клетки они устремляются к поверхности воды, где в течение нескольких часов активно движутся. Образовавшаяся после слияния зигота некоторое время продолжает двигаться, и на ней видны 4 жгута. К 11—12 ч дня зиготы теряют подвижность и оседают на дно.

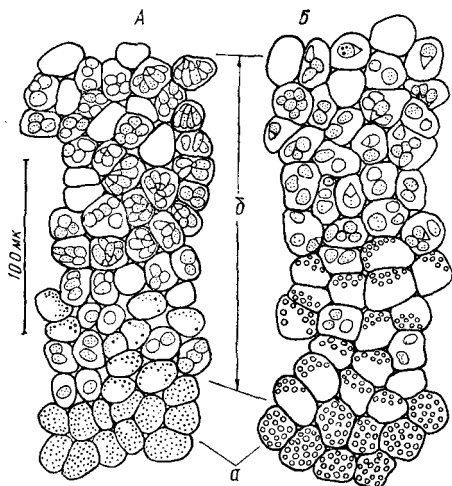


Рис. 63. Клетки с поверхности у края пластины гаметофита (А) и спорофита (Б) *Ulva rigida*.

а — вегетативные клетки; б — фертильные клетки.

Зооспоры четырехжгутиковые, шириной 6—8 и длиной 12—14 мк. Они обладают отрицательным фототаксисом и слабой подвижностью, поэтому через 15—20 мин после выхода из клеток оседают на затененные участки дна. Гаметофит и спорофит различаются по цвету пластины: желто-зеленый у первого и второго (Виноградова, 1969б; Subbaratnam, 1970). Как показали наши наблюдения, этот признак улавливается с большим трудом, так как цвет таллома варьирует в зависимости от времени года, глубины и места произрастания, возраста отдельных участков слоевища и т. д. Так, в зимний период при пониженной солнечной радиации, независимо от места обитания все пластины имеют темно-зеленую окраску и плотную кожистую структуру. Летом, наоборот, из-за яркого освещения растения приобретают бледно-зеленый цвет, нежную и тонкую структуру, особенно на мелководье, где они представлены гаметофитом. В расщелинах скал и гротах, куда не проникают солнечные лучи, слоевища круглый год темно-зеленого цвета.

Наблюдениями также установлено, что популяции гаметофита приурочены к самым мелководным участкам (0—1 м), а спорофита — к более глубоководным (2—10 м). На глубине 1—2 м популяции ульвы носят смешанный характер.

Плодоношение происходит у верхнего края пластины ульвы (рис. 63). За два-три дня до образования репродуктивных клеток хлоропласт перемещается к боковой стенке клетки, ядро занимает центральное положение, наружная стенка клетки вытягивается в

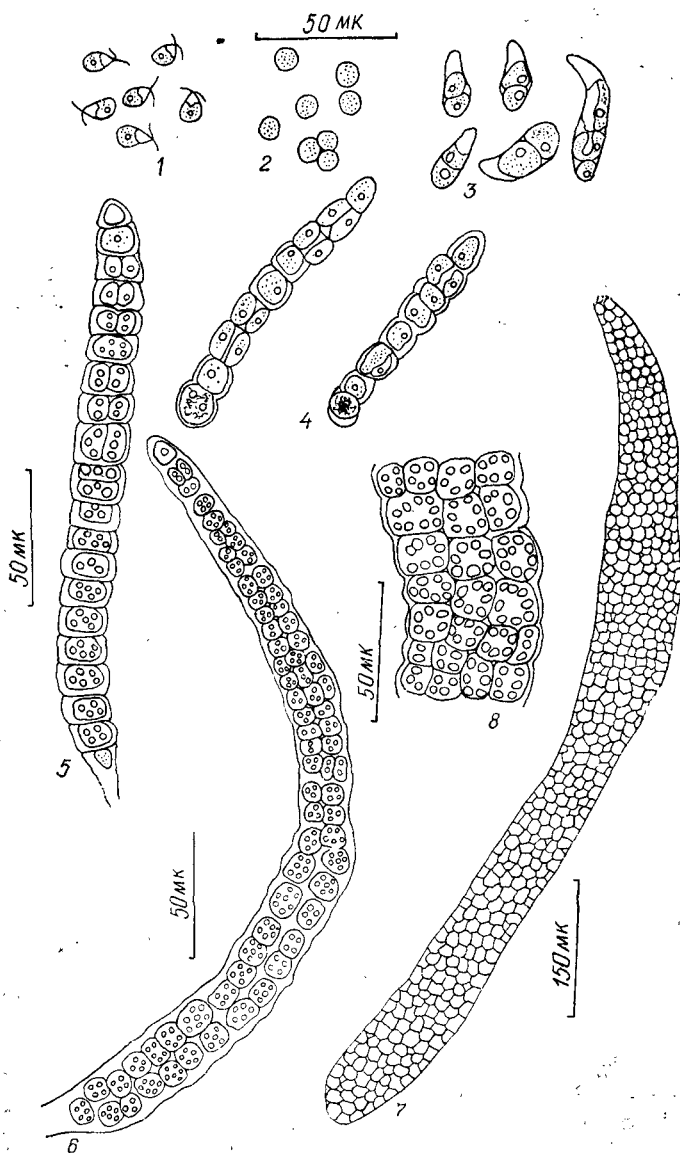


Рис. 64. Стадии развития проростков спорофита *Ulva rigida*.

1 — гаметы, 2 и 3 — зиготы, 4 — проростки в возрасте 10 дней, 5, 6 — проростки в возрасте 14 (5) и 28 (6) дней, 7, 8 — проросток в возрасте 35 дней (трубчатая стадия).

сосочек, в центре которого образуется отверстие для выхода спор и гамет. На данной стадии плодоносящая часть имеет вид бледно-зеленой каймы, охватывающей всю периферическую часть пластины, кроме самого основания (см. рис. 61). Образование спор и гамет происходит ночью. В каждой клетке гаметофита образуется 8—16 гамет и у спорофита — 8 зооспор. После выхода в воду репродуктивных клеток отплодоносившая часть пластины приобретает белый цвет, разрушается, и к концу дня на талломе не остается следов фертильных участков. Ширина фертильной каймы в течение года непостоянна и зависит от интенсивности роста и размножения растений. Зимой, когда плодоношение резко снижается, ширина каймы изменяется в пределах 2—5 мм. Наиболее интенсивное плодоношение наблюдается весной и летом. В это время при каждом плодоношении ширина фертильной каймы достигает 20—50 мм, иногда и больше.

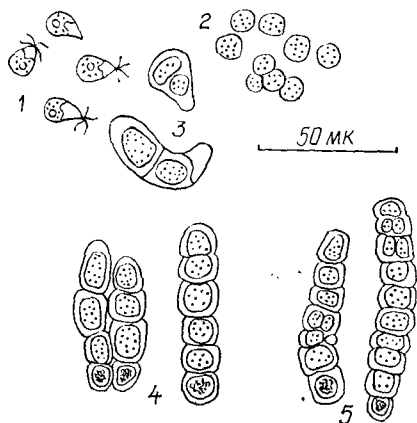


Рис. 65. Стадии развития проростков гаметофита *Ulva rigida*.

1 — зооспоры, 2 — эмбриоспоры, 3—5 — проростки на стадии однорядной нити в возрасте 7, 9 и 14 дней.

6 до 8 ч утра и продолжается 3 дня. В промежутках между основными сроками размножения созревание репродуктивных клеток может быть стимулировано обильными осадками, и тогда сроки между периодами плодоношения сокращаются до 6—8 дней. Сведения о наличии у некоторых видов ульвы периодичности в размножении, связанной с приливно-отливными явлениями, приводятся в работах М. Шихара (Chihara, 1969) и К. Суббарамаяха (Subbaramayah, 1970).

Рост и развитие. Как показали проведенные нами опыты, зигота и спора прорастают без периода покоя. В первые два дня они имеют округлую форму и однородную структуру хлоропласта (рис. 64, 65). Зигота и спора прорастают на 3-и сутки, образуя первичный ризонд в виде небольшого бугорка, с помощью которого они удерживаются на субстрате. На 6—7-е сутки сформировавшиеся проростки делятся на две клетки — апикальную и базальную (рис. 64, 3; 65, 3). Из первой клетки затем формируется однорядная нить проростка, а из второй — клетки базального диска. На стадии однорядной нити преобладает апикальный рост. Диффузный рост появляется на 10—14-е сутки, когда в клетках образуются продольные перегородки, благодаря чему проросток начинает расти в тол-

щину и становится многорядным (рис. 64, 4—5; 65, 5). В это время хлоропласт принимает зернистую структуру, причем у гаметофита мелкозернистую, а у спорофита крупнозернистую. На 30—35-е сутки проросток приобретает трубчатую или мешковидную форму (рис. 64, 7—8). Благодаря усиленному делению клеток базального диска проросток постепенно переходит в вертикальное положение.

В аквариуме проростки росли значительно быстрее, чем в чашках Петри. В возрасте 1 месяца длина проростков составляла: в чашках Петри 0,9—1,0 мм, в аквариуме — 1,5—1,9 мм, а ширина — соответственно 0,1 и 0,2 мм. После 45 дней проростки, содержащиеся в чашках Петри, погибли, в то время как в аквариуме росли 3 месяца и достигли длины 3,5 мм и ширины 0,5 мм. Наиболее массовое образование проростков наблюдалось на раковинах и камнях с бугристой поверхностью и меньше всего — на субстратах с гладкой поверхностью. На предметных стеклах, не обмотанных капроновой нитью, проростки были единичные. На камнях, содержащих примесь кварца, проростки не обнаружены.

Для ульвы характерен интеркалярный и диффузный рост. Практически любая клетка слоевища способна делиться. При выращивании фрагментов, вырезанных из различных участков таллома, установлено, что зона усиленных клеточных делений сосредоточена в средней части слоевища. Многолетними у ульвы являются базальный диск и зона ризоидально вытянутых клеток. Сама же пластина имеет возраст не более 1—1,5 месяца. Наиболее старая — периферическая часть пластины, где формируются репродуктивные клетки, наиболее молодая — основание, граничащее с зоной ризоидально вытянутых клеток.

Нами установлено также наличие у *U. rigida* смены процессов роста и размножения слоевища, которые различаются по характеру деления клеток, наблюдаемых с поверхности пластины. В период интенсивного роста слоевища вегетативные клетки делятся пополам. Это хорошо заметно по возникновению продольных перегородок, разделяющих материнскую клетку на две половины. Образовавшиеся дочерние клетки, в отличие от материнских, имеют вытянутую форму, причем их длина вдвое больше ширины. По мере роста дочерние клетки постепенно расширяются и принимают форму, характерную для взрослых клеток.

Замечено, что деление клеток таллома происходит сразу после выхода гамет и спор и сбрасывания фертильной каймы, причем делятся все клетки, за исключением клеток базального диска, ризоидально-вытянутых клеток и нескольких рядов клеток периферической части слоевища. В среднем делением клеток охватывается одновременно 70% площади слоевища. К моменту следующего плодоношения все дочерние клетки вырастают до взрослых размеров. После выхода зооспор и гамет деление клеток повторяется.

Основные признаки гаметофита и спорофита *U. rigida* представлены в табл. 35.

Основные признаки гаметофита и спорофита

Форма развития	Глубина, м	Цвет зрелой пластины	Хлоропласт	Репродуктивные клетки
Гаметофит	0—1(2)	Желто-зеленый	Мелкозернистый	Гаметы
Спорофит	(1) 2—10	Темно-зеленый	Крупнозернистый	Зооспоры

Экологические особенности ульвы. *U. rigida* относится к эврибионтным организмам. Она произрастает как у открытых и сильно освещенных берегов, так и в условиях значительно пониженной освещенности. В первом случае она входит в состав фотофильных ассоциаций (*Ulva rigida* + *Ceramium tubrum*, *Ulva rigida* + *Cladophora albida*), а во втором — сциафильной (*Ulva rigida* — *Arglossum ruscifolium* — *Callithamnion granulatum*) (см. гл. II). *U. rigida* относится к типичным эвригалинным видам, так как диапазон солеустойчивости у нее очень высок (37⁰/₀₀). Так, например, в Красном море (Nasr, 1955; Калугина-Гутник, 1971) *U. rigida* произрастает при солёности воды 38—42⁰/₀₀, а в Черном море при солёности 10—17⁰/₀₀. Заросли ульвы нами отмечены также вблизи устья рек, впадающих в бухты Севастопольскую и Новороссийскую, где солёность воды падает до 6—8⁰/₀₀. Однако ульва не может переносить солёность воды ниже 5⁰/₀₀, так как при этом снижается активность ряда ферментов и репродуктивные клетки теряют способность прорасти (Jacobi, 1959, — цит. по Виноградовой, 1969б).

Ульва относится к мезосапробной группе организмов. Она хорошо использует известные источники азота и фосфора, причем соли аммония и фосфаты в небольших количествах являются для нее не только питанием, но и стимулятором роста (Andersson, 1942, 1943; Waite, Mitchell, 1972). Ульва использует мочевины (без предварительного превращения в аммонийные соединения), некоторые аминокислоты и другие органические вещества. Стимуляторами роста ульвы являются вещества органической и неорганической природы: глюкоза, витамины (Nasr, В. Ипаат, 1969), аденин с кинетином (Provasoli, 1958), экстракты из водорослей и почвенный экстракт (Kale Sudh'a, Krishnamurthy, 1967). Л. Провасоли (Provasoli, 1958) установил, что действие гормонов на рост ульвы больше зависит от количественного соотношения стимуляторов, чем от действия одного какого-то гормона.

В своем распространении ульва тесно связана с зоной зарослей макрофитов. Так, опытами М. Андерссона (Andersson, 1942) и С. Сунесона (Suneson, 1947) показано, что рост ульвы в воде, взятой с глубины или с поверхности, но в отдалении от берега, тормозится вследствие недостатка в ней стимулирующих веществ. Именно поэтому ульва охотно поселяется в сапробных участках моря, где на-

Число гамет и спор в клетке	Размеры, мк	Число жгутиков	Фототаксис	Характер движения
8—16	♂ (2÷3) × (5÷6)	2	Положительный	Активное
8	♀ (4÷5) × (9÷10) (6÷8) × (12÷14)	4	Отрицательный	Пассивное

личие необходимых веществ, стимулирующих рост, обеспечивается стоками, выделениями живых и отмирающих морских трав и водорослей и искусственным загрязнением прибрежной зоны. Указание на принадлежность черноморской ульвы к мезосапробной группе организмов встречается в работах Н. В. Морозовой-Водяницкой (1930а, б), А. А. Калугиной и др. (1967), А. А. Калугиной-Гутник (1970в, 1973б, 1974б).

Изучение сезонной динамики структуры фитоценозов с участием *U. rigida* (см. гл. II) в различных условиях ее обитания показало, что ульва образует самостоятельные фитоценозы только в полузатищенных и защищенных участках, загрязненных канализационными стоками, где она играет роль доминанта растительных сообществ. Биомасса ульвы здесь составляет 80—100% биомассы макрофитов ассоциации (рис. 66, 1—3). С уменьшением загрязнения ульва постепенно теряет свое господствующее положение в фитоценозах и входит вначале в качестве субдоминанта ассоциации *Cystoseira barbata* f. *hoppii* — *Ulva rigida*, а затем в качестве ассектатора ассоциаций *Cystoseira crinita* + *C. barbata* — *Cladostephus verticillatus* — *Corallina mediterranea*.

Для нормального роста и развития ульвы необходимы загрязнения бытового характера, поступающие вместе с канализационными стоками. Как видно из работы В. В. Громова (1973б), продукты нефтяного загрязнения, вероятно, не усваиваются слоевищем ульвы. Об этом свидетельствует тот факт, что в местах сброса балластных вод танкерного флота ульва произрастает очень редко. Однако по

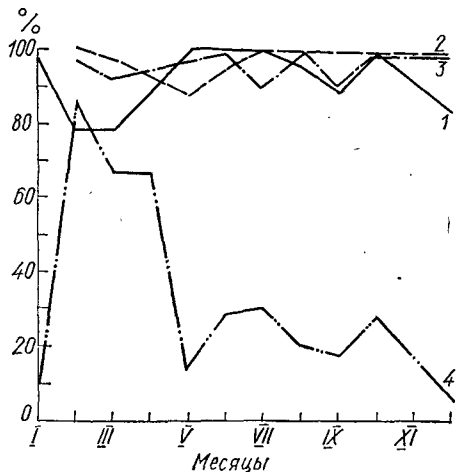


Рис. 66. Отношение биомассы *Ulva rigida* к биомассе прочих видов в ульвовой ассоциации (в %).

1 — бухта Камышовая, 2, 3 — мысы Хрустальный на глубине 1 (2) и 3 (3) м, 4 — Херсонский музей

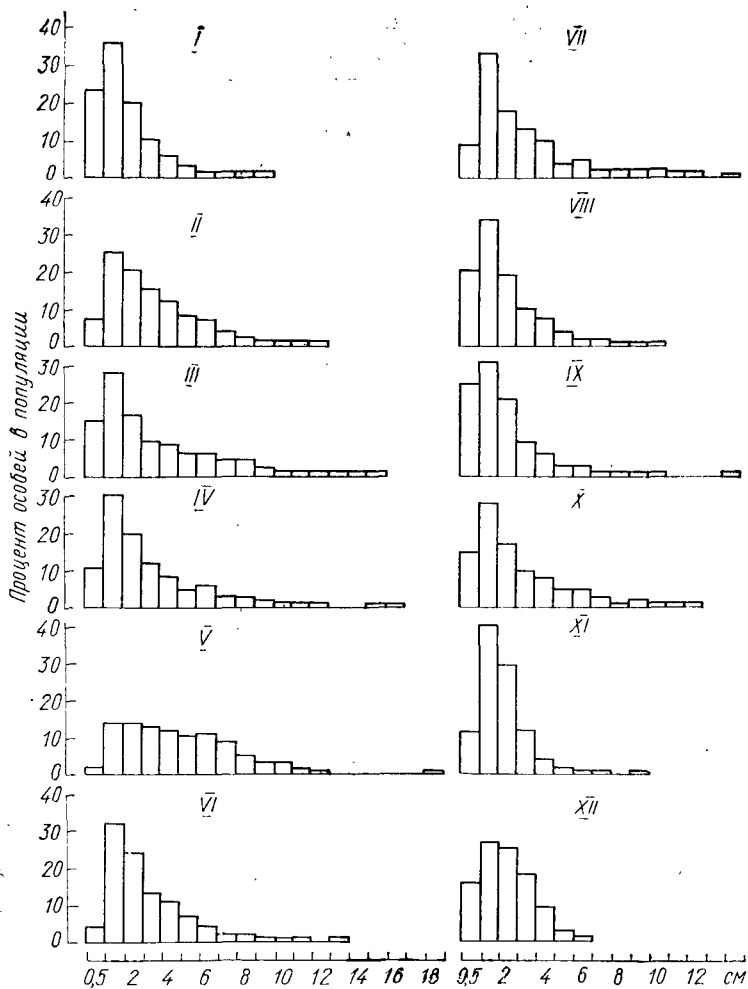


Рис. 67. Динамика размерного состава популяций *Ulva rigida* у Херсонского музея.
I—XII—месяцы.

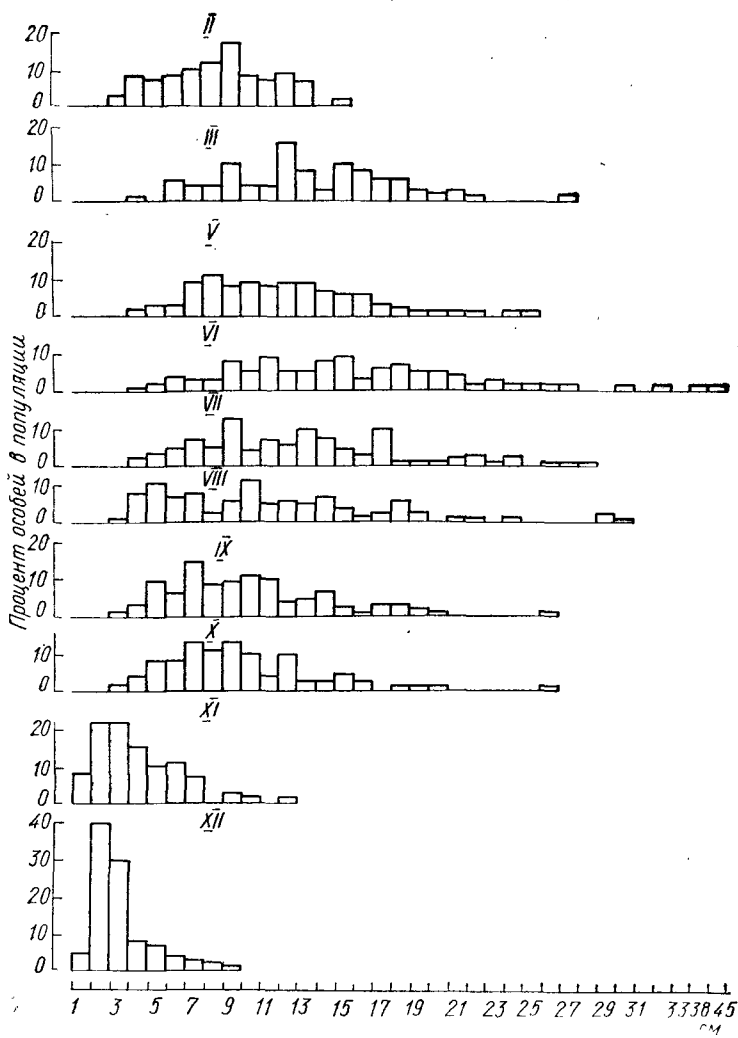


Рис. 68. Динамика размерного состава популяции *Ulva rigida* у м. Хрустального.
II—XII—месяцы.

степени устойчивости к нефтяному загрязнению этот вид также можно отнести к мезосапробной группе организмов, поскольку ульва способна переносить данный вид загрязнения в течение 6 месяцев и более.

Изложенное выше позволяет сделать вывод о том, что *U. rigida* обладает довольно высокой адаптационной способностью к различным экологическим условиям. Тем не менее основным фактором, обеспечивающим ее существование, является загрязненность прибрежной зоны. Для нормальной жизнедеятельности ульвы необходим комплекс условий и наличие органических веществ, поступающих в воду с канализационными стоками, и выделения других водорослей. Наиболее благоприятными являются полузащищенные и защищенные участки бухт, где сконцентрированы разнообразные источники питательных и стимулирующих веществ, необходимых для ее роста и развития. Здесь ульва формирует самостоятельные ассоциации с хорошо развитым растительным покровом.

Размерный состав популяций ульвы. Рост слоевища ульвы протекает круглый год и довольно интенсивно. Тем не менее размерный состав популяции в различных участках моря сильно колеблется. У Херсонесского музея в течение года преобладают особи длиной 1—2 см, и только в мае их размеры увеличиваются до 5—6 см. Слоевища длиной 10 см и более встречаются единично (рис. 67). У мыса Хрустального с февраля по июнь преобладают растения длиной 9—16 см. Осенью и зимой размеры слоевища снижаются до 3 см (рис. 68). В бухте Камышовой преобладают особи довольно крупных размеров — от 10 до 40 см в диаметре. Наибольшей величины (1 м и более) пластины достигают в мае (рис. 69).

Как видно на рис. 70, наибольшая длина слоевища на всех исследованных участках приходится на период с марта по июль, с максимумом в мае. Если у прикрепленной формы (рис. 70, 2—3) средняя длина слоевища в течение года колеблется в пределах 12 см, то у неприкрепленной формы (рис. 70, 1) эти колебания достигают 30 см.

Размерный состав популяций ульвы неравномерно связан со степенью прибойности и загрязненности прибрежной зоны и с ее образом жизни. В более загрязненных и защищенных участках берега длина слоевища во много раз больше, чем в менее загрязненных и прибойных местах. У прикрепленных талломов, произрастающих у Херсонесского музея и мыса Хрустального, процессы роста и разрушения пластины четко следуют друг за другом, поэтому слоевища здесь никогда не могут достигнуть крупной величины. У неприкрепленных растений, характерных для бухты Камышовой, преобладает процесс роста. Разрушение пластины, связанное с плодоношением, у нее отсутствует, поэтому вполне естественно, что слоевища здесь достигают огромных размеров.

Биомасса и продукция. По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936а) для Новороссийской бухты, средняя биомасса ульвы в различных участках бухты колеблется от 2,5 до 725 г/м², а удельная продукция — от 3,1 до 6,2. Результаты наших наблюдений также

показали, что биомасса *U. rigida* зависит от времени года и местобитания. Как видно из рис. 71, наибольшая биомасса отмечена у мыса Хрустального (1350 г/м^2) и в бухте Камышовой (1260 г/м^2), наименьшая — у Херсонесского музея (350 г/м^2).

У прикрепленной формы максимальная величина численности и биомассы приходится на летние месяцы (июнь — июль), а минимальная — на зимние (декабрь — март). У неприкрепленной формы кривая биомассы имеет двухвершинный характер, с максимумом в мае и ноябре. Летний минимум биомассы у нее связан с массовым отмиранием пластин из-за сильного прогрева воды в бухте, о чем свидетельствует понижение численности ее в это время года (рис. 71, а). В снижении численности и биомассы у обеих форм ульвы в зимние месяцы решающую роль играют усиливающиеся осенью и зимой шторма, периодически срывающие и разрушающие как отдельные части пластины, так и целые слоевища. Последнее подтверждается наличием больших выбросов ульвы в это время года в местах ее массового произрастания.

В естественных условиях у ульвы представляется довольно трудным определить линейный и весовой прирост пластины за единицу времени, так как у нее отсутствует верхушечный рост. Это усложняется еще и тем, что рост слоевища прикрепленной формы обычно сопровождается периодическим его разрушением. Учитывая способность ульвы к диффузному росту, мы разработали довольно простой метод выращивания вырезанных фрагментов слоевища. На све-

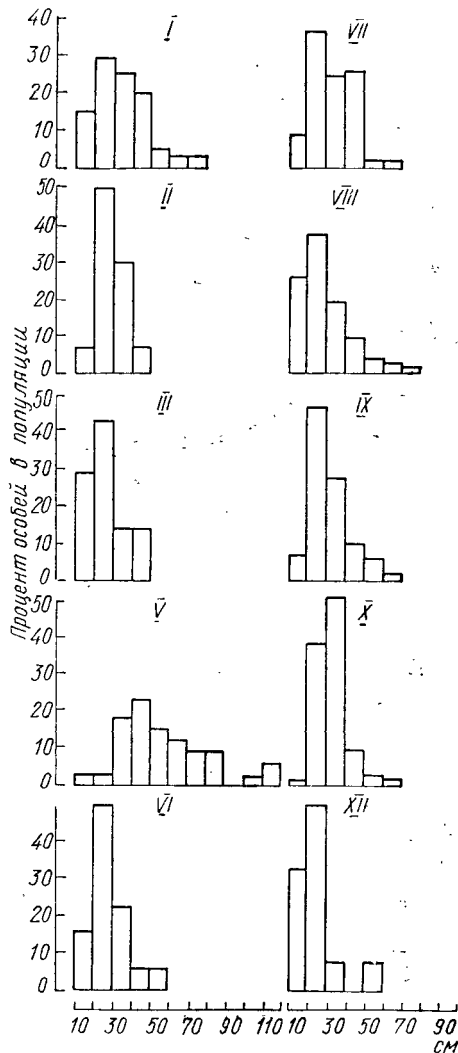


Рис. 69. Динамика размерного состава популяций *Ulva rigida* в бухте Камышовой. I—XII — месяцы.

жих пластинах, выловленных в море и помещенных в лоток с морской водой, с помощью лезвия вырезали по 30 — 40 квадратных фрагментов размером 30 × 30 мм, которые сразу помещали в кристаллизатор емкостью 3 л со свежей профильтрованной морской водой. Кристаллизаторы ставили на солнечное окно, воду меняли два раза в неделю. Опыты с фрагментами пластин гаметофита, спорофита и неприкрепленной формы ставились отдельно. Фрагменты ульвы растут довольно активно, хотя в первые дни происходит отмирание краевых клеток, на месте которых постепенно формируется наружная оболочка. Первоначально опыты велись в течение месяца, причем для весового анализа через 10, 20 и 30 дней отбирались пробы по 10 экземпляров. Когда было установлено, что после 10—15 дней опыта темп роста таллома замедляется, наблюдения были ограничены десятью днями и для анализа отбирали по 20 фрагментов. Месячную продукцию определяли из расчета среднего прироста фрагмента за 10 дней.

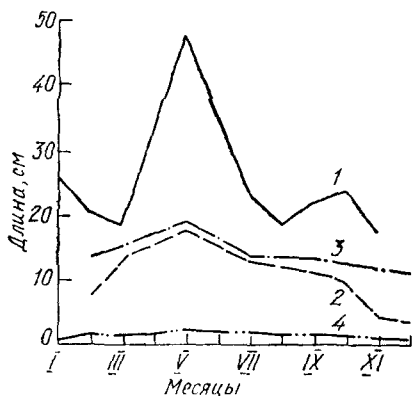


Рис. 70. Изменение средней длины слоевища *Ulva rigida* по месяцам.

1 — бухта Камышовая, 2, 3 — мыс Хрустальный на глубине 1 (2) и 3 (3) м, 4 — Херсонесский музей.

ранее располагавшихся вблизи зоны ризоидально вытянутых клеток, а более активный — на участках, обращенных к краям пластины. Подобная полярность существует и у неприкрепленной формы, благодаря чему фрагменты постепенно принимают форму трапеции, а на их более широкой стороне появляются складки.

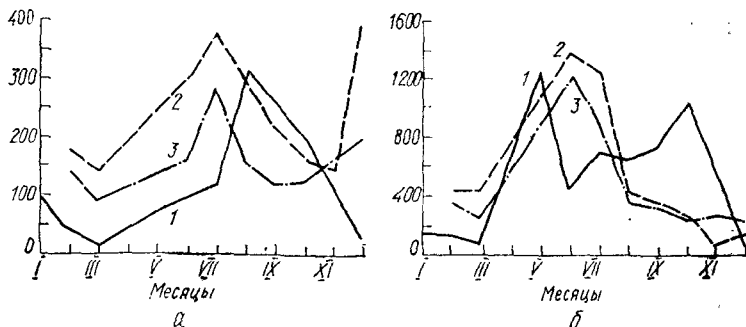


Рис. 71. Изменение численности (а) и биомассы (б) *Ulva rigida* по месяцам.

1 — бухта Камышовая, 2, 3 — мыс Хрустальный на глубине 1 (2) и 3 (3) м.

Рост пластин у гаметофита и спорофита происходит более или менее одинаково, причем, как и следовало ожидать, у прикрепленной формы темп роста несколько ниже, чем у неприкрепленной, так

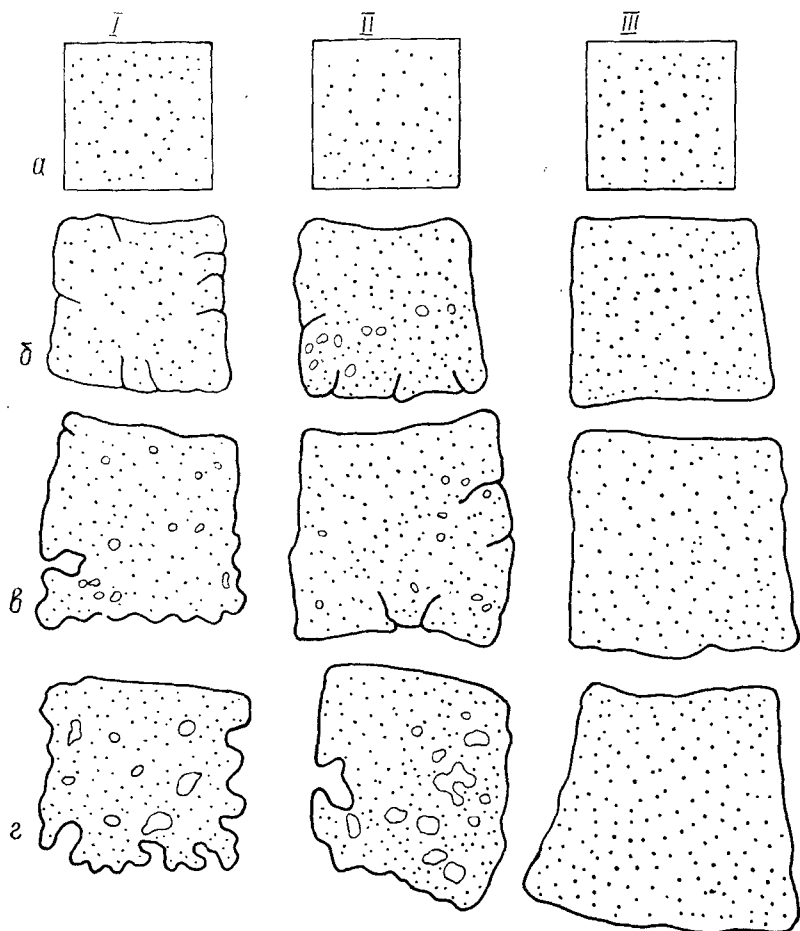


Рис. 72. Изменение размера фрагментов (а) у гаметофита (I), спорофита (II) и неприкрепленной формы (III) *Ulva rigida*.

б — через 10 дней, в — через 20 дней, г — через 30 дней, а — исходные фрагменты.

как условия в аквариуме, где отсутствует циркуляция воды, более сходны с естественными условиями местообитания неприкрепленной формы. Наиболее высокий темп роста наблюдается в первые 10 дней (табл. 36). В последующие дни рост фрагментов ослабляется, так как их поверхность постепенно обрастает бактериями и диатомовыми водорослями. Дольше всего в опытах сохраняются пластинки неприкрепленной формы (40—50 дней) и меньше всего — прикрепленной (15—20 дней). У последней через 12—15 дней после начала опыта

фрагменты перфорируются и разрушаются, так как в клетках образуются гаметы. Развитие гамет здесь протекает более замедленно, чем в естественных условиях, многие гаметы прорастают в клетках, минуя копуляцию. Сроки размножения слоевища в опытах и в естественных условиях совпадают.

Таблица 36
Весовой прирост слоевища *Ulva rigida* (в%)

Количество дней	Неприкрепленная форма	Прикрепленная форма	
		спорофит	гаметофит
10	34,3	36,0	35,3
20	47,7	43,9	52,7
30	69,9	—	—

Наблюдения за ростом слоевища в экспериментальных условиях показали, что ульва обладает довольно высокой продукцией. Как видно из табл. 37, темп роста ульвы подвержен сезонным изменениям. Если в апреле месячный прирост у обеих форм составил 76,2 и 79,9%, то в июле — августе он увеличился до 124,5 — 130,2% к исходному весу пластины. Довольно высокий темп роста наблюдался в сентябре и октябре. У прикрепленной формы, например, в ок-

Таблица 37

Изменение продукции *Ulva rigida* по месяцам

Месяц	Прикрепленная форма			Неприкрепленная форма		
	%	г/м ²	Р/В	%	г/м ²	Р/В
IV	76,2	—	—	79,8	—	—
V	105,9	1057	1,06	87,6	1109	0,87
VI	118,5	1600	1,18	113,4	481	1,13
VII	87,0	1060	0,87	124,5	884	1,27
VIII	130,2	518	1,30	72,6	498	0,72
IX	148,6	517	1,48	108,5	812	1,08
X	253,0	703	2,52	96,3	1020	0,96
XI	103,0	265	1,03	97,0	223	0,96
XII	113,7	259	1,13	84,0	57	0,83
I	128,0	—	—	100,7	723	1,01

тябре прирост слоевища составил 252%. В ноябре темп роста пластин у обеих форм снизился до 103—97%. Наиболее высокая среднемесячная удельная продукция наблюдалась в период с июня по октябрь включительно и колебалась в пределах 1,18—2,52. Удельная продукция у прикрепленной и неприкрепленной форм составила: за лето — 3,21 и 3,07 и за осень — 4,03 и 3,0 соответственно. Эти данные свидетельствуют о том, что в целом в летне-осенний период ульва растет довольно активно. Однако следует учесть, что опыты

по росту слоевища проводились в лабораторных условиях. Поэтому приведенные выше данные пока что носят предварительный характер, и для окончательных выводов необходимо провести аналогичные наблюдения в естественных условиях, что является предметом наших дальнейших исследований.

На основании проведенных исследований по биологии *U. rigida*, можно сделать следующий вывод: быстрый рост таллома, высокая удельная продукция, большое количество периодически продуцируемых клеток и легкость, с которой последние захватывают различные искусственные субстраты, указывают на то, что черноморская ульва может быть рекомендована для культивирования.

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАКРОФИТОВ ЧЕРНОГО МОРЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ДАЛЬНЕЙШЕГО ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведенная нами за последние годы бонитировка донной растительности Черного моря показала, что сырьевые запасы промысловых водорослей и трав в нем довольно значительные. Согласно полученным нами данным, наибольшими запасами (4,9 млн. *т* сырого веса) обладает пластообразующая *Phyllophora nervosa*. Второе место занимает цистозира (2 млн. *т*), заросли которой сосредото-

Таблица 38

Среднегодовые биомасса, запасы и продукция макрофитов у советских берегов Черного моря

Вид	Биомасса, г/м ²	Запасы, млн. т	Продукция, г/м ²	Удельная продукция, (Р/В)	Общая продукция зарослей, млн. т
<i>Phyllophora nervosa</i> (пластообразующая)	2560	4,9	768	0,3	1,5
<i>Ph. brodiaei</i>	1400	1,5	346	0,25	0,363
<i>Cystoseira barbata</i> , <i>C. crinita</i>	3830	2,0	8615	2,2	4,4
<i>Ulva rigida</i>	564	—	5980	10,6	—
<i>Zostera marina</i>	200—2500	0,75	460—2500	3,7	2,0
<i>Z. nana</i>	100—1800	0,38	1100	4,5	1,2

точены вдоль берегов Крыма и Кавказа. Значительны запасы *Ph. brodiaei* (1,5 млн. *т*). По данным И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1973а) и П. П. Островчука (1973), большие заросли образуют харовые водоросли (1,6 млн. *т*) и морские травы (1,3 млн. *т*), состоящие из видов zostеры, рдеста, руппии и занникелии. В частности, запасы *Zostera marina* и *Z. nana* достигают 1,1 млн. *т* сырой массы.

Наиболее высокой продукционной способностью обладают цистозира и ульва, средняя годовая продукция которых достигает 8615 и 5980 г/м² соответственно. Величина годовой продукции у *Ph. nervosa* и *Ph. brodiaei* в несколько раз ниже, чем у названных выше водорослей. Приведенные в табл. 38 величины удельной продукции (коэффициент Р/В) показывают, что у цистозир и особенно у ульвы удельная продукция, т. е. годовой прирост биомассы на единицу площади (1 м²), превышает среднюю годовую биомассу в 2,2—10,6 раза.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СРОКАМ И СПОСОБАМ ДОБЫЧИ МАКРОФИТОВ

Заготовку филлофоры на Филлофорном поле Зернова следует вести в промысловом районе, разделив его на четыре участка: северный, восточный, западный и центральный. Повторная добыча на каждом участке должна производиться через каждые 3 года. Эта филлофора обладает наибольшим содержанием агароида и растет без примеси других водорослей, поэтому ее залежи целесообразно использовать только для получения агароида.

В Каркинитском заливе промысел филлофоры еще не ведется. Поскольку филлофора здесь растет с примесью других водорослей, особенно в мелководной части залива, целесообразно ее заготавливать с целью получения кормовой крупы, технология производства которой разработана Одесским агаровым заводом. Защищенность прибрежных участков Каркинитского залива благоприятно скажется на организации промысла в течение круглого года, в отличие от Филлофорного поля, где промысел возможен только летом. Добычу филлофоры можно вести с помощью трала Китрана, используемого Одесским агаровым заводом для добычи филлофоры на Филлофорном поле. Размножение пластообразующей филлофоры происходит только вегетативным способом. Это создает возможность вести заготовку сырья в течение всего года.

Учитывая особенности биологии цистозиры, при ее добыче необходимо принять во внимание следующее:

1. Плановую заготовку сырья следует проводить по отдельным промысловым районам. Повторная добыча на каждом участке должна производиться через 10 лет. Размер промыслового участка определяется объемом годовой добычи сырья. На каждом участке должно быть изъято не более 50% запасов. Остальную часть необходимо оставлять в качестве маточников с целью ускорения срока восстановления зарослей, а также для поддержания естественного состояния биоценоза цистозиры. Маточники целесообразно оставлять в прибрежной зоне на глубине 0,5—5 м, поскольку здесь, по сравнению с глубоководной частью, наблюдается более интенсивный рост слоевища и образование органов размножения.

2. Добычу цистозиры можно производить только у берегов Северного Кавказа и Крыма. Запрещается вести заготовку вдоль юго-восточного берега от Сочи до Батуми и у Одесского побережья, где запасы цистозиры небольшие и их следует оставлять для сохранения зарослевого биоценоза.

3. Промысел цистозиры рекомендуется начинать в момент достижения слоевищами наибольшего веса, но после окончания массового выхода репродуктивных клеток. Для зарослей защищенных и полузащищенных бухт добыча может быть начата с 15 мая, а для зарослей открытых берегов — с 1 июня. Срок окончания добычи может быть установлен до 1 октября.

4. Добывать цистозиру можно двумя способами:

1) слоевища отрываются от субстрата вместе с подошвой. Для этой цели можно использовать ручную драгу-грабли с шестом длиной до 3—4 м (на мелководье) и драгу-волокушу (в глубоководной части). При таком способе добычи восстановление зарослей будет происходить путем образования молодого поколения популяций, при этом на восстановление зарослей потребуется не менее 10 лет;

2) слоевища срезаются на высоте ствола 5—10 см. В этом случае можно применять как ручной метод — водолазы или аквалангисты срезают растения ножом или серпом, так и механизированный, когда ножи драги проходят на высоте 5—10 см от поверхности дна. Благодаря высокой регенерирующей способности цистозиры при таком способе добычи сроки возобновления зарослей могут быть сокращены вдвое и повторную заготовку сырья можно проводить через каждые 5 лет.

Разработкой средств механизации промысла цистозиры в настоящее время занимается ЦПКТБ Главного управления «Азчеррыба». Создан опытный образец драги для добычи цистозиры, работающий по принципу сенокосилки. Для обеспечения свободного переползания драги через валуны рама драги выполнена в форме салазок. Драга буксируется судном типа СЧС-150.

Весьма перспективной промысловой водорослью является *Phyllophora brodiaei*, произрастающая на Филлофорном поле. Этот вид филлофоры легко заготавливать дночерпателем, драгой и тралом Китрана. Учитывая то обстоятельство, что *Ph. brodiaei* прикрепляется к створкам мидий, которые при драгировании поднимаются вместе с водорослями, наиболее рационально использовать их вместе для получения кормовой муки, измельчая в крупу или порошок. Заготовку сырья можно проводить с мая по сентябрь.

В мелководной (у вершины) части Каркинитского залива и по всей акватории Джарылгачского, Тендровского и Егорлыцкого заливов располагаются обширные подводные луга, состоящие в основном из морской травы zostеры. Надземные ее части (листья и побеги), выросшие за весну и лето, осенью опадают. Начиная со второй половины лета и до конца года опавшие листья постоянно выбрасываются на берег, образуя огромные свалы. Большие скопления выбросов наблюдаются на участке берега от Скадовска до Красноперекопска, где они собираются местными заготовительными бригадами. Высушенная zostера (камка) используется в качестве набивочного материала в мебельной промышленности, а также для упаковки дорогостоящих материалов, так как камка не воспламеняется. Благодаря этому свойству zostера имеет большие перспективы для изготовления легких термоизолирующих пластин. В этом направлении сейчас ведутся интересные исследования Крымским заводом двуокиси титана (г. Красноперекопск). Первые опыты дали хорошие результаты с высоким экономическим эффектом.

Водоросли и морские травы, произрастающие в заливах северо-западной части Черного моря, где их запасы достигают свыше 2 млн. т, представляют большую ценность для получения кормовой

крупы. Добыча этих растений может быть основана главным образом на сборе выбросов и частично путем скашивания под водой. Плановая заготовка морских растений в заливах не только обогатила бы животноводческие фермы витаминизированными кормами, но и способствовала бы постоянному очищению этих водоемов от накопления гниющей растительной массы и улучшению условий для жизни беспозвоночных и рыб. Наиболее рациональное время заготовки трав и водорослей в заливах — с июля по ноябрь.

К ВОПРОСУ ОБ ИНТРОДУКЦИИ, АККЛИМАТИЗАЦИИ И ИСКУССТВЕННОМ РАЗВЕДЕНИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Значительным резервом существенного увеличения продукции макрофитов Черного моря могут стать управляемые подводные плантации важнейших промысловых водорослей. Организация новой отрасли хозяйства — морского водорослеводства — важнейшая проблема, стоящая перед альгологами и работниками рыбного хозяйства.

Разведение водорослей с целью увеличения сырьевых запасов может быть осуществлено двумя способами: 1) расширением ареала за счет создания искусственных субстратов; 2) выращиванием проростков (рассады) водорослей в лабораторных условиях и последующей их пересадкой в море. Во втором случае могут быть созданы чистые управляемые аквакультуры, подобно наземным плантациям культурных растений.

Для решения сложных и разнообразных задач, связанных с выращиванием водорослей в аквакультурах, требуется изучение биологии видов в аспектах, необходимых для разработки технологии ведения культурных плантаций, способных повысить запасы и улучшить организацию добычи водорослей.

Среди водорослей Черного моря наиболее перспективна ульва, так как она обладает высоким темпом воспроизводства и имеет пищевую ценность. Однако промышленный лов ульвы не ведется ввиду ее малых запасов. Выращивание ульвы на культурных плантациях могло бы сыграть существенную роль в повышении ее сырьевых запасов. Огромный практический интерес представляет тот факт, что ульва обладает способностью активно усваивать растворенные в морской воде органические вещества, о чем было сказано выше. Ее естественные фитоценозы располагаются вблизи различных источников загрязнения. В связи с непрерывно возрастающим влиянием на экологию отдельных участков моря антропогенного фактора создание искусственных ульвовых плантаций не только сможет увеличить объем сырья для пищевых и кормовых целей, но и будет способствовать усилению процесса биологического самоочищения прибрежных вод загрязненных участков моря.

Искусственное разведение морских водорослей широко развито в Китае и Японии. В промышленных масштабах разводят ламинарию, порфиру, ундарию и глойопельтис (Возжинская и др., 1971).

В Советском Союзе искусственное разведение водорослей начато с 60-х годов в лагуне Бусса, расположенной на Южном Сахалине (Сарочан, 1962) и в Белом море (Гемп, 1966). Объектом выращивания в обоих случаях служит анфельдия, разведение которой осуществляется в естественных условиях путем увеличения ее ареала. Культивированием ульвы пока никто не занимается ни в нашей стране, ни за рубежом, хотя в некоторых работах высказываются предложения о целесообразности ее искусственного разведения (Subbaramaiah, 1970).

Изучая биологию *U. rigida*, мы наблюдали за развитием проростков, полученных путем засева гамет на искусственном субстрате. Этот метод был разработан К. Суббарамаяхом (1970) при культивировании им *Ulva fasciata* у берегов Индии. В период максимального выхода репродуктивных клеток слоевища ульвы рано утром отлавливали в море и погружали в пластмассовые лотки емкостью 15 л, заполненные обычной морской водой, которую в последующие дни меняли ежедневно. В лотки помещали плавучие сетки — деревянные рамки с натянутой капроновой сеткой. С помощью небольшого груза они немного притоплялись с тем, чтобы поверхность сетки была слегка покрыта водой. При массовом плодоношении гаметы устремлялись к поверхности воды, образуя ярко-зеленые скопления. Через 2—3 ч они оседали на сетки и через два дня начинали прорастать. На 8-е сутки, когда нити проростков достигли 7—8-клеточной структуры, плавучие сетки были перенесены в море и подвязаны к подводным предметам на глубину 0,5 м. В течение первой недели в море проростки развивались активно и гораздо быстрее, чем в опыте с кристаллизатором, описанном в предыдущем разделе. Однако в дальнейшем опыты продолжить не удалось, так как сетки были кем-то срезаны. Тем не менее уже первый опыт показал, что ульва довольно легко поддается искусственному засеву. У К. Суббарамаяха, например, на притопленных плавучих сетках через 60 дней после посева проростки достигли средней длины 24,3 мм и ширины 5,7 мм.

По полученным нами материалам относительно биологии ульвы и предварительным данным об искусственном засеве гамет и развитии проростков можно заключить, что эта водоросль вполне может быть рекомендована для создания аквакультур. Используя опыт многолетнего выращивания водорослей в странах Дальнего Востока применительно к нашему объекту, можно рекомендовать следующий метод искусственного разведения ульвы.

На специально выделенных участках загрязненных бухт, отгороженных буйками, можно создать искусственные заросли методом плавучих площадок, устроенных по типу хиби, применяемых в Японии при выращивании порфиры (Возжинская и др., 1971). Сетки (и канаты) с выращенной в лабораторных условиях рассадой можно будет привязывать ярусами к шестам, закрепленным в дне.

Предполагается, что искусственное разведение ульвы может иметь следующие преимущества:

1) значительно повысится урожай культуры на единицу площади дна за счет использования толщи воды высотой до 5—8 м;

2) обеспечится концентрация водорослей в строго определенном районе, что важно для организации плановой заготовки водорослей;

3) облегчится добыча водорослей;

4) возрастет темп роста и увеличится продукция растений за счет постоянного омыwania слоевища со всех сторон, с одной стороны, и резкого сокращения влияния сероводорода, содержащегося на дне закрытых бухт, с другой;

5) не потребуются искусственное удобрение плантаций;

6) усилится процесс биологического самоочищения акватории закрытых и полузакрытых бухт, постоянно загрязняемых хозяйственно-бытовыми стоками.

Разумеется, для окончательной разработки методов выращивания культуры и составления рекомендаций по созданию управляемых ульвовых плантаций потребуются основательное изучение эколого-физиологических особенностей ульвы, а именно:

— проведение наблюдений в море за естественным воспроизводством зарослей ульвы в различных условиях обитания: в зависимости от солености, прозрачности, освещенности и температуры воды, глубины, субстрата, степени прибойности и загрязненности;

— проведение работ по фотосинтезу и дыханию ульвы в различных условиях обитания и по сезонам с целью определения оптимальных условий для ее произрастания;

— постановка опытов по влиянию на рост и развитие ульвы некоторых органических и биогенных веществ.

С точки зрения создания аквакультур большого внимания заслуживает красная водоросль *Laurencia obtusa*. В значительных количествах она произрастает в Джарылгачском, Тендровском и особенно в Егорлыцком заливах, где местами образует большие скопления. Вначале лауренция растет на раковинах моллюсков, а позже, отрываясь, живет в неприкрепленном состоянии и часто образует свалы. Лауренция ценится за содержание в ней значительного количества агара. Основательное изучение экологических, биологических и физиологических особенностей *L. obtusa*, несомненно, даст богатый и интересный материал, который послужит основанием для разработки методов культивирования и составления рекомендаций по созданию лауренциевых плантаций в Черном море.

Важное значение представляет также вопрос об интродукции и акклиматизации в Черном море ценных в промысловом отношении видов. Вселенцы в Черное море прежде всего должны относиться к эвригалинным и эвритермным формам, способным быстро адаптироваться в данном водоеме со своеобразным гидрологическим режимом. Они должны быть завезены в такой форме, при которой могли бы быть наиболее жизнеспособными в конкурентной борьбе с местной флорой, с одной стороны, и создавали бы максимальное количество органической массы, с другой, что является конечной целью акклиматизации любого объекта. В этом отношении пласто-

образующие формы имеют гораздо больше преимуществ, чем прикрепленные. Акклиматизация новых видов должна проводиться без вытеснения местной флоры, поэтому новым видам следует отводить свободные или слабо заселенные растительностью участки дна. В Черном море имеются жизненные пространства, которые не полностью используются местной флорой. Таковы огромные участки дна Каркинитского залива, обширная акватория шельфовой зоны северо-западной части моря между Филлофорным полем и Одесским и Тендровским берегами, Прикерченский район, Каламитский и Феодосийский заливы.

Акклиматизационный фонд для флоры Черного моря может быть пополнен в основном красными водорослями, поскольку у представителей данного отдела потенциальный ареал значительно шире, чем у бурых и зеленых водорослей. В Черном море, наряду с нижебореальными элементами флоры, массовое развитие получили многие широкобореальные и даже арктическо-бореальные виды — пришельцы северных морей. С этой точки зрения наиболее перспективны интродукция и акклиматизация в Черном море представителей балтийской и беломорской флоры. К таким видам можно отнести *Ahnfeltia plicata* и *Furcellaria fastigiata*. Первый из них является арктическо-бореальным, а второй — широкобореальным. Оба вида используются в промышленности для получения агар-агара.

Большие залежи пластообразующей фурцеллярии содержатся в Балтийском море (Киреева, 1961, 1964), откуда и следует ее брать для посадки в Черное море.

A. plicata широко распространена в Белом, Охотском и Японском морях, где растет в прикрепленном и неприкрепленном состоянии, образуя залежи на дне. Многочисленные литературные данные о биологии и условиях произрастания анфельции (Зверева, 1938; Сарочан, 1960; Гемп, Калугина, 1967, и др.) дают основание рекомендовать этот вид для интродукции и акклиматизации в Черном море. Попыты по разведению анфельции целесообразно провести как с прикрепленной, так и с неприкрепленной формой, хотя последняя, вероятно, должна дать больший эффект. Некоторые предложения по акклиматизации *A. plicata* в Черном море изложены в работе К. П. Гемп и А. А. Калугиной (1967).

В целом вопрос об интродукции и акклиматизации *A. plicata* и *F. fastigiata* с целью расширения их ареала заслуживает большего внимания. Пересадка этих водорослей в Черном море может быть успешной, если будут учтены их биолого-физиологические особенности и заранее подобраны соответствующие условия для произрастания в новом водоеме.

Водоросли Черного моря и их распространение

Условный номер	Район распространения	Условный номер	Район распространения
	Черное море	10	Северо-восточный берег
1	Одесский берег	11	Юго-восточный берег
2	Филофорное поле Зернова	12	Побережье Турции
	Егорлыцко-Тедровско-Джарылгачско-Перекопский район	13	Побережье Болгарии
3		14	Побережье Румынии
4	Каркинитский залив	15	Каспийское море
5	Тарханкутско-Севастопольский берег	16	Азовское море
6	Севастопольская бухта	17	Средиземное море
7	Южный берег Крыма	18	Красное море
8	Прикерченский район	19	Атлантический океан северное полушарие
9	Новороссийская бухта	20	южное полушарие
		21	Индийский океан
		22	Тихий океан

Вид	Фитогеографическая группа *	Встречаемость *	Продолжительность вегетации *	Районы распространения
Chlorophyta				
<i>Prasinocladus marinus</i> (Cienk.) Waern	вб	р	?	6, 19
<i>Ulothrix flacca</i> (Dillw.) Thur.	аб	р	о	1, 4, 13, 15, 17, 19, 22
<i>U. tenuissima</i> Kütz.	к	р	о	1, 19
<i>U. pseudoflacca</i> Wille	аб	р	о	1, 14, 15, 17, 19, 22
<i>U. implexa</i> (Kütz.) Kütz.	аб	р	о	1, 3, 4, 6, 7, 13—17, 19, 22
<i>U. tenerima</i> (Kütz.) Kütz.	к	р	о	1, 6, 8, 9, 19
<i>U. zonata</i> (Web. et Mohr) Kütz.	к	р	о	9, 15
<i>Pilinia rimosa</i> Kütz.	вб	р	?	6, 19
<i>Chaetophora pisiformis</i> (Roth) Ag.	вб	р	?	7, 19
<i>Pseudopringsheimia confluens</i> (Rosenv.) Wille	вб	р	?	13, 14, 17, 19, 22
<i>Ulvella lens</i> (Crouan) Crouan	бт	р	о	3, 6, 7, 9, 14, 15, 17, 19, 21
<i>Pseudulvella nadsonii</i> Rochl.	э	р	?	7
<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Marschew.	бт	с	о	3—7, 9, 11, 13, 15, 17—22
<i>Bolbocoleon piliferum</i> Pringsh.	шб	р	о	5, 6, 7, 9, 17, 19, 21, 22
<i>Phaeophila dendroides</i> (Crouan) Batt.	бт	р	о	3—9, 11, 17—22
<i>Ph. engleri</i> Reinke	бт	р	о	5—7, 14, 19, 20, 22
<i>Ectochaete leptochaete</i> (Huber) Wille	шб	р	о	7, 15, 17, 19
<i>E. wittrockii</i> (Wille) Kylin	шб	р	о	6, 7, 9, 17, 19, 22
<i>Entocladia viridis</i> Reinke	к	с	о	1, 3—7, 9—11, 14, 15, 17—22
<i>E. perforans</i> (Huber) Levr.	шб	р	о	7, 17, 19, 22
<i>Epicladia pontica</i> Rochl.	э	р	?	7

* Условные обозначения: аб — арктическо-бореальная, вб — верхнебореальная, сб — среднебореальная, нб — нижнебореальная, бт — бореально-тропическая, ст — субтропическая, т — тропическая, к — космополиты, э — эндемики; в — ведущие виды, с — сопутствующие, р — редкие, м — многолетние, о — однолетние, сл — сезонные летние, сз — сезонные зимние

Вид	Фитогеографическая группа*	Встречаемость	Продолжительность вегетации*	Районы распространения
<i>Monostroma wittrockii</i> Born.	шб	р	о	9, 14, 15, 19
<i>M. latissimum</i> (Kütz.) Wittr.	шб	р	о	13, 17, 19, 22
<i>Monostroma oxyspermum</i> (Kütz.) Doty	шб	р	о	7, 13, 17, 22
<i>M. fuscum</i> (Post. et Rupr.) Wittr.	аб	р	о	1, 19, 22
<i>Capsosiphon fulvescens</i> (Ag.) Setch. et Gardn.	шб	р	о	7, 17, 19, 22
<i>Blidingia minima</i> (Näg.) Kylin	бт	р	о	6, 9, 13, 17—19, 21, 22
<i>B. marginata</i> (J. Ag.) P. Dang.	бт	р	о	14, 15, 17, 18—20, 22
<i>Percursaria percursa</i> (Ag.) Bory	шб	р	о	1, 3, 17, 19, 22
<i>Enteromorpha prolifera</i> (O. Müll.) J. Ag.	к	р	о	1, 4, 6, 9, 10, 13—15, 17—22
<i>E. ahlnneriana</i> Bliding	шб	р	о	6, 9, 13—17, 19
<i>E. flexuosa</i> (Wulf.) J. Ag.	бт	с	о	1, 4, 6, 7, 9, 11, 13—15, 17—22
<i>E. clathrata</i> (Roth) Grev.	к	с	о	1, 3—11, 14—22
<i>E. crinita</i> (Roth) J. Ag.	к	р	о	4, 18, 19, 22
<i>E. linza</i> (L.) J. Ag.	бт	в	о	1, 3, 5—17, 19, 22
<i>E. compressa</i> (L.) Grev.	к	в	о	1—14, 16—22
<i>E. intestinalis</i> (L.) Link.	к	в	о	1, 3—14, 16—19, 21, 22
<i>E. maeotica</i> Pr.-Lavr.	э	р	о	3, 4, 14, 16
<i>E. torta</i> (Mert.) Reinb.	шб	р	о	14, 15, 17, 19, 22
<i>Ulva rigida</i> Ag.	бт	в	м	1, 3—14, 17—19, 21, 22
<i>Prasiola crispa</i> (Lightf.) Ag.	к	р	о	12
<i>Chlorocystis reinhardii</i> (Gardn.) A. Zin.	шб	р	?	6, 19
<i>Gomontia polyrrhiza</i> (Lagerh.) Born. et Flah.	к	р	о	1, 4, 6, 10, 14, 15, 17, 19, 20, 22
<i>Chaetomorpha crassa</i> (Ag.) Kütz.	бт	р	о	6—9, 11, 14, 16—22
<i>Ch. aërea</i> (Dillw.) Kütz.	бт	с	о	1, 3—22
<i>Ch. linum</i> (Müll.) Kütz.	бт	с	о	1, 3—19, 21, 22
<i>Ch. chlorotica</i> (Mont.) Kütz.	нб	с	о	1, 3—10, 13, 14, 16—19, 21
<i>Ch. capillaris</i> (Kütz.) Börg.	нб	р	о	4, 6, 7, 9, 17, 19
<i>Ch. gracilis</i> Kütz.	бт	р	о	7, 13, 17—22
<i>Ch. zernovii</i> Woronich.	э	р	о	3
<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harv.	к	р	о	6, 7, 9, 15, 17, 19, 21, 22
<i>Rh. tortuosum</i> (Dillw.) Kütz.	шб	р	о	4, 9, 14, 17—19, 21, 22
<i>Rh. implexum</i> (Dillw.) Kütz.	бт	р	о	1, 4, 6, 9, 14, 15, 18—22
<i>Rh. hieroglyphicum</i> (Ag.) Kütz.	к	р	о	1, 6, 7, 9, 14—16, 19
<i>Cladophora coelothrix</i> Kütz.	нб	р	о	7, 10, 12, 13, 17—19, 21
<i>C. echinus</i> (Bias.) Kütz.	нб	р	о	6, 7, 17
<i>C. sericea</i> (Huds.) Kütz.	шб	р	о	3, 4, 6—11, 14, 15, 17—19
<i>C. albida</i> (Huds.) Kütz.	шб	с	о	1, 3—11, 17—19, 22
<i>C. liniformis</i> Kütz.	шб	р	о	6, 7, 9, 14, 17, 19
<i>C. laetevirens</i> (Dillw.) Kütz.	шб	в	о	1, 4—11, 14, 17, 19, 22
<i>C. vadorum</i> (Aresch.) Kütz.	шб	р	о	5—7, 9, 11, 14, 17, 19
<i>C. vagabunda</i> (L.) Hoek	шб	в	о	1, 3, 4, 6—11, 13—15, 17, 19
<i>C. dalmatica</i> Kütz.	шб	в	о	4—10, 14, 17—19
<i>C. siwaschensis</i> C. Meyer	нб	р	о	8, 15

Вид	Фитогеографическая группа *	Встречаемость *	Продолжительность вегетации *	Районы распространения
<i>C. crystallina</i> (Roth) Kütz.	бт	с	о	3, 4, 7—11, 18, 19
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Aresch.	аб	с	сз	1, 3, 4, 6—9, 13—16, 19, 22
<i>Acrosiphonia centralis</i> (Lyngb.) Kjellm.	вб	р	сз	1, 4, 6, 19
<i>Spongomorpha lanosa</i> (Roth) Kütz.	аб	р	сз	1, 3, 19
<i>S. uncialis</i> (Fl. Dan.) Kütz.	шб	р	?	13, 19
<i>Blastophysa polymorpha</i> Kjellm.	шб	р	?	13, 17, 19
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Ag.) Börg.	ст	р	сл	6, 7, 9, 17, 19, 20, 22
<i>Siphonocladus pusillus</i> (Kütz.) Hauck	нб	р	сл	6, 10, 17, 18, 21
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) Ag.	шб	в	сз	1, 3—11, 13, 14, 16—19, 21, 22
<i>B. adriatica</i> (J. Ag.) Menegh.	нб	р	о	4, 7, 17, 18
<i>B. balbisiana</i> Lamour.	нб	р	о	4, 6, 17, 18
<i>B. hypnoides</i> Lamour.	нб	с	о	1, 3, 4, 6, 7, 9, 17—22
<i>B. corymbosa</i> J. Ag.	ст	р	сл	7, 17—19, 21, 22
<i>Derbesia lamourouxii</i> (J. Ag.) Sol.	ст	р	сл	6, 7, 11, 18
<i>Codium vermilara</i> (Oliv) Delle Chiaje	бт	в	м	4—12, 17—22
<i>Caulerpa prolifera</i> (Forsk.) Lamour.	ст	р	сл	10, 17—21
<i>Ostreobium queckettii</i> Born. et Flah.	к	р	?	3, 4, 6, 10, 13—15, 17—22
<i>Vaucheria dichotoma</i> (L.) Ag.	шб	р	?	14, 16, 18
<i>V. piloboloides</i> Thur.	нб	р	?	7, 17, 19
<i>V. litorea</i> Hofm.-Bang et Ag.	шб	р	?	3, 17, 19
Phaeophyta				
<i>Pylaiella littoralis</i> (L.) Kjellm.	аб	р	сз	1, 3, 4, 15, 17, 19, 22
<i>Ectocarpus arabicus</i> Fig. et De Not.	бт	с	сл	1—7, 9—11, 13, 17, 18, 21
<i>E. confervoides</i> (Roth) Le Jolis	к	с	сз	1, 3—11, 13, 14, 16, 17, 19, 22
<i>E. penicillatus</i> (Ag.) Kjellm.	шб	р	сз	6, 9, 19, 22
<i>E. fasciculatus</i> Harv.	шб	с	сз	2—9, 17, 19
<i>E. dasycarpus</i> Kuck.	шб	р	сз	7, 9, 19
<i>E. siliiculosus</i> (Dillw.) Lyngb.	к	с	сз	1—9, 13—19, 22
<i>E. hiemalis</i> Couan	вб	р	сз	1, 4, 19
<i>Feldmannia lebelii</i> (Aresch.) Hamel	шб	р	сл	5—7, 9, 11, 13, 17, 19
<i>F. irregularis</i> (Kütz.) Hamel	бт	в	сл	5—14, 17—19, 21, 22
<i>F. paradoxa</i> (Mont.) Hamel	нб	р	сл	7, 9, 17, 19
<i>Entonema oligosporum</i> (Strömf.) Kylin	шб	р	сз	5, 6, 9, 14—17, 19, 22
<i>E. parasiticum</i> (Sauv.) Hamel	шб	р	сз	3, 7, 8, 10, 14, 16, 19, 22
<i>E. effusum</i> (Kylin) Kylin	шб	р	сз	7, 9, 15, 17, 19
<i>Phaeostroma bertholdii</i> Kuck.	нб	р	?	7, 15, 17
<i>Myrionema strangulans</i> Grev.	шб	р	сз	7, 14, 15, 17, 19, 22
<i>M. seriatum</i> (Reinke) Kylin	сб	р	сз	7, 19
<i>M. balticum</i> (Reinke) Foslie	вб	р	сз	5—7, 9, 19, 22
<i>Ascocyclus orbicularis</i> (J. Ag.) Magn.	нб	р	сл	3, 7, 14, 15, 17, 19

Вид	Фитогеографическая группа *	Встречаемость *	Продолжительность вегетации *	Районы распространения
<i>A. magnusii</i> Sauv.	шб	р	?	10, 17, 19
<i>Microspongium gelatinosum</i> Reinke	вб	р	?	9, 15, 19
<i>Pseudolithoderma extensum</i> (Crouan) S. Lund.	аб	р	сз	1, 3, 4, 9, 19
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Aresch.) J. Ag.	к	в	м	1, 3—14, 17—19, 21, 22
<i>Streblonema sphaericum</i> Derb. et Sol.	щб	р	сз	6, 11, 17, 19
<i>S. tenuissimum</i> Hauck	нб	р	?	7, 14, 17, 19
<i>Streblonema stilophorae</i> (Crouan) De Toni	нб	р	о	14, 19
<i>S. oligosporum</i> Strömf.	шб	р	сз	9, 10, 19
<i>Myriactula rivulariae</i> (Suhr) Feldm.	шб	с	сл	1, 3—11, 17, 19
<i>M. arabica</i> (Kütz.) Feldm.	ст	р	сл	7, 9, 17, 19, 21
<i>Elachista scutulata</i> (Sm.) Duby	шб	р	сз	7, 19
<i>E. fucicola</i> (Vell.) Aresch.	шб	р	сз	6, 9, 19, 22
<i>Leathesia difformis</i> (L.) Aresch.	шб	р	сз	1, 3, 4, 6, 7, 9, 19, 22
<i>Corynophlaea umbellata</i> (Ag.) Kütz.	нб	в	сл	3—14, 17
<i>C. flaccida</i> Kütz.	нб	с	сл	4, 5, 7, 9, 13, 17, 19
<i>Cylindrocarpus microscopicus</i> Crouan	нб	р	?	7, 17, 19, 22
<i>Liebmannia levellei</i> J. Ag.	нб	р	?	7, 17, 19
<i>Cladosiphon mediterraneus</i> Kütz.	нб	р	м	7, 17, 18
<i>C. contortus</i> (Thur.) Kylin	нб	р	м	3—9, 17, 19
<i>Eudesme virescens</i> (Carm.) J. Ag.	шб	р	о	4—10, 17—20
<i>Spermatochnus paradoxus</i> (Roth) Kütz.	шб	р	сл	2—11, 17, 19
<i>Stilophora rhizodes</i> (Ehrh.) J. Ag.	шб	в	сл	1, 3—11, 13, 14, 16—19, 22
<i>S. tuberculosa</i> (Horn.) Reinke	шб	с	сл	3—7, 9—11, 13, 19
<i>Nereia filiformis</i> (J. Ag.) Zanard.	нб	в	м	4—13, 17—19
<i>Cutleria adpersa</i> (Mert.) De Not.	ст	р	м	12, 17—19
<i>Zanardinia prototypus</i> Nardo	нб	в	м	4—14, 17—19
<i>Arthrocladia villosa</i> (Huds.) Duby	шб	с	о	5—7, 9, 11, 12, 17, 19
<i>Acinetospora crinita</i> (Carm.) Kornm.	шб	р	?	6, 8, 10, 13, 17
<i>Dictyota dichotoma</i> (Huds.) Lamour.	бт	с	сл	4—11, 13, 17—19, 21, 22
<i>D. linearis</i> (Ag.) Grev.	бт	р	сл	3—13, 17, 19, 20, 22
<i>Dilophus fasciola</i> (Roth) Howe	бт	в	сл	3—14, 17—21
<i>D. spiralis</i> (Mont.) Hamel	ст	р	сл	5—7, 9—11, 17, 19
<i>Padina pavonia</i> (L.) Gaill.	бт	в	сл	4—14, 17—19, 21
<i>Sphacelaria cirrhosa</i> (Roth) Ag.	аб	в	м	1—14, 17, 19, 22
<i>S. tribuloides</i> Menegh.	бт	р	м	13, 17—19, 21, 22
<i>S. saxatilis</i> (Kuck.) Sauv.	сб	с	м	2, 4, 7, 9, 19
<i>Halopteris scoparia</i> (L.) Sauv.	шб	с	м	5—7, 9, 10, 17—20, 22
<i>Cladostephus verticillatus</i> (Lightf.) Ag.	шб	в	м	2—14, 17, 19, 22
<i>C. spongiosus</i> (Lightf.) Ag.	шб	р	м	7, 11, 19
<i>Choristocarpus tenellus</i> (Kütz.) Zanard.	нб	р	м	6, 7, 17, 19
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngb.) J. Ag.	аб	в	сз	1, 3—10, 13, 14, 16—19, 22
<i>Petalonia zosterifolia</i> (Reinke) Kuntze	шб	р	?	13, 14, 17, 19, 22

Вид	Фитогеографическая группа *	Встречаемость *	Продолжительность вегетации *	Районы распространения
<i>Desmotrichum undulatum</i> (J. Ag.) Reinke	вб	р	сз	1, 3—10, 13, 14, 19
<i>Punctaria latifolia</i> Grev.	шб	р	сз	6, 9, 13, 14, 17, 19, 22
<i>P. plantaguinea</i> (Roth) Grev.	аб	р	сз	6, 9, 13, 19
<i>Striaria attenuata</i> (Ag.) Grev.	шб	с	о	2—11, 13, 17—19, 22
<i>Stictyosiphon soriferus</i> (Reinke) Rosenv.	шб	р	о	7, 11, 17, 19
<i>S. adriaticus</i> Kütz.	нб	с	о	2—11, 14, 17, 19
<i>Giraudya sphacelarioides</i> Derb. et Sol.	шб	с	о	2, 4—7, 9—11, 17, 19
<i>Myriotrichia repens</i> (Hauck) Karsak.	шб	р	о	6, 7, 17, 19
<i>Asperococcus bullosus</i> Lamour.	шб	р	о	4—7, 11, 17, 19, 22
<i>Dictyosiphon chordaria</i> Aresch.	вб	р	о	13, 19
<i>Cystoseira barbata</i> (Good. et Wood.) Ag.	нб	в	м	1—14, 17, 19
<i>C. crinita</i> Bory	нб	в	м	4—14, 17
<i>Sargassum salicifolium</i> (Bert.) J. Ag.	нб	р	м	12, 17
R h o d o p h y t a				
<i>Asterocytis ramosa</i> (Thw.) Gobi	бт	р	сл	1, 3—9, 15—22
<i>A. wolleana</i> (Hansg.) Lagerh.	вб	р	сз	1, 6, 12, 14, 19
<i>Goniotrichum elegans</i> (Chau.) Zanard.	бт	р	сл	1, 3, 4, 6, 7, 14, 17—19, 21
<i>Erythrocladia subintegra</i> Rosenv.	бт	р	сл	6, 7, 9, 13, 17, 19—21
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillw.) J. Ag.	бт	с	сл	5, 6—10, 17—19, 21, 22
<i>E. bertholdii</i> Batt.	нб	р	сл	9, 13, 14, 17, 19
<i>E. investiens</i> (Zanard.) Born.	нб	р	сл	5—11, 17, 19
<i>E. reflexa</i> (Crouan) Thur.	шб	р	сл	4, 6, 7, 10, 13, 17, 19, 22
<i>Bangia fuscopurpurea</i> (Dillw.) Lyngb.	шб	в	сз	1, 3—11, 13—17, 19, 20; 22
<i>B. atropurpurea</i> (Roth) Ag.	шб	р	сз	1, 13, 15
<i>Porphyra leucosticta</i> Thur.	шб	в	сз	1, 3—14, 17, 19
<i>Kylinia microscopica</i> (Näg.) Kylin	нб	р	о	1, 4, 7, 11, 17, 19
<i>Kylinia parvula</i> (Kylin) Kylin	аб	р	о	6, 9, 14, 15, 17, 19
<i>K. battersiana</i> (Hamel) Kylin	вб	р	с	6, 9, 19
<i>K. hallandica</i> (Kylin) Kylin	аб	р	о	14, 15, 19
<i>K. humilis</i> (Rosenv.) Papenf.	шб	р	о	7, 10, 13, 14, 17, 19
<i>K. secundata</i> (Lyngb.) Papenf.	шб	с	о	1, 3—14, 17—19, 22
<i>K. virgatula</i> (Harv.) Papenf.	шб	в	о	1, 3—15, 17, 19
<i>K. polyblasta</i> (Rosenv.) Papenf.	шб	р	о	9, 19
<i>Acrochaetium thuretii</i> (Born.) Coll. et Herv.	шб	с	о	6, 7, 9, 10, 13, 14, 19
<i>A. daviesii</i> (Dillw.) Näg.	шб	р	о	7, 15, 17, 19, 22
<i>A. savianum</i> (Menegh.) Näg.	нб	р	о	7, 12, 13, 17
<i>Rhodochorton penicilliforme</i> (Kjellm.) Rosenv.	аб	р	м	5—10, 19, 22
<i>Rh. purpureum</i> (Lightf.) Rosenv.	аб	р	м	2, 5—11, 17, 19, 22
<i>Rh. velutinum</i> (Hauck) Hamel	нб	р	м	7, 10, 17, 19

Вид	Фитогеографическая группа*	Встречаемость*	Продолжительность вегетации*	Районы распространения
Audouinella membranacea (Magn.) Papenf.	аб	р	м	5—11, 17, 19
Nemalion helminthoides (Vell.) Batt.	нб	в	сл	5, 7, 9, 11—13, 17, 19, 22
Helminthora divaricata (Ag.) J. Ag.	шб	р	?	1, 13, 17, 19
Gelidium crinale (Turn.) Lamour.	бт	в	м	4—14, 17—21
G. latifolium (Grev.) Born. et Thur.	бт	в	м	4—14, 17—19
Pterocladia pinnata (Huds.) Papenf.	бт	р	м	1, 7, 10, 11, 17, 19, 21
Gelidiella antipai Celan	э	р	м	4—7, 13, 14
Peyssonnelia squamaria (Gmel.) Decne.	ст	р	м	11, 14, 17—19
P. rubra (Grev.) J. Ag.	бт	в	м	2—11, 13, 14, 17—22
P. dubyi Crouan	шб	с	м	1, 4—11, 13, 14, 17—19, 22
Hildenbrandtia prototypus Nardo	бт	р	м	5—10, 13—15, 17, 19, 20
Phymatolithon polymorphum (L.) Foslie	аб	р	м	2, 7, 10, 17, 19
Lithothamnion lenormandi (Aresch.) Foslie	шб	в	м	2, 4—7, 9, 10, 17—19, 21
L. propontidis Foslie	нб	р	м	2, 17
Epilithon membranaceum (Esp.) Heydr.	бт	в	м	2, 6, 7, 10, 13, 17—22
Dermatolithon cystoseirae (Hauck) Huvé	нб	в	м	1, 3—11, 13, 14, 17—19
D. pustulatum (Lamour.) Foslie	бт	р	м	6, 10, 14, 17—21
D. corallinae (Crouan) Foslie	шб	р	м	10, 17, 19
Melobesia farinosa Lamour.	бт	в	о	1, 3—11, 14, 17—21
M. lejolisii Rosan.	бт	с	о	3—11, 17—21
M. minutula Foslie	шб	р	о	3—11, 13, 17—19
Choreonema thuretii (Born.) Schmitz	бт	р	?	6, 17—19, 21, 22
Corallina officinalis L.	бт	в	м	4—14, 17, 19
C. mediterranea Aresch.	нб	в	о	4—12, 14, 17, 19
C. granifera Ell. et Soland.	нб	с	м	4—12, 17, 19
Jania rubens (L.) Lamour.	бт	в	м	4—13, 17—21
Grateloupia dichotoma J. Ag.	нб	в	м	6, 7, 10—12, 16, 17, 19
Cruoriopsis rosenvingii Börg.	нб	с	м	4—7, 9—11, 14, 17, 19
Gracilaria verrucosa (Huds.) Papenf.	бт	в	м	4—13, 17—21
G. dura (Ag.) J. Ag.	бт	с	м	4—10, 16, 17, 19—21
Sphaerococcus coronopifolius (Good. et Wood.) Stackh.	нб	р	м	7, 17, 19
Furcellaria fastigiata (Huds.) Lamour.	шб	р	м	7, 13, 17, 19
Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt.	шб	р	м	7, 13, 17, 19
Hypnea musciformis (Wulf.) Lamour.	бт	р	м	7, 17—22
Phyllophora brodiaei (Turn.) J. Ag.	аб	в	м	2, 8, 9, 13, 14, 19
Ph. pseudoceranoides (Gmel.) Newr. et Tayl.	шб	в	м	2, 14, 19
Ph. nervosa (DC.) Grev.	нб	в	м	2—14, 17—19

Вид	Фитогеографическая группа*	Встречаемость*	Продолжительность вегетации*	Районы распространения
<i>Ph. trailii</i> Holm. ex Batt.	шб	р	м	5—7, 10, 19
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i> (Turn.) Mart.	бт	р	м	12, 13, 17—20
<i>Gigartina acicularis</i> (Wulf.) Lamour.	бт	р	м	7, 12, 17, 19, 20, 22
<i>G. teedii</i> (Roth) Lamour.	бт	р	м	7, 17—20, 22
<i>Lomentaria articulata</i> (Huds.) Lyngb.	шб	р	о	5, 6, 9, 17, 19
<i>L. clavellosa</i> (Turn.) Gail.	шб	с	о	2—14, 17, 19
<i>L. uncinata</i> Menegh.	нб	р	о	6, 7, 17, 19
<i>L. compressa</i> (Kütz.) Kylin	нб	р	о	6, 11, 17
<i>L. firma</i> (J. Ag.) Kylin	нб	р	о	7, 12, 17
<i>Chylocladia squarrosa</i> (Kütz.) Le Jolis	нб	р	о	5—7, 12, 13, 17—19
<i>Ch. reflexa</i> (Chauv.) Lenorm.	нб	р	о	7, 17, 19
<i>Antithamnion plumula</i> (Ell.) Thur.	шб	с	о	3—12, 17, 19, 22
<i>A. cruciatum</i> (Ag.) Näg.	шб	с	о	2—11, 13, 14, 17, 19
<i>A. tenuissimum</i> (Hauck) Schiff.	нб	р	о	2—4, 6, 7, 9, 10, 17
<i>Ceramium tenuissimum</i> (Lyngb.) J. Ag.	бт	р	о	1, 3—13, 15—21
<i>C. corticatum</i> Kylin	шб	р	о	14, 19
<i>C. deslongchampii</i> Chauv.	шб	р	о	7, 8, 19
<i>C. strictum</i> Grev. et Harv.	бт	в	о	1—14, 16—21
<i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth	бт	в	о	1—20
<i>C. elegans</i> Ducl.	ст	р	сл	1, 3—15, 17—19, 21
<i>C. ciliatum</i> (Ell.) Ducl.	нб	в	сл	4—13, 17, 19
<i>C. echionotum</i> J. Ag.	нб	р	о	3, 17, 19
<i>C. arborescens</i> J. Ag.	вб	с	о	3—9, 13, 14, 19
<i>C. circinnatum</i> (Kütz.) J. Ag.	шб	с	о	1, 3—12, 14, 16, 17, 19
<i>C. rubrum</i> (Huds.) Ag.	к	в	о	1, 3—14, 16—19, 21
<i>C. pedicellatum</i> (Duby) J. Ag.	шб	с	о	1, 4—11, 14, 19
<i>C. secundatum</i> Lyngb.	шб	р	о	6, 7, 10—14, 19
<i>Callithamnion corymbosum</i> (J. E. Smith) Lyngb.	нб	в	о	1, 3—14, 16, 17, 19
<i>C. granulatum</i> (Ducl.) Ag.	нб	р	о	6, 7, 10—14, 17, 19
<i>Seirospora interrupta</i> (J. E. Smith) Schmitz	нб	р	о	7, 17, 19
<i>Compsothamnion gracillimum</i> (Harv.) Näg.	нб	р	о	6, 17, 19
<i>Griffithsia flosculosa</i> (Ell.) Batt.	нб	р	о	7, 17, 19
<i>Spermothamnion strictum</i> (Ag.) Ardis.	нб	с	м	4—11, 14, 17, 19
<i>Lejolisia mediterranea</i> Born.	ст	р	сл	7, 17, 21
<i>Hypoglossum woodwardii</i> Kütz.	нб	р	м	6, 7, 9, 17, 19
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turn.) J. Ag.	шб	в	м	4—13, 17, 19, 20, 22
<i>Erythrogllossum sandrianum</i> (Zanard.) Kylin	нб	р	м	13, 17, 19

Вид	Фитогеографическая группа *	Встречаемость *	Продолжительность вегетации *	Районы распространения
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackh.) Grev.	бт	с	м	5—7, 9—12, 17—19, 21
<i>Dasya baillouviana</i> (Gmel.) Mont.	бт	в	сл	3—14, 17, 19—21
<i>D. arbuscula</i> (Dillw.) Ag.	нб	р	сл	6, 13, 17, 19, 20
<i>Dasyopsis apiculata</i> (Ag.) A. Zin.	э	с	м	2—6, 8—12, 17
<i>D. spinella</i> (Ag.) Zanard.	шб	р	м	13, 17
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (E. U.) Batt.	шб	р	м	3, 6, 19
<i>Polysiphonia pulvinata</i> Kütz.	бт	р	сл	3, 6—11, 17—21
<i>P. breviarticulata</i> (Ag.) Zanard.	нб	р	сл	5—7, 9, 10, 17
<i>P. sertularioides</i> (Grat.) J. Ag.	нб	р	?	13, 17, 19
<i>P. violacea</i> (Roth) Grev.	шб	р	о	3, 5—13, 15—17, 19
<i>P. sanguinea</i> (Ag.) Zanard.	нб	р	о	3, 6, 13—15, 17, 19
<i>P. spinulosa</i> Grev.	нб	р	сл	1, 3—8, 10, 12, 14, 16, 17, 19
<i>P. elongata</i> (Huds.) Harv.	шб	в	м	1—14, 17, 19
<i>P. denudata</i> (Dillw.) Kütz.	бт	в	о	1—17, 19, 21, 22
<i>P. brodiaei</i> (Dillw.) Grev.	шб	р	о	13, 14, 17, 19
<i>P. byssoides</i> (Good. et Wood.) Grev.	нб	р	о	13, 19
<i>P. subulifera</i> (Ag.) Harv.	нб	в	о	1, 3—14, 16, 17, 19
<i>P. nigrescens</i> (Dillw.) Grev.	шб	р	о	7, 13, 17, 19
<i>P. opaca</i> (Ag.) Zanard.	нб	в	м	1, 3—14, 16, 17, 19
<i>Alsidium corallinum</i> Ag.	нб	р	м	6, 17, 19
<i>Pterosiphonia pennata</i> (Roth) Falkenb.	нб	р	м	7, 14, 17, 19
<i>Dipterosiphonia rigens</i> (Schousb.) Falkenb.	ст	р	м	6, 7, 8, 13, 17, 19
<i>Herposiphonia tenella</i> (Ag.) Näg.	т	р	сл	7, 17—21
<i>H. secunda</i> (Ag.) Näg.	ст	р	сл	12, 17—20
<i>Lophosiphonia obscura</i> (Ag.) Falkenb.	нб	с	о	1—11, 13—15, 17—19, 22
<i>L. reptabunda</i> (Suhr) Kylin	нб	с	о	3—11, 17—19, 22
<i>Chondria tenuissima</i> (Good. et Wood.) Ag.	бт	в	о	1, 3—14, 16—21
<i>Ch. dasyphylla</i> (Wood.) Ag.	бт	с	о	1, 3—11, 14, 16, 17, 19, 20
<i>Laurencia papillosa</i> (Forsk.) Grev.	т	в	м	4, 5, 7, 10—13, 17, 18, 20, 21
<i>L. paniculata</i> J. Ag.	нб	с	м	3—7, 9—13, 17, 19
<i>L. coronopus</i> J. Ag.	э	в	м	3—14
<i>L. hybrida</i> (DC.) Lenorm.	нб	с	м	4—7, 9—13, 17, 19
<i>L. obtusa</i> (Huds.) Lamour.	бт	в	м	3—14, 17—21
<i>L. pinnatifida</i> (Gmel.) Lamour.	шб	с	м	5—7, 10, 13, 14, 17—19
<i>L. radicans</i> Kütz.	нб	р	м	4, 6, 7, 9—11, 17

Сроки размножения некоторых видов водорослей Черного моря

Вид	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Rhodophyta</i>												
<i>Erythrotrichia carnea</i>								М	М	М	М	
<i>E. investiens</i>							М	М	М	М		
<i>Borgia fuscopurpurea</i>	К	К	К	К	К							К
<i>Kyliuia secundata</i>	М	М	М	М	М	М	М	М	М	М	М	М
<i>K. virgatula</i>	М	М	М	М	М	М	М	М	М	М	М	М
<i>Aerochaetium thuretii</i>		М	М	М	М	М	М	М	М	М		
<i>Rhodochorton purpureum</i>			Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т			
<i>Rh. penicilliforme</i>			Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т			
<i>Audouinella membranacea</i>				Т	Т	Т						
<i>Nemalion helminthoides</i>							Ц	Ц				
<i>Gelidium crinale</i>							Ц	Ц, Т	Ц	Ц, Т	Ц, Т	Т
<i>G. latifolium</i>							Ц	Ц	Ц	Ц	Ц, Т	Т
<i>Peyssonnelia rubra</i>	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т
<i>P. dubyi</i>	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т
<i>Gruoriopsis rosenvingii</i>	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т
<i>Grateloupia dichotoma</i>				Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц	Ц		
<i>Gracilaria verrucosa</i>	Ц, Т						Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т
<i>Phyllophora brodiaei</i>	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т
<i>Ph. pseudoceranoioides</i>		Ц	Ц	Ц	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т
<i>Ph. nervosa</i>	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т									Ц, Т
<i>Lomentaria clavellosa</i>	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т
<i>Antithamnion cruciatum</i>					Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т
<i>Ceramium tenuissimum</i>				Т	Ц, Т	Т						
<i>C. strictum</i>	Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Т	Т	Ц, Т	Ц, Т	Т
<i>C. diaphanum</i>	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т
<i>C. elegans</i>					Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т				Ц	Ц
<i>C. ciliatum</i>			Т		Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т			Т	Т	Т
<i>C. arborescens</i>					Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т					
<i>C. rubrum</i>	Т			Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	
<i>C. pedicellatum</i>			Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	
<i>Callithamnion corymbosum</i>	Т	Т	Т	Т	Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Т	Т	Т	Т
<i>Compsothamnion gracillimum</i>									Т	Т	Т	
<i>Spermothamnion strictum</i>					Т	Т	Ц, Т					
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	Т	Т								Т	Т	Т
<i>Nitophyllum punctatum</i>	Т	Т									Т	Т
<i>Dasya baillouiviana</i>						Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т			
<i>Dasyopsis apiculata</i>									Ц, Т	Ц, Т		
<i>Polysiphonia elongata</i>	Ц	Ц	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т		Ц, Т	Ц, Т	Ц	Ц
<i>P. denudata</i>	Т	Т	Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Т
<i>P. subulifera</i>			Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Ц, Т	Т	
<i>P. opaca</i>				Т	Т	Ц, Т	Ц, Т					
<i>P. pulvinata</i>				Т	Ц, Т	Ц, Т	Т	Т				

Вид	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Chondria tenuissima</i>					ц, т	ц, т	ц, т	ц, т	ц, т	ц, т		
<i>Ch. dasyphylla</i>					ц, т	ц, т	ц, т	ц, т	ц, т			
<i>Laurencia papillosa</i>							ц, т	ц, т	ц, т			
<i>L. paniculata</i>	ц	ц	ц, т	т	т	т	т					
<i>L. coronopus</i>			ц, т	ц, т	ц, т	ц, т	ц, т			т	т	
<i>L. obtusa</i>				т	т	т	т	т	т	т		
<i>L. pinnatifida</i>					т	ц, т	ц, т	т				
<i>L. radicans</i>						т	т	ц, т	ц, т	ц, т		
<i>Porphyra leucosticta</i>			т	т								
<i>Corallina officinalis</i>	ц	ц							ц	ц	ц	ц
Phaeophyta												
<i>Ectocarpus arabicus</i>		мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс
<i>E. confervoides</i>				мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс		
<i>E. siliculosus</i>	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс
<i>E. penicillatus</i>						мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс
<i>E. fasciculatus</i>	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс
<i>Feldmannia lebelii</i>					мс	мс	мс	мс	мс			
<i>F. irregularis</i>						мс	мс	мс				
<i>Myriactula rivularia</i>					ос	ос	мс	мс				
							ос	ос				
<i>Corynophlaea umbellata</i>						мс	мс	мс				
<i>Spermatochnus paradoxus</i>						ос	ос	ос	ос			
<i>Stilophora rhizodes</i>					ос	ос	ос	ос	ос			
<i>S. tuberculosa</i>					ос	ос	ос	ос	ос			
<i>Nereia filiformis</i>					ос	ос	ос	ос	ос			
<i>Zanardinia prototypus</i>	ос	ос								ос	ос	ос
<i>Dictyota dichotoma</i>					т	т	т	т	т			
<i>D. linearis</i>					т	т	т	т	т			
<i>Dilophus fasciola</i>					т	т	т	т	т	т		
<i>Padina pavonia</i>							т	т	т	т	т	
<i>Sphacelaria cirrhosa</i>							ос	ос	ос	ос	ос	ос
<i>Cladostephus verticillatus</i>	ос	ос	ос	ос								
<i>Striaria attenuata</i>			ос	ос	ос	ос	ос	ос	ос			
<i>Giraudya sphacelarioides</i>					мс	мс	мс	мс	мс			
<i>Asperococcus bullosus</i>						ос	ос	ос				
<i>Stictyosiphon adriaticus</i>	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс	мс			
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	мс	мс	ос	ос	ос							
<i>Punctaria latifolia</i>			мс	мс	мс							
<i>P. plantaguinea</i>			ос	ос								
			мс	мс	ос							
<i>Desmotrichum undulatum</i>				мс	ос							
					мс							
<i>Arthrocladia villosa</i>					ос			ос				
<i>Cystoseira barbata</i>	р	р	р	р	р	р					р	р
<i>C. crinita</i>	р	р	р	р	р	р					р	р

Примечание: I — XII — месяцы; м — моноспоры, к — карпоспоры, т — тетраспоры, ц — цистокарпы, мс — многоклеточные спорангии, ос — одноклеточные спорангии, р — рецентакулы.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л., «Наука», 1969.
- Александрова В. Д.* Третье совещание по классификации растительности (19 — 22 октября 1971 г., Ленинград).— Ботан. журн., 1972, 7.
- Алфимов Н. Н.* Об использовании культур диатомовых водорослей для оценки степени загрязнения морских вод.— Ботан. журн., 1956, 11.
- Алфимов Н. Н.* О роли диатомовых и перидиниевых водорослей в самоочищении морских вод.— Ботан. журн., 1959, 6.
- Алфимов Н. Н.* Влияние загрязнений на распределение водорослей.— Труды Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти СССР. Т. 1. Архангельск, 1962.
- Алфимов Н. Н.* Материалы к биохимии некоторых макрофитов Черного моря.— Ботан. журн., 1963, 1.
- Алфимов Н. Н.* Видовой состав водорослей-макрофитов и диатомовых водорослей в чистых и загрязненных водах Каспийского моря у берегов Апшеронского п-ва.— Материалы Закавказ. конф. по спорным растениям. Баку, 1965.
- Арнольди Л. В.* О литорали в Черном море.— Труды Севастоп. биол. ст., 1948, 6.
- Блинова Е. И.* Распределение, запасы и годовая продукция доминирующих видов водорослей литорали Мурманского побережья Баренцева моря.— Растит. ресурсы, 1969, 2.
- Виноградов К. А.* О нахождении скоплений филофоры в северо-восточной части Черного моря в районе Анапы.— Науч. ежегодник Одес. ун-та, 1960а, 2. Биофак.
- Виноградов К. А.* Биологическая характеристика бентоса мелководных заливов северо-западной части Черного моря.— Труды I ихтиол. конф. по изучению мор. лиманов северо-зап. части Черного моря. Кишинев, 1960б.
- Виноградова К. Л.* Представители рода *Ectegomorpha* из Новороссийской бухты и окрестностей.— Новости систематики низших растений. Л., «Наука», 1966.
- Виноградова К. Л.* К систематике порядка Ulvales (Chlorophyta).— Ботан. журн., 1969а, 54, 9.
- Виноградова К. Л.* Ульвовые водоросли (порядок Ulvales, Chlorophyta) морей СССР. (Монографический обзор). Канд. дис. Л., 1969б. (Ботан. ин-т АН СССР).
- Водяницкий В. А.* О естественноисторическом районировании Черного моря и в частности у берегов Крыма.— Труды Севастоп. биол. ст., 1949, 7.
- Водяницкий В. А.* О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря.— Труды Севастоп. биол. ст., 1954, 8.
- Возжинская В. Б.* Макроэпифиты черноморской цистозиры.— Труды Ин-та океанологии, 1957, 23.
- Возжинская В. Б.* Беломорские фукоиды, их распределение, биология развития, продукция.— В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971.
- Возжинская В. Б., Цапко А. С., Блинова Е. И., Калугина А. А., Петров Ю. Е.* Промысловые водоросли СССР. (Справочник). М., «Пищевая промышленность», 1971.
- Воронихин Н. Н.* О распределении водорослей в Черном море у Севастополя.— Ботан. журн. СПб. о-ва естествоиспытателей, 1908а, 7.
- Воронихин Н. Н.* Зеленые водоросли Черного моря.— Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, 1908б, 37, 3.

- Воронихин Н. Н. Бурые водоросли (Phaeophyceae) Черного моря.— Рус. ботан. журн., 1908в, 1-4.
- Воронихин Н. Н. Багрянки (Rhodophyceae) Черного моря.— Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, 1909, 40, 3-4.
- Воронихин Н. Н. Некоторые дополнения к флоре бурых водорослей Черного моря.— Изв. Ботан. сада, 1910, 10, 3.
- Габлицел. Физическое описание Таврической области по ее местоположению и по всем трем царствам природы. СПб., 1785.
- Гемп К. П. О культивировании агарофитов в Белом море.— Материалы сессии ученого совета ПИНРО по результатам исследований в 1964 г. Вып. 6. Мурманск, 1966.
- Гемп К. П., Калугина А. А. К вопросу о биологии анфельдии и возможности ее акклиматизации в Черном море.— В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. К., «Наукова думка», 1967.
- Генералова В. Н. Водоросли Черного моря района Карадагской биологической станции.— Труды Карадагской биол. ст., 1950, 10.
- Генералова В. Н. Водная растительность Утлюкского лимана и Арабатской Стрелки в Азовском море.— Труды АзЧерНИИРО, 1951а, 15.
- Генералова В. Н. Материалы по качественной и количественной характеристике макрофитов Азовского моря и приазовских лиманов.— Труды АзЧерНИИРО, 1951б, 15.
- Громов В. В. Морская водная растительность Новороссийской бухты в зоне верхней сублиторали.— Материалы науч. конф., посвященной 50-летию Новороссийской биостанции. Новороссийск, 1971.
- Громов В. В. Методика подводных фитоценологических исследований.— В кн.: Гидробиологические исследования северо-вост. части Черного моря. Изд-во Ростов. ун-та, 1973а.
- Громов В. В. Влияние бытового и нефтяного загрязнения на донную растительность.— Материалы Всесоюз. симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. К., 1973б.
- Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. 3. Условия существования на литорали Кольского залива.— Труды Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1930, 60, 2.
- Далев Д., Данчев Д., Лиджи Л. Исследование динамиката на натрупване на альгинова киселина, манит и халогениди в черноморското водорасло *Cystoseira barbata*.— Изв. на Хим. инст., София, 1957, 5.
- Декенбах К. Н. О водорослях Балаклавской бухты.— Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, 1893, 23.
- Декенбах К. Н. О результатах исследований над водорослями Черного моря за последние четыре года.— Дневник IX съезда рус. естествоиспытателей и врачей в Москве. Вып. 7, 1894.
- Декенбах К. Н. О водорослях Черного моря.— Дневник XI съезда рус. естествоиспытателей и врачей в Москве. Вып. 10. 1901.
- Декенбах К. Н. К флоре Балаклавской бухты.— Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, 1903, 33, 1.
- Дерюгин К. М. Литораль в Черном море.— Труды II съезда гидрологов, 43. 1928.
- Димитрова С. Принос към изучаване на бентосната водораслова флора на Българското Черноморско крайбрежие. I.— Изв. Ботан. инст. Бълг. АН, 1969а, 19.
- Димитрова С. Новые и редкие для Болгарии морские водоросли.— В кн.: Новости систематики низших растений. Л., «Наука», 1969б.
- Димитрова С. Нови морски водоросли от Българското Черноморско крайбрежие.— Втора национална конференция по ботаника. София, 1969в.
- Димитрова С. Новые водоросли для морского макрофитобентоса Болгарии.— В кн.: Новости систематики низших растений. Л., «Наука», 1973.
- Дудкин М. С., Кёрицман Р. Я. Количественное определение органических веществ, входящих в состав водорослей Черного моря.— Укр. хим. журн., 1951, 17, 2.
- Дудкин М. С., Скорнякова Н. С., Шкантова Н. Г., Лемле Н. А., Рузер В. В. Характеристика химического состава и свойства полисахаридов некоторых водорослей и цветковых растений Черного моря.— В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. М., «Наука», 1968.

- Дудкин М. С., Арешидзе И. В., Дарманьяк П. М., Козарез Е. И., Селич Е. Ф. Новые направления комплексного использования растительных ресурсов Черного моря.— Материалы Всесоюз. симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, материалы по использованию и охране их ресурсов. Ч. 3. К., 1973.
- Еременко Т. И. К изучению макрофитов твердых фаций прибрежной зоны Одесского побережья Черного моря.— В кн.: Вопросы гидробиологии. М., «Наука», 1965.
- Еременко Т. И. Макрофитобентос северо-западной части Черного моря.— В кн.: Биология северо-западной части Черного моря. К., «Наукова думка», 1967.
- Еременко Т. И. Закономерности распределения видового состава и биомассы макрофитов северо-западной части Черного моря. Автореф. канд. дис. Одесса, 1968.
- Ерохин В. Е. Потребление внешних органических метаболитов водорослей морскими беспозвоночными. Автореф. канд. дис. Севастополь, 1971.
- Забержинская Э. Б. Заросли-макрофиты Каспийского моря.— Материалы III Закавказ. конф. по спорным растениям. Тбилиси, 1968а.
- Забержинская Э. Б. Флора водорослей-макрофитов Каспийского моря. Автореф. канд. дис. Баку, 1968б.
- Забержинская Э. Б., Зинова А. Д., Петров К. М. Макрофиты Каспийского моря у берегов Азербайджана (зеленые, бурые и красные водоросли).— В кн.: Опыт геолого-геоморфологических исследований береговой зоны моря. Л., «Наука», 1967.
- Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. К., «Наукова думка», 1972.
- Зверева О. С. К морфологии и биологии *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries Белого моря.— В кн.: Водоросли Белого моря. Архангельск, 1938.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Зенкевич Л. А. Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши.— В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов. М., «Наука», 1970.
- Зенкович В. П. Берега Черного и Азовского морей. М., Госиздат, 1958.
- Зернов С. А. Фация филофоры (*Algae — Rhodophyceae*) филофорное поле в северо-западной части Черного моря.— Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, СПб., 1909, 13, 3-4.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— Зап. СПб. Акад. наук, 1913, 32, 1.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л., Изд-во биол. и мед. лит., 1934.
- Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- Зинова А. Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана.— Конф. по современным исследованиям фауны и флоры. Зоол. ин-та АН СССР, 1962.
- Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. Л., «Наука», 1967.
- Зинова А. Д. Новые данные о морских водорослях из Чаунской губы (Восточно-Сибирское море).— В кн.: Новости систематики низших растений. М.—Л., 1970. 7.
- Зинова А. Д., Забержинская Э. Б. Новые и интересные водоросли Каспийского моря.— В кн.: Новости систематики низших растений. М.—Л., «Наука», 1966.
- Зинова А. Д., Калугина-Гутник А. А. Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. К., «Наукова думка», 1974.
- Зинова А. Д., Калугина А. А. К систематике видов рода *Cystoseira* Ag. в Черном море.— В кн.: Новости систематики низших растений. М.—Л., «Наука», 1974.
- Зинова Е. С. Водоросли Мурмана. 1. Введение. Зеленые и Красные водоросли.— Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, 1912, 43, 3.
- Зинова Е. С. Водоросли Черного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование.— Труды Севастоп. биол. ст., 1935, 4.
- Иванов Л. Биологични ресурси на Черно море и възможности за по-пълното им използване.— Рибно стопанство, 1972, 19, 1.

- Ильинский А. П. Растительность земного шара. М.—Л., 1937.
- Калугина А. А. Состав и распределение водорослей у Зимнего берега Двинского залива Белого моря.— Ботан. журн., 1957, 4.
- Калугина А. А. Состав и распределение водорослей вокруг Соловецкого архипелага Белого моря.— Ботан. журн., 1958, 2.
- Калугина А. А. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа.— В кн.: Запасы морских растений и их использование. М., «Наука», 1964.
- Калугина А. А. О состоянии запасов цистозир в Черном море и перспективах ее использования.— Растит. ресурсы, 1968а, 4.
- Калугина А. А. Донная растительность у берегов Черного моря в Закавказье.— Материалы III Закавказ. конф. по споровым растениям. Тбилиси, 1968б.
- Калугина А. А. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники.— В кн.: Морские подводные исследования. М., «Наука», 1969.
- Калугина А. А. Новые данные по систематике видов рода *Phyllophora* Grev. в Черном море.— В кн.: Новости систематики низших растений. Л., «Наука», 1974.
- Калугина-Гутник А. А. Темп роста и продукция *Phyllophora nervosa* Grev. в районе Севастопольской бухты Черного моря.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. К., «Наукова думка», 1970а.
- Калугина-Гутник А. А. Состав и распределение донной растительности в юго-восточной части Черного моря.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. К., «Наукова думка», 1970б.
- Калугина-Гутник А. А. Значение водорослей-макрофитов в оценке загрязненности воды прибрежной части Черного моря.— В кн.: Океанографические аспекты самоочищения моря от загрязнения. К., «Наукова думка», 1970в.
- Калугина-Гутник А. А. Видовой состав и географическое распространение макрофитов Красного моря.— В кн.: Бентос шельфа Красного моря. К., «Наукова думка», 1971.
- Калугина-Гутник А. А. Некоторые особенности развития черноморской цистозир (*Cystoseira barbata* и *C. stipitata*).— Ботан. журн., 1973а, 58, 1.
- Калугина-Гутник А. А. Изменения в составе флоры водорослей Новороссийской бухты за последние 40 лет и ее фитогеографический анализ.— В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Изд-во Ростов. ун-та, 1973б.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос южного побережья Крыма и его фитогеографический состав.— В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Изд-во Ростов. ун-та, 1973в.
- Калугина-Гутник А. А. Биология и продуктивность массовых видов фитобентоса Черного моря.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. К., «Наукова думка», 1974а.
- Калугина-Гутник А. А. Донная растительность Севастопольской бухты.— В кн.: Экология бентосных организмов. К., «Наукова думка», 1974б.
- Калугина А. А., Лачко О. А. Состав, распределение и запасы водорослей Черного моря в районе Филлофорного поля Зернова.— В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. К., «Наукова думка», 1966.
- Калугина А. А., Куликова Н. М., Лачко О. А. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе.— В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. К., «Наукова думка», 1967.
- Калугина А. А., Миловидова Н. Ю., Свиридова Т. В., Уральская И. В. О влиянии загрязнений на морские организмы Новороссийской бухты Черного моря.— Гидробиол. журн., 1967, 3, 1.
- Калугина А. А., Лачко О. А. Состояние запасов и распределение биомассы филофоры в районе Филлофорного поля Зернова.— Труды АзЧерНИИРО, 1968, 27.
- Калугина-Гутник А. А., Куликова Н. М. Донная растительность у западного побережья Крыма.— В кн.: Экология бентосных организмов. К., «Наукова думка», 1974.

- Каминер К. М. Распределение и запасы филофоры в северо-западной части Черного моря по материалам съемки 1969 года.— Тезисы Всесоюз. ихтиол. конф. 13—17 сентября 1971 г. в г. Одессе. Одесса, 1971.
- Каминер К. М. Особенности роста и накопления массы черноморской промысловой водоросли *Phyllophora pervosa* (DC.) Grév.— Материалы Всесоюз. симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. Ч. 3. К., 1973
- Кичеветтер И. В., Грюнер В. С., Евтушенко В. А. Переработка морских водорослей и других промысловых водных растений. М., «Пищевая промышленность», 1967.
- Киреева М. С. Залежи *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. в Балтийском море (район островов Сааремаа — Хийумаа).— Труды Науч.-исслед. ин-та рыбного хозяйства ЛатвССР, 1961, 3.
- Киреева М. С. Скопления неприкрепленных красных водорослей в морях Советского Союза.— В кн.: Запасы морских растений и их использование. М., «Наука», 1964.
- Киреева М. С., Шапова Т. Ф. Донная растительность северо-восточной части Каспийского моря.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1939, 48, (2-3).
- Киреева М. С., Шапова Т. Ф. Материалы по систематическому составу и биомассе водорослей и высшей водной растительности Каспийского моря.— Труды Ин-та океанологии, 1957а, 23.
- Киреева М. С., Шапова Т. Ф. Донная растительность Краснодарского залива.— Труды Ин-та океанологии, 1957б, 23.
- Киселева М. И., Славина О. Я. Количественное распределение макробентоса у побережья Кавказа.— В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. К., «Наукова думка», 1966.
- Киселева М. И., Славина О. Я. Распределение бентоса у побережья Кавказа в районе Туапсе — Шепси.— Биология моря, 1972, 26.
- Китран Е. Е. К вопросу об организации отечественной промышленности.— Труды Всесоюз. гидрол. съезда. Ч. 3, 1928.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его фауны и флоры. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1960.
- Куликова Н. М. Рост зоостеры в районе Севастополя.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. К., «Наукова думка», 1970.
- Куликова Н. М. Продукция надземной фитомассы морских цветковых растений в Черном море.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. К., «Наукова думка», 1974.
- Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения.— В кн.: Полевая геоботаника. Вып. 1. М.— Л., 1959.
- Липский В. И. Йод и агар-агар из водорослей Черного моря.— Докл. АН СССР, 1932, 3.
- Лоция Черного моря. Управление начальника гидрогр. службы ВМФ, 1963.
- Лысина И. В. Влияние сгонно-нагонных течений на самоочищение вод Новороссийской бухты.— В кн.: Океанографические аспекты самоочищения моря от загрязнения. К., «Наукова думка», 1970.
- Маккаева Е. Б. Биоценоз цистозиры в Черном море. Автореф. канд. дис. Одесса, 1962.
- Маккаева Е. Б. Макрофауна биоценоза зарослей западного побережья Крыма.— Труды Севастоп. биол. ст., 1964, 15.
- Медведева Е. И. Исследование белковых веществ красных водорослей и кормовых дрожжей. Автореф. докт. дис. М., 1970.
- Медведева Е. И., Арешидзе И. В. Об азотистых веществах *Phyllophora pervosa*.— Науч. докл. высш. школы. Сер. Биол. науки, 1966, 4.
- Медведева Е. И., Арешидзе И. В. Аминокислотный склад *Phyllophora pervosa* (DC.) Grév.— Укр. ботан. журн., 1968, 25, 5.
- Медведева Е. И., Красильникова С. В., Селич Е. Ф., Панченко К. А., Петренко Е. Б. Исследование азотистых веществ некоторых красных водорослей.— Материалы I конф. по спорным растениям Украины. К., 1971.
- Мейер К. И. О залежах водорослей.— Труды Ботан. сада МГУ, 1937, 2.

- Миловидова Н. Ю.* Донные биоценозы Новороссийской бухты.— В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. К., «Наукова думка», 1966.
- Миловидова Н. Ю., Смоляр Р. И.* Сравнительная характеристика биоценоза цистозеры Новороссийской бухты в 1960 — 1961 гг. и в 1969 г.— Материалы науч. конф. по вопросам географии Кубани. Краснодар, 1971.
- Митвалли А. Х.* Влияние солености воды на биологические, физиологические и биохимические особенности бурой водоросли *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag. Одесского залива Черного моря. Автореф. канд. дис. Одесса, 1970.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты.— Труды Кубано-Черномор. науч.-исслед. ин-та, Краснодар, 1927, 52.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Сезонная смена и «миграции» водорослей Новороссийской бухты.— Работы Новороссийской биол. ст., 1930а, 4.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Материалы к санитарно-биологическому анализу морских вод.— Работы Новороссийской биол. ст., 1930б, 4.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Опыт количественного учета донной растительности в Черном море.— Труды Севастоп. биол. ст., 1936а, 5.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Водоросли окрестностей Карадага.— Труды Севастоп. биол. ст., 1936б, 5.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Фитобентос Каркинитского залива.— Труды Севастоп. биол. ст., 1936в, 5.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Эпифитизм и вегетативное размножение цистозеры (*Cystoseira barbata*) в Черном море.— Труды Новороссийской биол. ст., 1940, 2, 3.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* «Филлофорное поле Зернова» и причины его возникновения.— В кн.: Сборник памяти акад. Зернова. М., 1948.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Растительные ассоциации в Черном море.— Труды Севастоп. биол. ст., 1959, 11.
- Морозова-Водяницкая Н. В.* Материалы по биологии и распределению зостеры в Черном море.— В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Изд-во Ростов. ун-та, 1973.
- Морозова-Водяницкая Н. В., Водяницкий В. А.* Годичный цикл жизни харовой водоросли — *Lamprothamnus alorecurtoides* в Суджукской лагуне.— Труды I Всероссийского гидрол. съезда 7—14/IV 1924 г., Л., 1925.
- Островчук П. П.* Донная растительность Каркинитского залива Черного моря. Автореф. канд. дис. Одесса, 1973.
- Перестенко Л. П.* Распределение водорослей на литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман).— Труды Мурманского мор. биол. ин-та, 1965, 8 (12).
- Перестенко Л. П.* К биологии литоральной и сублиторальной зон материкового побережья Японского моря.— Ботан. журн., 1969, 54, 10.
- Переславцева С. М.* Материалы для исследования альгологической флоры Черного моря.— Дневник XI съезда рус. естествоиспытателей и врачей. Вып. 10. СПб., 1901.
- Переславцева С. М.* Материалы для характеристики флоры Черного моря (посмертное издание под редакцией Н. Н. Вороникина).— Зап. СПб. Акад. наук, 25. Сер. 8, 1910, 9.
- Петков С.* Несколько морских и бракичны водоросли по Българското Черноморското прибрежие, от Атлман до Дуран-Кулак.— Годишник на Софийския университет, София. Annuaire de l'Université de Sophia. Livre 1, 1904—1905.
- Петков С.* Материалы по водорослевой флоре Черноморского побережья Болгарии.— Изв. Болг. Акад. наук, София, 1919.
- Петров К. М.* Подводная растительность Черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1960а, 18.
- Петров К. М.* Подводные ландшафты Черноморского побережья.— Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1960б, 92, 5.
- Петров К. М.* Подводная растительность Черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. 2.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1961а, 12.

- Петров К. М.* Подводная растительность Черноморского побережья Таманского полуострова и Северного Кавказа.— В кн.: Использование аэрометодов при исследовании природных ресурсов. Л., Изд-во АН СССР, 1961б.
- Петров К. М.* Вертикальное распределение подводной растительности Черного и Каспийского морей.— *Океанология*, 1967а, 7, 2.
- Петров К. М.* Подводная растительность береговой зоны Каспийского моря у Азербайджана.— В кн.: Опыт геолого-геоморфологических и гидробиологических исследований береговой зоны моря. Л., «Наука», 1967б.
- Петров К. М.* Ландшафтное и гидробиологическое исследование дна морских мелководий на основе дешифрирования аэрофотоснимков. Автореф. докт. дис. Л., 1970.
- Петров Ю. Е.* Смена форм развития и происхождение органов полового размножения у циклоспорных (фукусных) водорослей. Автореф. канд. дис. Л., 1963.
- Петров Ю. Е.* Развитие концептакулов (скаффидиев) у *Ascophyllum nodosum* (L.) Jolis и *Durvillea antarctica* (Chamisso) Hariot.— *Ботан. журн.*, 1967, 52, 3.
- Плутенко И.* Очерки Кавказской флоры бесцветковых. Водоросли.— *Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей*, 1872, 3, 1.
- Погребняк Г. Г.* Морські водорості Одеського узбережжя та практичне їх використання.— *Труди Одес. ун-та. Сер. Біологія*, 1937, 2.
- Погребняк Г. Г.* Морські водорості Одеського узбережжя та практичне їх використання.— *Труди Одес. ун-та. Сер. Біологія*, 1938, 3.
- Погребняк Г. Г.* Донна рослинність Тендрівської затоки Чорного моря.— XXI наук. конф. біол. та геогр. факультетів в ОДУ. Тези допов. 30 березня — 5 квітня 1966 р. Одеса, 1966.
- Погребняк И. И.* Некоторые итоги изучения донной растительности лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря.— В кн.: Биоокеанографические исследования южных морей. К., «Наукова думка», 1969.
- Погребняк Г. Г., Пашковська Н. М.* Донна рослинність Ягорлицької затоки Чорного моря.— XXI наук. конф. біол. та геогр. факультетів в ОДУ. Тези допов. 30 березня — 5 квітня 1966 р. Одеса, 1966.
- Погребняк И. И., Островчук П. П.* О росте и размножении филлофоры жилистой *Phyllophora pergosa* (DC.) Græv.— В кн.: Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков, 1968.
- Погребняк И. И., Островчук П. П.* Некоторые вопросы роста и размножения филлофоры ребристой Черного моря.— Реф. информация о законченных науч.-исслед. работах в вузах УССР. Вып. 6. К., 1972.
- Погребняк И. И., Островчук П. П.* Фитоценозы мягких грунтов северо-западной части Черного моря.— *Материалы Всесоюз. симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов*. Ч. 3. К., «Наукова думка», 1973а.
- Погребняк И. И., Островчук П. П.* О закономерностях распределения и продуктивности морской донной растительности: растительность восточных заливов северо-западной части Черного моря.— *Тезисы докл. V делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва*. К., 1973б.
- Постельс А., Рупрехт Ф.* Изображение и описание морских растений, собранных в Северном и Тихом океанах, у берегов Российских владений в Азии и Америке. Введение. СПб., 1840.
- Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Прошкина-Лавренко А. И.* О флоре диатомовых водорослей Черного моря.— В кн.: Проблемы морской биологии. К., «Наукова думка», 1971.
- Рейнгард Л. В.* Альгологические исследования.— *Зап. Новороссийского о-ва естествоиспытателей*, 1885, 9, 2.
- Ришави Л. А.* Отчет об экскурсиях, произведенных летом 1873 г. в Крыму.— *Зап. Новороссийского о-ва естествоиспытателей*, 1874, 2.
- Ришави Л. А.* О характере альгологической флоры Черного моря.— *Протоколы заседаний V съезда естествоиспытателей и врачей в Варшаве*. 1876.
- Ришави Л. А.* Отчет об экскурсиях в Севастопольской бухте в 1878 г.— *Зап. Новороссийского о-ва естествоиспытателей*, 1879, 5.

- Ришави Л. А.* Об изучении флоры Черного моря.— Протоколы заседаний ботанической секции VIII съезда естествоиспытателей и врачей в С.-Петербурге. 1890.
- Сабинин Д. А., Шапова Т. Ф.* Темп роста, возраст и продукция *Cystoseira barbata* в Черном море.— Труды Ин-та океанологии, 1954, 8.
- Сарочан В. Ф.* О биологии анфельсии в лагуне Буссе.— В кн.: Сборник работ по биологии, технике рыболовства и технологию. 1. Южно-Сахалинск, 1960.
- Сарочан В. Ф.* Об искусственном разведении морских водорослей в условиях Дальнего Востока.— Труды Всесоюз. совещ. работников водорослевой промышленности СССР, 1. 1962.
- Сивцов В. В.* Биохимические критерии в систематике красных водорослей Черного моря. Автореф. канд. дис. Одесса, 1970.
- Смоляр Р. И.* Биоценоз цистозир Геленджикской бухты.— В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Изд-во Ростов. ун-та, 1973.
- Сочава В. Б.* Теоретические и методические вопросы картографии растительности.— В кн.: Картография растительного покрова. М., 1960.
- Срединский Н.* Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии.— Зап. Новороссийского о-ва естествоиспытателей, 1872, 1, 1.
- Срединский Н.* Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии.— Зап. Новороссийского о-ва естествоиспытателей, 1882, 3.
- Сукачев В. Н.* Что такое фитоценоз? — Сов. ботаника, 1934, 5.
- Сукачев В. Н.* Общие принципы и программа изучения типов леса.— В кн.: В. Н. Сукачев, С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957.
- Сумина И. В.* Современное состояние и перспективы промысла черноморской филлофоры.— Тезисы науч.-экон. конф. по использованию гидробиол. ресурсов Черного моря на корм с.-х. животным. Одесса, 1968.
- Супрунов А. Т., Бенжицкий А. Г.* Содержание некоторых биологически активных соединений в макрофитах прибрежной зоны моря.— В кн.: Химические ресурсы морей и океанов. М., «Наука», 1970.
- Тиховская Э. П.* Первичная продуктивность фукоидов в губах Восточного Мурман.— Труды Мурманской биол. ст., 1948, 1.
- Тиховская Э. П.* Циклы жизни *Fucus vesiculosus* L. на Восточном Мурмане.— Труды Мурманской биол. ст., 1955, 2.
- Тренина Е. И.* Распределение донной растительности Черного моря в районе Карадага.— Труды Карадагской биол. ст., 1959, 15.
- Хайлов К. М.* Внешнеметаболические связи макрофитов в прибрежных морских фитоценозах.— Ботан. журн., 1971, 56, 11.
- Хлебович В. В.* Некоторые аспекты эволюции животных в связи с представлениями о критической солености внешней и внутренней среды.— В кн.: Проблемы эволюции. 3. Новосибирск, «Наука», 1973.
- Цапко А. С.* Новое сырье для производства альгината натрия.— Рыбное хоз-во, 1966а, 7.
- Цапко А. С.* Сравнительная характеристика альгината натрия из цистозир и ламинарий.— Рыбное хоз-во, 1966б, 8.
- Чекой В. Н., Арешидзе И. В., Дудкин М. С.* Исследование азотистых веществ зеленых водорослей Черного моря.— Науч. докл. высш. школы. Сер. Биол. науки, 1971, 9.
- Челан М. С.* Очерк зимней водорослевой растительности у берегов Аджидажи (Черноморское побережье Румынской Народной Республики).— Ботан. журн., 1959, 44, 11.
- Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Изд-во Ленингр. ун-та, 1964.
- Шперк Г.* Очерки альгологической флоры Черного моря. Харьков, 1869.
- Шапова Т. Ф.* Донная растительность северо-восточных заливов Каспийского моря Комсомолец (Мертвый Кутук) и Кайдан.— Ботан. журн., 1938, 23, 2.
- Шапова Т. Ф.* К систематике черноморской цистозир.— Труды Ин-та океанологии, 1953, 7.
- Шапова Т. Ф.* Филлофора Черного моря.— Труды Ин-та океанологии, 1954, 11.
- Ярцева И. А.* Некоторые данные по физиологии черноморской филлофоры.—

- Труды Всесоюз. совещ. работников водорослевой промышленности СССР. Вып. 1, 1962.
- Ярцева И. А. Роль красных пигментов в жизни морских водорослей.— Физиол. растений, 1963, 10, 3.
- Ярцева И. А. Физиологические и биохимические особенности черноморской *Phyllophora nervosa* (DC.) Græv. Автореф. канд. дис. Одесса, 1964.
- Ярцева И. А. К биологии черноморской филлофоры.— В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. М., «Наука», 1968.
- Яценко Г. К. Кислородный обмен и фотосинтетические пигменты черноморской цистозеры.— Физиол. растений, 1963, 10, 6.
- Agardh C. A. Species algarum. Gryphiswaldiae.— Lundae, 1821, 1, 1.
- Agardh C. A. Species algarum.— Lundae, 1822, 1, 2.
- Agardh C. A. Species algarum.— Lundae, 1824.
- Agardh J. G. Species, genera et ordines algarum.— Lundae, 1848, 1.
- Andersson M. Einige ernährungsphysiologische Versuche mit *Ulva* und *Enteromorpha*.— Kungl. Fisiogr. Sällsk. Lund Förhandl., 1942, 12.
- Andersson M. Zur Kenntnis der Stickstoffquellen von *Ulva* und *Enteromorpha*.— Kungl. Fisiogr. Sällsk. Lund Förhandl., 1943, 13.
- Ardré F. Contribution a l'étude des algues marines du Portugal. 1. La Flore.— Portugaliae Acta Biologica (B), 1970, 10, 1/4.
- Batters E. A. L. A list of the marine algae of Berwick-on-Tweed.— Hist. Berwicksh. Nat. Club, 1890, 12.
- Bliding C. A critical survey of european taxa in Ulvales. 1.— Opera bot., 1963, 8, 3.
- Bliding C. A critical survey of european taxa in Ulvales. 2.— Bot. Notiser, 1968, 12, 1.
- Bory J. B. Cryptogames.— In: Expedition scientifique de Morée. Section des sciences physiques, 3, 2, Botanique. Paris, 1832.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien — N. Y., 1964.
- Brockmann-Jerosch H., Rübél E. Die Einteilung des Pflanzengesellschaften nach Ökologisch-physiognómischen Gesichtspunkten. Leipzig, 1912.
- Celan M. Notes sur la flore algologique du littoral roumain de la Mer Noire. I. — Bull. Sect. sci. acad. Roumaine, 1935, 17, 5—6; III. — Mém. sci. acad. Roumaine, ser. III, 1936, 12, 3; IV. — Bull. Sect. sci. acad. Roumaine, 1938a, 19, 4—5; V. — ibid, 1938b, 20, 4-5.
- Celan M. Alge marine noi pentru litoralul rominesc al Mării Negre.— An stiint. Univ. Iasi (Ser. noua), Sect. 2, 1962, 8, 1.
- Celan M. Note sur les algues brunes (Phéophycées) du littoral roumain de la mer Noire.— Rev. roumaine biol. sér. bot., 1964, 9, 1.
- Celan M., Bavaru A. Quelques observations sur l'embryologie des espèces de *Cystoseira* de la Mer Noire.— Lucrările sesiunii stiintifice a statiunii de cercetări marine «Prof. Ioan Borcea», Agigea (1—2 noiembrie 1966). Iasi, 1968.
- Celan M., Bavaru A., Elefteriu R. Sur la végétation algale à Agigea pendant le mois d'octobre 1968.— Lucrările Sesiunii Stiintifice a Statiunii de Cercetari Marine «Prof. Ioan Borcea», Agigea, 1969, 3.
- Chemin E. Observations sur quelques a Algues perasites du genre *Actinococcus* Kütz.— C. R. Ass. franç. Avanc. Sci., 1922, 45.
- Chemin E. Sur le développement des spores d'*Actinococcus pelteaformis* Schm. et la signification biologique de cette Algue.— Bull. Soc. bot. Fr., 1927, 74.
- Chihara M. *Ulva arasakii*, a new species of green algae: its life history and taxonomy.— Bull. nat. sci. Mus., 1969, 12, 4.
- Claussen H. Zur Entwicklungsgeschichte von *Phyllophora brodiaei*.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 1929, 47.
- Craciun E. Dinamica vegetatiei algale in perioada de iarna lunga 1968—1969, in dreptul statiunii Agigea (Litoralul romanese — Constanta).— Stud. Cercet. Biol., 1970, 22, 2.
- Darbshire O. V. On *Actinococcus* and *Phyllophora*.— Ann. Bot., Lond., 1899, 13, 50.
- De Candolle A. P. Flore Française. 2. Ed. 3. Paris, 1805.
- De Toni G. B., Levi D. Flora algologica della Venezia.— Atti Real istit. venet., 1886, 6, 4; III, ibid., 1888, 6.

- Demidoff A.* Voyage dans la Russie méridionella et la Crimée exécuté en 1837, sous la direction de K. An. d. Demidoff. T. 2, Paris, 1842.
- Desfontaines R.* Flora atlantica. Parisiis, 1798.
- Diels L.* Pflanzengeographie. Leipzig, 1908.
- Ercegović A.* Jadranske cistosire.— Inst. oceanogr. i ribar., Split, 1952.
- Ercegović A.* La flore sous-marine de l'Îlot de Jabuka.— Acta Adriatica, Split, 1957a, 8 (8).
- Ercegović A.* Principes et essai d'un classement des étages benthiques.— Recueil des travaux de la station marine d'Endoume, 1957b, 22.
- Ercegović A.* La végétation des algues sur les fonds pêcheurs de l'Adriatique.— Reports, Split, 1960, 6 (4).
- Feldmann J.* Contribution à la flore algologique marine de l'Algérie. Les algues de Cherchell.— Bull. Soc. d'Hist. Nat. Afrique du Nord, 1931a, 22.
- Feldmann J.* Note sur quelques algues marines de Tunisie.— Stat. Océanogr. Salammbô, Notes, 1931b, 24.
- Feldmann J.* Contribution à la flore algologique marine de l'Algérie (Fascicule 2).— Bull. Soc. d'Hist. nat. Afrique du Nord, 1933, 24.
- Feldmann J.* Les algues marines de la côte des Albères. I—III.— Rev. algol., 1937, 9, 3—4; IV, ibid., 1939, 11, 3—4.
- Feldmann J.* Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte d'Albères.— Rev. algol., 1938, 10, 1—4.
- Feldmann J.* Les algues marines de la côte des Albères. IV. Rhodophycées. Paris, 1942.
- Funk G.* Die Algenvegetation des Golfs von Neapel. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 7, Suppl., 1927.
- Hamel G.* Florideés de France. I, II.— Rev. algol., 1924, 1, 3—4; III, ibid, 1925, 2, 1; V, ibid, 1928, 3, 1—2.
- Hamel G.* Chlorophycées de cotes françaises.— Rev. algol., 1930—1931, 5, 1—4; 1931, 6, 1.
- Hamel G.* Phaeophycées de France. 1—5. Paris, 1931—1939.
- Hauck F.* Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs. Leipzig, 1885.
- Gmelin S. G.* Historia fucorum. Petropoli, 1768.
- Goodenough S., Woodward T. J.* Observations on the british Fuci, with particular descriptions of each species.— Trans. Linn. Soc., 1797, 3, 9.
- Greville R. K.* Algae Britannicae. Edinburgh — London, 1930.
- Guern M.* Sur quelques particularités du développement des oeufs chez les Cystoseira (Fucales).— Compt. rend. 4 Congr. internat. Algues marines, Biarritz, 1961. 1964.
- Johnson A.* Studies in the conceptacle development and taxonomie position of Cystoseira prolifera J. Ag.— Bot. marine 1967, 10, 1-2.
- Kale Sudha R., Krishnamurthy V.* Effect of different media on the germlings of Ulva lactuca var. rigida.— Phycos, 1967, 1—2.
- Knight M., Parke M.* A biological study of Fucus vesiculosus L. and Fucus serratus L.— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1950, 29.
- Kornmann P.* Die Ulotrichales, neu geordnet auf der Grundlage entwicklungsgeschichtlicher Befunde.— Phycologia, 1963, 3, 2.
- Kornmann P.* Ontogenie und Lebenszyklus der Ulotrichales in phylogenetischer Sicht.— Phycologia, 1965, 4, 3.
- Kützing F. T.* Phycologia generalis. Leipzig, 1843.
- Kützing F. T.* Species Algarum. Lipsiae, 1849.
- Kützing F. T.* Tabulae phycologicae. Vol. 10. Nordhausen, 1860.
- Kylin H.* Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen.— Acta Univ. Lund, N. F., Avd., 1930, 2, 26.
- Kylin H.* Die Rhodophyceen der schwedischen Westküste.— Lunds univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, 1944, 40, 2.
- Kylin H.* Über die Fortpflanzungsverhältnisse in der Ordnung Ulvales.— Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förhandl., 1947, 17, 17.
- Lamoureux J.* Enumeratio plantarum, quas in insulis Archipelagi aut littoribus Ponti Euxini annis 1819 et 1820, collegit atque detexit J. Dumont d'Urville.— Mém. de la soc. Linneenne de Paris, 1822, 1.

- Lemoine M.* Quelques expériences sur la croissance des algues marine à Roscoff.— Bull. Inst. oceanogr., 1913, 277.
- Levring T.* Submarine light and algal shore zonation.—In: Light as an ecological factor. 1966.
- Lund S.* The Marine algae of east Greenland. I. Taxonomical part. Kobenhavn, 1959.
- Lyall R.* Travels in Russia, the Crimea, the Caucasus und Georgia, 1. London, 1825.
- Mitsuo Ch.* *Ulva arasakii*, a new species of green algae; its life history and taxonomy.— Bull. nat. sci. Mus., 1969, 12, 4.
- Molinier R.* Étude des biocénoses marines du Cap Corse.— Vegetatio, 1959—1960, 9.
- Moss B.* Growth and regeneration of *Fucus vesiculosus* in culture.— British Phycological Bull., 1964, 2, 5.
- Munda Ivka.* The production of biomass in the settlements of benthic marine algae in the Northern Adriatic.— Bot. marina, 1972, 15, 4.
- Nasr A. H.* Ecological observations on the marine algae of Ghardaga (Red. Sea).— Hydrobiologia, 1955, 7, 3.
- Nasr A. H., Inaam B.* The effect of some organic micronutrients on some marine algae from Alexandria.— Hydrobiologia, 1969, 34, 3—4.
- Newroth P. R.* Studies on life histories in the Phyllophoraceae I. *Phyllophora truncata* (Rhodophyceae; Gigartinales).— Phycologia, 1971, 10, 4.
- Newroth P. R.* Studies of life histories in the Phyllophoraceae. II. *Phyllophora pseudoceranoides* and notes on *Ph. crispa* and *Ph. heredia* (Rhodophyta, Gigartinales).— Phycologia, 1972, 11, 2.
- Newroth P. R., Taylor A. R. A.* The nomenclature of the North Atlantic species of *Phyllophora* Greville.— Phycologia, 1971, 10, 1.
- Pallas P. S.* Reise durch verschiedene Provinzen des russischen Reichs. St. Petersburg, 1776.
- Papenfuss G. F.* A history, catalogue and bibliography of Red Sea benthic algae.— Israel J. Bot., 1968, 17.
- Péres J. M.* Oceanographie biologique et biologie marine. I.— La vie benthique, 1961.
- Péres J. M.* L'etagement des formations benthiques du système littoral.— Publ. Staz. Zool. Napoli, 1962, 32, Suppl.
- Péres J. M.* La vie dans l'Océan.— Paris, 1966.
- Petkoff S.* Sur la flore algologique des côtes bulgaires de la mer Noire.— Bull. soc. bot. Bulgarie, 1932.
- Printz H.* Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. Oslo, 1926.
- Printz H.* Recuperation and recolonisation in *Ascophyllum*.— Second Internat. Seaweed Symposium, 1955.
- Printz H.* Investigations of the failure of recuperation and repopulation in cropped *Ascophyllum* areas.— Avhandl. utgitt av Det norske Videnskaps-Akademi i Oslo, 1959a, 1, 3.
- Printz H.* Phenological studies of Marine algae along the Norwegian coast.— Avhandl. utgitt av Det norske Videnskaps-Akademi i Oslo. 1959 b, 1, 4.
- Provasoli L.* Effect of plant hormones on *Ulva*.— Biol. Bull., 1958, 114, 2.
- Rosenvinge L. K.* Grönlands Havalger.— Meddel. om Grönland, 1893, 3.
- Rosenvinge L. K.* *Phyllophora brodiaei* and *Actinococcus subcutaneus*.— Kgl. Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Medd., 1929, 8.
- Rosenvinge L. K.* The marine algae of Denmark. I. Rhodophyceae. IV.— Kgl. Dan. Vidensk. Selsk. Skr. 1931, 7.
- Rübel E.* Geographie der Pflanzen. 3. Sociologie.— Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 1933, 5.
- Sawageau C.* A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guethary.— Bull. stat. biol. d'Arcachon, 1912, 14.
- Schotter C.* Recherches sur les Phyllophoracées.— Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 1968, 67, 1383.
- Skolka V. H.* À propos de la répartition des Algues macrophytes le long de la côte roumaine de la mer Noire.— Rev. roumaine biol. Sér. bot. 1969, 14, 6.
- Svedelius N.* Floridéernas utvecklingstyper.— K. Vet. soc. Årsbok, 1937, Uppsala, 1938.

- Subbaramaiah K.* Growth and reproduction of *Ulva fasciata* Delile in Nature and in culture.— *Bot. Marina*, 1970, 13.
- Suneson S.* Notes on the life-history of *Monostroma*.— *Sv. bot. tidskrift*, 1947, 41, 2.
- Taylor W.* Marine algae of the northeastern coast of North America.— *Univ. Michigan Stud., Sci. Ser.* 13, Ann. Arbor, 1957.
- Taylor W.* Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas.— *Univ. Michigan Stud., Sci. Ser.* 21, Ann. Arbor, 1960.
- Teodoresco E. C.* Meteriaux pour la flore algologique de la Roumaine.— *Ann. Sci. nat. bot. Sér.* 9, 1907, 5.
- Turner D.* Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia. Vol. 4. London, 1819.
- Waite Th., Mitchell R.* The effect of nutrient fertilization on the benthic algae *Ulva lactuca*.— *Bot. marina*, 1972, 15, 3.
- Zinova A. D.* Features of the marine algae flora of the Black Sea.— *Tenth Intern. Bot. Congr. Abstr. of Pap.*, 1964.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Характеристика видового состава водорослей Черного моря	9
Сезонная динамика видового состава водорослей	11
Влияние загрязнения на видовой состав водорослей	16
Влияние солености воды на флористический состав водорослей	31
Вертикальное распределение водорослей	32
Горизонтальное распространение водорослей	37
Фитогеографический анализ флоры водорослей Черного моря и ее связь с флорой соседних морей	44
Глава II. Фитоценологическая характеристика фитобентоса Черного моря	53
Классификация донной растительности	55
Характеристика структуры донных фитоценозов	59
Основные черты структуры донных фитоценозов	101
Вертикальное распределение фитоценозов	105
Горизонтальное распределение фитоценозов	106
Продуктивность донных фитоценозов	117
Глава III. Биология массовых видов водорослей Черного моря	119
Филлофора	120
<i>Phyllophora nervosa</i> (DC.) Grev.	121
<i>Phyllophora brodiaei</i> (Turn.) J. Ag.	144
<i>Phyllophora pseudoceranoides</i> (Gmel.) Newt. et R. Tayl.	151
<i>Phyllophora traillii</i> Holm. ex Batt.	153
К вопросу о происхождении Филлофорного поля Зер- нова	156
Цистозира	160
<i>Cystoseira barbata</i> (Good. et Wood.) Ag.	162
<i>Cystoseira barbata</i> var. <i>repens</i> A. Zin. et Kalug.	166
<i>Cystoseira crinita</i> (Desf.) Bory	169
Биология и продуктивность цистозир	171
Регенерация побегов у цистозир	193
Ульва	200
Глава IV. Хозяйственное использование макрофитов Черного моря и перспективы их дальнейшего исследования	218
Рекомендации по срокам и способам добычи макрофитов	219
К вопросу об интродукции, акклиматизации и искусственном разведении водорослей	221
Приложение 1. Водоросли Черного моря и их распространение	225
Приложение 2. Сроки размножения некоторых видов водорослей Черного моря	233
Литература	235

Александра Архиповна Калугина-Гутник

ФИТОБЕНТОС ЧЕРНОГО МОРЯ

*Печатается по постановлению ученого совета
ордена Трудового Красного Знамени
Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского
АН УССР*

Редактор *Ю. В. Альберт*
Художественный редактор *Р. И. Калыш*
Оформление художника *Р. И. Калыша*
Технические редакторы *Г. Р. Боднер,*
И. Н. Лукашенко
Корректор *Д. Г. Канер*

Сдано в набор 11. XI 1974 г. Подписано в печать 17. III 1975 г. БФ 00976. Зак. № 5-1054. Изд. № 173. Тираж 1000.
Бумага машиномелованная, 60x90^{1/16}. Усл. печ. л. 15,5.
Уч.-изд. л. 17,0. Цена 1 руб. 90 коп.

Издательство «Наукова думка», Киев, Репина, 3.

Отпечатано с матриц Головного предприятия республиканского производственного объединения «Полиграфкинга» Госкомиздата УССР, г. Киев, ул. Довженко, 3 на Харьковской книжной фабрике «Коммунист» республиканского производственного объединения «Полиграфкинга» Госкомиздата УССР, г. Харьков, ул. Энгельса, 11.