

УДК 581.526.322 (262.5)

*Г.Г. Миничева*

**ДИНАМИКА И ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ  
ПАРАМЕТРОВ ПОВЕРХНОСТИ ФИТОБЕНТОСА  
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ**

В данной работе сообщества фитобентоса рассматриваются как автотрофное звено прибрежных экосистем, структурные и функциональные параметры которого в соответствии с законом динамического равновесия непосредственно зависят от качества и интенсивности действия комплекса абиотических факторов. Фитобентос северо-западной части Черного моря (СЗЧМ) является удобным объектом для иллюстрации данного положения, так как в этом районе, кроме постоянных естественных сезонных, межгодовых и пространственных колебаний условий среды, произошли еще и значительные изменения условий существования биоты, вызванные антропогенными воздействиями. В частности, за последние 35—40 лет в процессе евтрофикации СЗЧМ в 3—5 раз увеличились концентрации минеральных соединений азота и фосфора [2], что явилось причиной необратимых долговременных структурно-функциональных перестроек автотрофного звена бентали.

Учитывая, что классические методы фитоценотического анализа в основном позволяют зафиксировать структурные особенности растительных сообществ и в меньшей степени предоставляют функциональную информацию, к анализу материала были привлечены новые структурно-функциональные методы исследования фитобентоса, разработанные в области функциональной экоморфологии многоклеточных водорослей [10, 13, 17, 18].

**Материал и методика исследований.** Объектом исследований являлись сообщества прикрепленных водорослей-макрофитов и цветковых растений твердых и мягких грунтов супра-, псевдо- и сублиторальной зон до глубины 3—5 м по береговой линии СЗЧМ от дельты Дуная до мыса Тарханкут, включая фитоперифитон берегоукрепительных гидросооружений Одесского побережья.

Материал отбирали в 1980—1992 гг. на точках стационарного наблюдения Одесского побережья и в экспедиционных рейсах в районы Днестровско-Днепровского междуречья, дельты Дуная, а также на Егорлыцкий, Тендровский и Каркинитский заливы. Сравнительным материалом по структуре фитобентоса данного района послужили работы И.И. Погребняка [15], Т.И. Еременко [4, 5], а также неопубликованные материалы, любезно предоставленные к.б.н. Т.И. Еременко для дополнительного анализа с помощью показателей поверхности водорослей.

Сбор и обработку материала осуществляли на основе классических методов фитоценотической оценки донной растительности [3, 6—9]. Всего отобрано более 11000 рамок количественного учета растительности.

Из комплекса показателей поверхности определяли: удельную поверхность популяции ( $S/W_n$ ), индекс поверхности популяции (ИПП), индекс поверхности фитоценоза (ИПФ) [11, 12, 14]. Для расчета показателей поверхности было прове-

дено 17200 измерений морфологических параметров различных видов макро- и микроводорослей и цветковых растений.

### Результаты исследования и их обсуждение

У низших водных растений метаболические процессы охватывают всю внешнюю поверхность слоевищ, в связи с этим характер морфологического строения водорослей несет в себе также и высокую степень функциональной информации. Морфологический параметр «удельная поверхность» —  $S/W$  (площадь поверхности слоевища, отнесенная к его массе) имеет тесную, прямо пропорциональную связь с содержанием хлорофилла, интенсивностью фотосинтеза и скоростью роста морских многоклеточных водорослей [16] и поэтому может использоваться для оценки интенсивности процессов, протекающих в различных участках слоевища, в целом талломе или же интегрально в популяции или фитоценозе. Учитывая, что высшие водные растения используют также адсорбтивный способ питания, эффективность которого прямо пропорциональна удельной поверхности тела организма-адсорбента [1], можно говорить о приемлемости данного параметра для функциональной характеристики этих растений.

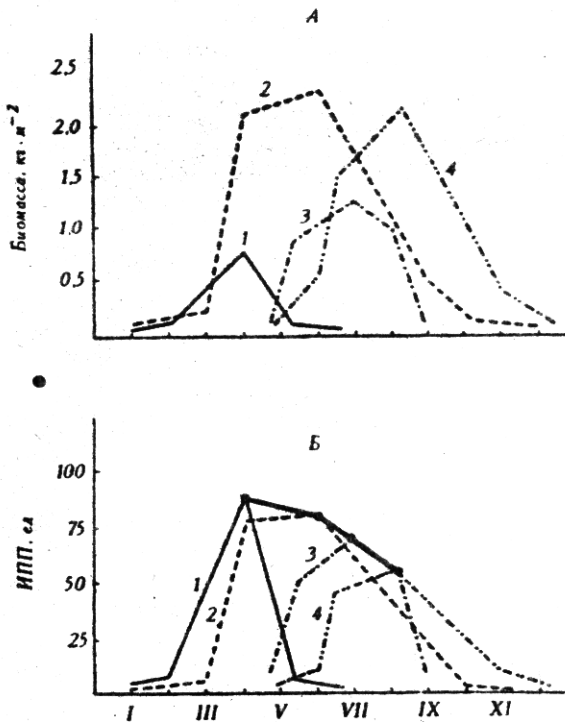
Таким образом, удельную поверхность популяций водной растительности можно использовать как характеристику потенциальной функциональной активности вида. Чем большая площадь поверхности приходится на единицу массы, тем активнее вид способен участвовать в автотрофном процессе. Сочетание величин  $S/W_{\text{п}}$  с биомассой популяции и фитоценозов позволяет рассчитывать индексы поверхности популяции или фитоценозов, на основе которых можно оценивать, в какой степени потенциальные возможности вида или сообщества реализуются в конкретных условиях экосистемы. Чем большая площадь поверхности водорослевого ценоза образуется на  $1 \text{ м}^2$  субстрата, тем более благоприятен для автотрофного процесса комплекс абиотических факторов, действующих в экосистеме. Оценивая динамику индексов поверхности и величин  $S/W$  видов, образующих фитоценозы, можно косвенно, на основе морфофизиологии растительности, охарактеризовать особенности и интенсивность автотрофного процесса, определяемого абиотическими условиями.

Низкая прозрачность водных масс и связанная с ней плохая освещенность бентали СЗЧМ, наиболее ярко выраженная в районах влияния речных вод Днепра, Днестра и Дуная, определяют характер вертикального распределения фитобентоса. Самые высокие значения индексов поверхности (350 ед.) зафиксированы в наиболее освещенной супралиторальной зоне; для нее же характерны виды с наиболее высокой функциональной активностью — такие как *Urospora penicilliformis* (R o t h) A r e s c h,  $S/W_{\text{п}} = 120 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ; *Ulothrix tenuissima* K ü t z,  $S/W_{\text{п}} = 174$ ; *U. implexa* (K ü t z) K ü t z,  $S/W_{\text{п}} = 317 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ . Высокими значениями ИПФ — 100—60 ед., характеризуется горизонт 0—1 м. По мере увеличения глубины значения индексов резко падают, и на глубине 10—15 м, как правило, на  $1 \text{ м}^2$  бентали, при наличии твердого субстрата, развивается не более нескольких квадратных метров поверхности водорослей. На берегоукрепительных конструкциях Одесского побережья вертикальное распределение фитоперифитона носит еще более резко выраженный характер: на протяжении 3—4 м вертикальной поверхности траверса или волнолома ИПФ могут падать от 100 до 0 ед.

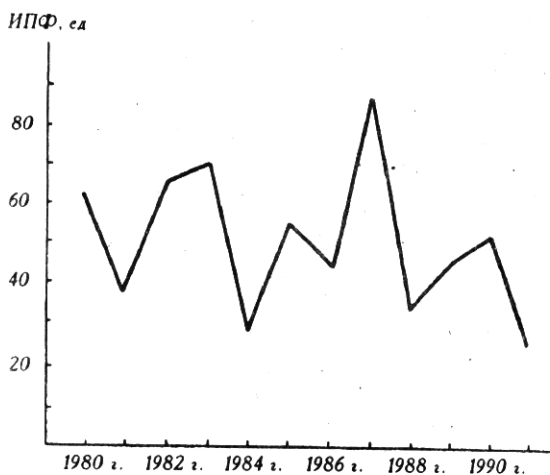
При характеристике сезонной динамики индексов поверхности растительности мы опирались на известный в фитоценологических исследованиях метод отражения сезонной динамики биомассы макрофитов. Полученные материалы были дополнительно проанализированы с помощью показателя  $S/W_{II}$ . В результате учет индивидуальной функциональной активности видов позволил проследить сезонную динамику значений ИПП для наиболее массовых представителей альгофлоры Одесского побережья, образующих моноценозные заросли (рис. 1). При сопоставлении позиций А и Б видно, что доминирование вида по значениям биомассы не всегда совпадает с максимальным функциональным вкладом популяции в автотрофный процесс, протекающий в бентали экосистемы. Так, например, за счет высокой функциональной активности популяции *U. penicilliformis*, характеризующейся одновременно относительно низкими значениями биомассы, формируется весенний максимум автотрофного процесса. Последовательная смена пиков функциональной активности массовых популяций, сменяющих друг друга на протяжении года, дает представление о характере сезонной динамики функциональной активности бентосной растительности в целом. Основная особенность этой динамики состоит в снижении индексов поверхности, а соответственно, и интенсивности автотрофного процесса от весеннего к зимнему периоду.

Как уже упоминалось, динамика индексов поверхности фитобентоса

находится в тесной взаимосвязи с комплексом абиотических условий. Очевидно, что межгодовая динамика рассматриваемых показателей формируется при сочетании конкретных условий на протяжении года (температурный режим, количество солнечных дней в году, объем речного стока и связанные с ним величины выноса органических и минеральных веществ и т.д.). Анализ данного типа динамики ИПФ свидетельствует, что за последние десятилетия произошла стабилизация процесса повышения интенсивности автотрофной деятельности, характерная для предшествующего 30-летнего периода, и на фоне одиночных поднятий и паде-



1. Сезонная динамика биомассы (А) и ИПП (Б) массовых видов фитобентоса Одесского побережья: 1 — *Urospora penicilliformis*; 2 — *Enteromorpha intestinalis*; 3 — *Cladophora vagabunda*; 4 — *Ceramium elegans*.



2. Межгодовая динамика ИПФ фитобентоса северо-западной части Черного моря.

ний среднегодовых значений индексов поверхности общий тренд динамики обнаруживает практически нулевой угол наклона (рис. 2).

Наряду с природными географо-климатическими факторами, определяющими динамику автотрофного процесса в экосистеме, существенно изменять интенсивность продукционного процесса может такой фактор, как концентрация питательных веществ в водной среде.

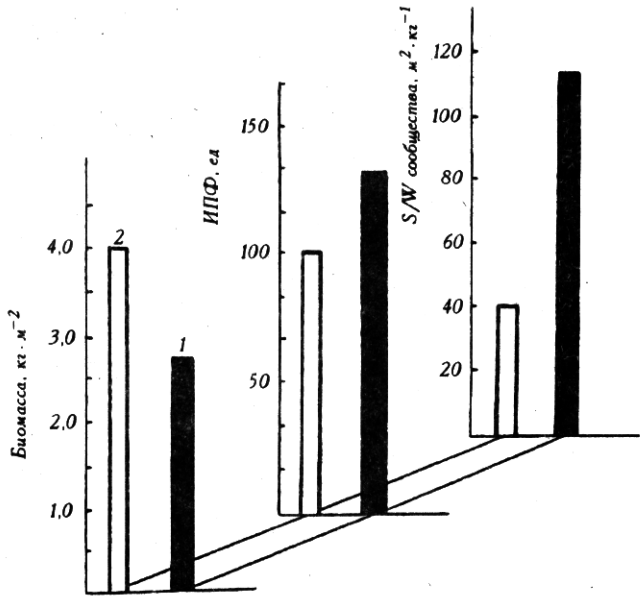
Как правило, повышение трофности вод в настоящее время имеет антропогенное происхождение и может носить как локальный, так и крупномасштабный характер.

Приведем несколько примеров, подтверждающих возможность выявления локальных очагов повышения трофности вод по характеру морфоструктуры растительности. В районе Одесского побережья были обследованы два мидийных коллектора, расположенные на расстоянии 150 м один от другого и 600 м от берега. Растительные обрастания на канатах данных коллекторов находились в одинаковых условиях, за исключением того, что канаты первого коллектора, в связи с характером берегового течения, первыми омывались потоком канализационного сброса; второй коллектор находился в экранированном положении. Доминантная роль в растительном обрастании первого коллектора принадлежала высокофункциональным видам *Polysiphonia denudata* (D i l w.) K ü t z. и *Callithamnion cogunbosum* (J. E. S m i t h) L y n g b. ( $S/W_{\Pi}$  соответственно равны 60 и  $160 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ). Доминантами второго каната являлись виды со значительно более низким значением  $S/W_{\Pi}$ : *Ceramium rubrum* (H u d s.) A g. — 26 и *Enteromorpha intestinalis* (L.) L i n k —  $36 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ . Благодаря большему количеству питательных веществ, поступающих к первому коллектору, здесь сформировалось растительное сообщество с более высокой функциональной активностью, и несмотря на меньшие величины биомассы, на единице физического субстрата первого коллектора, в конечном итоге, сформировалась и соответственно большая площадь биологической поверхности (рис. 3).

Другой аналогичный пример был зафиксирован на участке системы «река — море», где наблюдался природный эффект разбавления. Растительность отбирали в одном из протоков дельты Дуная, на месте выхода речных вод в море и на некотором удалении — в мористой части. Средняя величина  $S/W_{\Pi}$  видов растительных сообществ на трех данных точках составила соответственно 296,6, 104,5,  $60,2 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ , ИПФ — 232,0, 76,43, 40,5 ед.. Параллельно измеряемые гидрохимические данные за-

фиксировали примерно такую же пропорцию разбавления соединений азота и фосфора, выносимых речным стоком.

Основываясь на данном методе, можно крупномасштабно, внутри СЗЧМ выделить районы с различной трофностью вод и соответствующими ей структурно-функциональными особенностями растительности (таблица). Как видно из полученных данных, в пределах СЗЧМ район Каркинитского залива, наиболее удаленный от влияния речных эвтрофных вод, характеризуется наименьшей функциональной активностью растительных сообществ.



3. Различия в структурно-функциональных параметрах сообществ фитообитания, обусловленные степенью влияния локального источника эвтрофирования: 1 — субстрат, омываемый сточными водами; 2 — экранированный субстрат.

Показатели поверхности также можно использовать для анализа долговременных изменений, которые произошли в структуре и функционировании растительности СЗЧМ за последние 35—40 лет. Как уже отмечалось, за данный промежуток времени наиболее существенно из всех абиотических факторов СЗЧМ изменился уровень трофности вод. Учитывая, что СЗЧМ включает в себя достаточно разнородные районы и по структуре растительности и по уровню продукционного процесса, для удобства в данном случае будем рассматривать наиболее типичный и крупный в пределах СЗЧМ район Днестровско-Днепровского междуречья. Анализ данных литературы о структуре растительности этого района в 50—60-е годы, проведенный с помощью показателей поверхности, свидетельствует о том, что в среднем на 1 м<sup>2</sup> твердого субстрата в этот период функционировало около 20—30 м<sup>2</sup> поверхности водных ценозов. Эдификатором прибрежной растительности и основным доминантом сублиторальных фи-

Структурно-функциональная характеристика фитобентоса различных районов СЗЧМ

Районы	Соотношение видов различной величины S/W <sub>п</sub> (м <sup>2</sup> ·кг <sup>-1</sup> ), %			Среднее значение S/W видов флористического состава (м <sup>2</sup> ·кг <sup>-1</sup> )	ИПФ (ед.)
	10	10 30	30		
Каркинитский залив	15	46	38	43,3±3,8	27,4±3,2
Егорлыцкий и Тендровский заливы	5	50	45	56,5±3,3	38,0±3,8
Днестровско-Днепровское междуречье	0	22	78	77,2±4,2	55,0±4,8
Дельта Дуная	0	17	83	134,2±5,7	100,1±9,2

тоценозов являлся низкофункциональный макрофит — *Cystoseira barbata* (G o o t. et W o o d.) A g ( $S/W_{\Pi} = 9,2 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ), средняя биомасса растительных сообществ составляла около 3—4  $\text{кг}/\text{м}^2$ .

Увеличение трофности района сопровождалось изменениями в флористическом составе растительности по двум основным направлениям. Первое — переход в угнетенное состояние, а затем и полное исчезновение видов, таких как *C. barbata*, *Stilonphora rhizoides* (E h r h.) J. A g, *Dilophus fasciola* (R o t h) H o w e, и др.,  $S/W_{\Pi}$  которых ниже  $15 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ . И, наоборот, увеличение показателей развития и занятие доминантного положения в фитоценозах видов,  $S/W_{\Pi}$  которых выше  $30 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ , таких как *C. elegans* D u c l, *C. rubrum*, *E. intestinalis*, *Cladophora vagabunda* (L.) H o e k и др. При общем уменьшении средней величины биомассы фитобентоса в результате замены сообществ крупного, многолетнего вида *C. barbata* мелкими, короткоциклическими видами из рода *Ceramium* индексы поверхности фитобентоса тем не менее возросли за счет более высокой функциональной активности новых доминантов фитоценозов.

Таким образом, общая интенсификация процессов в экосистеме, вызванная евтрофикацией, явилась причиной адекватной реакции фитобентоса, которая выразилась в изменении следующих параметров:

- 1) площадь поверхности фитоценозов бентосных водорослей в среднем возросла с 20—30 до 50—60  $\text{м}^2$  в расчете на 1  $\text{м}^2$  субстрата;
- 2) исчезли длинноциклические виды,  $S/W_{\Pi}$  которых ниже  $15 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ; доминирующими стали короткоциклические виды с  $S/W_{\Pi}$  от  $30 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$  и более;
- 3) средняя величина  $S/W_{\Pi}$  растительности района повысилась с 37,4 до  $77,8 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ;
- 4) биомасса макрофитов понизилась с 3—4 до  $1,5\text{—}2 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ .

### Выводы

На основе имеющегося эмпирического материала, фиксирующего морфофункциональные особенности растительных сообществ при различных уровнях автотрофного процесса, можно сформулировать закономерности изменения параметров водной растительности при условии евтрофикации экосистем как частного случая интенсификации продукционного процесса.

1. Доминирующая роль в растительных сообществах переходит от крупных видов с груборассеченными талломами и соответственно низкими значениями  $S/W$  популяции к мелкорассеченным видам с большой удельной поверхностью.
2. Первыми из структуры фитоценозов выпадают виды с минимальными значениями величины удельной поверхности популяции.
3. Показатели развития популяций (средняя биомасса, площади распространения, частота встречаемости и т.д.) возрастают прямо пропорционально величине их удельной поверхности.
4. Увеличивается удельная поверхность, в среднем характеризующая все популяции, входящие в флористический состав района.
5. Возрастает общая площадь функционально активной поверхности фитоценозов в расчете на единицу площади субстрата.

\*\*

З використанням комплексу нових структурно-функціональних показників, які базуються на параметрах поверхні водоростей-макрофітів, наведено характеристику вертикальної, сезонної,

міжрічної та просторової динаміки прибережного фітобентосу північно-західної частини Чорного моря. Показано, як за 40-річний період внаслідок евтрофікації змінились параметри поверхні фітоценозів. Сформульовано особливості зміни водної рослинності при інтенсифікації в екосистемі автотрофного процесу.

\*\*

*By using a complex of new structural-functional parameters based on the parameters of the surface of Algae — Macrophytes, a characteristic has been given on the vertical, seasonal and interannual and spatial dynamics of coastal phytobenthos of the north-western part of the Black Sea. It has been shown that during the 40 year period the parameters of the surface of phytoceonoses have changed as a result of eutrophication. The features of changes in aquatic vegetation during intensification of the autotrophic process in the ecosystem have been formulated.*

\*\*

1. Алеев Ю.Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986. — 423 с.
2. Гаркавая Г.П., Богатова Ю.И., Буланая З.Т. Современные тенденции изменений гидрхимических условий северо-западной части Черного моря // Изменчивость экосистемы Черного моря. — М.: Наука, 1991. — С. 299—306.
3. Громов В.В. Методика подводных фитопланктонических исследований // Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. — Ростов: Изд-во Ростов. ун-та, 1973. — С. 69—72.
4. Еременко Т.И. Макрофитобентос // Биология северо-западной части Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1967. — С. 126—143.
5. Еременко Т.И. Закономерности распределения видового состава и биомассы макрофитов северо-западной части Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Одесса, 1968. — 24 с.
6. Еременко Т.И. Опыт использования подводных исследований для изучения сезонной динамики фитобентоса северо-западной части Черного моря // Морские подводные исследования. — М.: Наука, 1969. — С. 95—103.
7. Еременко Т.И. Методы изучения морского фитобентоса // Руководство по методам биологического анализа донных отложений. — Л.: Гидрометеиздат, 1980. — С. 166—176.
8. Калугина-Гуцник А.А. Исследования донной растительности с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования — М.: Наука, 1969. — С. 14—18.
9. Калугина-Гуцник А.А. Фитобентос Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
10. Ковардаков С.А., Празукин А.В., Фирсов Ю.К., Полов А.Е. Комплексная адаптация цистозир к градиентным условиям: Научные и прикладные проблемы. — Киев: Наук. думка, 1985. — 214 с.
11. Миничева Г.Г. Методы расчета и использования показателей активных поверхностей водорослей в исследованиях макрофитобентоса. — Одесса, 1987. — 19 с. — Рукопись деп. в ВИНТИ, 11.03.87, № 1775.
12. Миничева Г.Г. Методические рекомендации по определению комплекса показателей, связанных с поверхностью водорослей. — Одесса, 1987. — 22 с. — Препр. / АН УССР. Одес. отд. Ин-та биологии южных морей.
13. Миничева Г.Г. Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке макрофитобентоса (на примере северо-западной части Черного моря): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1989. — 19 с.
14. Миничева Г.Г., Еременко Т.И. Удельная поверхность, как структурно-функциональная характеристика популяций макрофитов (методические аспекты). — Одесса, 1986. — 22 с. — Рукопись деп. в ВИНТИ, № 3961.
15. Погребняк И.И. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Одесса, 1965. — 31 с.
16. Хайлов К.М., Ковардаков С.А., Шмелева В.Л., Миничева Г.Г. Связь содержания хлорофилла, интенсивности фотосинтеза и роста с величиной удельной поверхности морских многоклеточных водорослей // Физиология растений. — 1991. — 38, № 2. — С. 346—351.
17. Хайлов К.М., Парчевский В.А. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. — Киев: Наук. думка, 1983. — 254 с.
18. Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгало В.Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. — Киев.: Наук. думка, 1992. — 280 с.