

УДК 582.263.3-152.632.33(262.5.04)

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗА *CHARA ACULEOLATA* KÜTZING В ТЕНДРОВСКОМ ЗАЛИВЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2023 г. Д. Д. Королесова

Черноморский биосферный заповедник, Голая Пристань, Российская Федерация

E-mail: chernyakova.darya@gmail.com

Поступила в редакцию 25.05.2023; после доработки 03.07.2023;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Проанализирована долгосрочная динамика площадей произрастания и биомассы макрофитов фитоценоза *Chara aculeolata* Kützing в Тендровском заливе Чёрного моря. Частичную его деградацию отмечали с 1993 г. За период с 1993 по 2010 г. площадь произрастания фитоценоза сократилась с 100 до 6,3 км². В 2010–2021 гг. зарегистрированы элементы восстановительной сукцессии. Зафиксированы постепенное медленное расширение площадей произрастания и увеличение биомассы водорослей в течение 10 лет мониторинга и внезапное значительное восстановление в 2021 г. По данным 2021 г., исследуемый фитоценоз распространён на площади 36 км², биомасса доминирующего вида достигла 1800 г·м⁻². В работе обсуждаются возможные причины наблюдаемых изменений.

Ключевые слова: Charophyta, макрофитобентос, восстановительная сукцессия, многолетняя динамика, реколонизация

Водоросли отдела Charophyta встречаются в различных водоёмах, но наиболее характерны они для донной растительности пресноводных олиготрофных озёр [Pelechaty et al., 2019], морских заливов и бухт неполносолёных морей Евразии [Kovtun et al., 2011]. Они формируют сомкнутые заросли, которые определяют условия функционирования прибрежных экосистем, а также являются местом обитания многих видов гидробионтов [Beilby et al., 2022; Sooksawat et al., 2017] и важным пищевым ресурсом для водно-болотных видов птиц [Schmieder et al., 2006].

Первые упоминания о Charophyta Чёрного моря относятся к началу XX в. [Зернов, 1908; Паули, 1927]. Сообщества харовых водорослей были широко распространены в северной части Чёрного моря [Мильчакова, Александров, 1999; Морозова-Водяницкая, 1959; Паламарь-Мордвинцева, 1998; Садогурский, 2009]. Наибольшее развитие харовых было зарегистрировано в Каркинитском [Морозова-Водяницкая, 1959; Садогурский, 2009], Тендровском, Ягорлыцком и Джарылгачском заливах [Погребняк, 1965; Ткаченко, Маслов, 2002; Черняков, 1995], где их запасы были оценены в 1176,8 тыс. т. Более 40 % приходилось на Тендровский залив, в котором доминировали *Lamprothamnium papulosum* (Wallroth) J. Groves, 1916 и *Chara aculeolata* Kützing, 1832 [Погребняк, 1965].

Около 30 лет назад повсеместно были отмечены сокращение площадей произрастания и снижение продуктивности фитоценозов харовых водорослей; в Тендровском заливе они деградировали практически полностью. После 1993 г. *C. aculeolata* встречалась в этом заливе на небольших площадях, не формируя характерных фитоценозов [Королесова, 2017; Ткаченко, Маслов, 2002; Черняков, 1995].

В 2010 г. нами было зафиксировано незначительное восстановление фитоценоза *C. aculeolata*. В связи с этим была поставлена цель работы — оценить динамику восстановительной сукцессии, современное состояние и границы фитоценоза в мелководной части Тендровского залива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мелководный Тендровский залив расположен в северо-западном регионе Чёрного моря, это полузамкнутый водоём. В заливе выделяют восточную и западную части. Поскольку в западной, более глубоководной части сообщества харовых водорослей не отмечены, в настоящей работе приведены данные для восточной части залива. Её общая площадь составляет 365 км², средняя глубина — 1,5 м; здесь преобладают илистые и илисто-песчаные грунты [Черняков, 1995]. Среднее значение солёности поверхностных вод — 13,5 ‰. Максимальная температура поверхностных вод наблюдается в августе и составляет +20...+32,3 °С. В составе макрофитобентоса описаны два типа сообществ Charophyta — *L. papulosum* и *C. aculeolata* [Королесова, 2017; Погребняк, 1965].

Для изучения динамики восстановления сообщества *C. aculeolata* на всей площади восточной части Тендровского залива была заложена квадратная сеть станций с шагом в 2 км. Материалом послужили пробы макрофитов, которые отбирали на станциях сети ежегодно в летний сезон с 2010 по 2021 г. При отборе проб использовали стандартную геоботаническую методику [Калугина-Гутник, 1975], закладывая на каждой станции рамку 25 × 25 см в трёхкратной повторности. Качественные пробы отбирали скребком с шириной захвата 30 см или вручную. Для донных фитоценозов определяли проективное покрытие массовых видов и их биомассу (г·м⁻² сырой массы).

Пробы макрофитов промывали в морской воде, фиксировали 4%-ным раствором формалина или подвергали заморозке при температуре –18 °С, часть водорослей гербаризировали [Голлербах, Красавина, 1983; Minicheva et al., 2014].

Видовая принадлежность макрофитов указана по монографическим сводкам [Виноградова, 1974; Голлербах, Красавина, 1983; Зинова, 1967], номенклатурные изменения приведены по AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>). Номенклатурный статус *C. aculeolata* указан по сводке региональной флоры Charophyta [Борисова, Ткаченко, 2008], поскольку таксономическое положение вида остаётся не выясненным до конца, а в опубликованных источниках приведены разные названия — *Chara intermedia* A. Braun, 1859 (syn. *Chara papillosa* Kützing, 1834) и *Chara baltica* (Hartman) Bruzelius, 1824 [Romanov et al., 2020]. Названия фитоценозов даны в соответствии с классификацией донной растительности Чёрного моря [Калугина-Гутник, 1975].

Площадь произрастания макрофитов рассчитывали с использованием программного продукта Quantum Gis (3.28.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фитоценоз *C. aculeolata* относится к моноценозам, поскольку на долю доминанта приходится более 90 % общей биомассы. В составе сообщества выявлено 10 видов макрофитов: *C. aculeolata*, *L. papulosum*, *Chaetomorpha linum* (O. F. Müller) Kützing, 1845, *Lophosiphonia obscura* (C. Agardh) Falkenberg, 1897, *Callithamnion granulatum* (Ducluzeau) C. Agardh, 1828, *Chondria capillaris* (Hudson) M. J. Wynne, 1991, *Chondria dasyphylla* (Woodward) C. Agardh, 1817, *Laurencia obtusa* (Hudson) J. V. Lamouroux, 1813, *Polysiphonia opaca* (C. Agardh) Moris & De Notaris, 1839 и *Stuckenia pectinata* (Linnaeus) Börner, 1912. Наибольшая встречаемость характерна для красных водорослей (Rhodophyta) — *Ch. capillaris* и *L. obscura* (63 и 50 % соответственно), харовых водорослей (Charophyta) — *L. papulosum* (38 %), а также высших водных растений (Angiospermatophyta) — *S. pectinata* (25 %).

С 2010 по 2020 г. фитоценоз *C. aculeolata* был отмечен в среднем на 6 % станций, а занимаемая им площадь варьировала от 4 до 8 км² при среднем значении 6,3 км². В 2021 г. фитоценоз выявлен на 13 станциях из 27 отработанных (встречаемость составила 48 %), его площадь достигла 36 км², или 10 % общей площади мониторинга (рис. 1). Сообщество *C. aculeolata* было представлено плотными, практически сомкнутыми зарослями с проективным покрытием 90–100 % и распространялось вдоль Тендровской косы и к северо-западу от острова Смалёный. Площадь произрастания к 2021 г. составила около 40 % от таковой 1960-х гг. и почти в два раза превысила значение середины 1990-х гг.

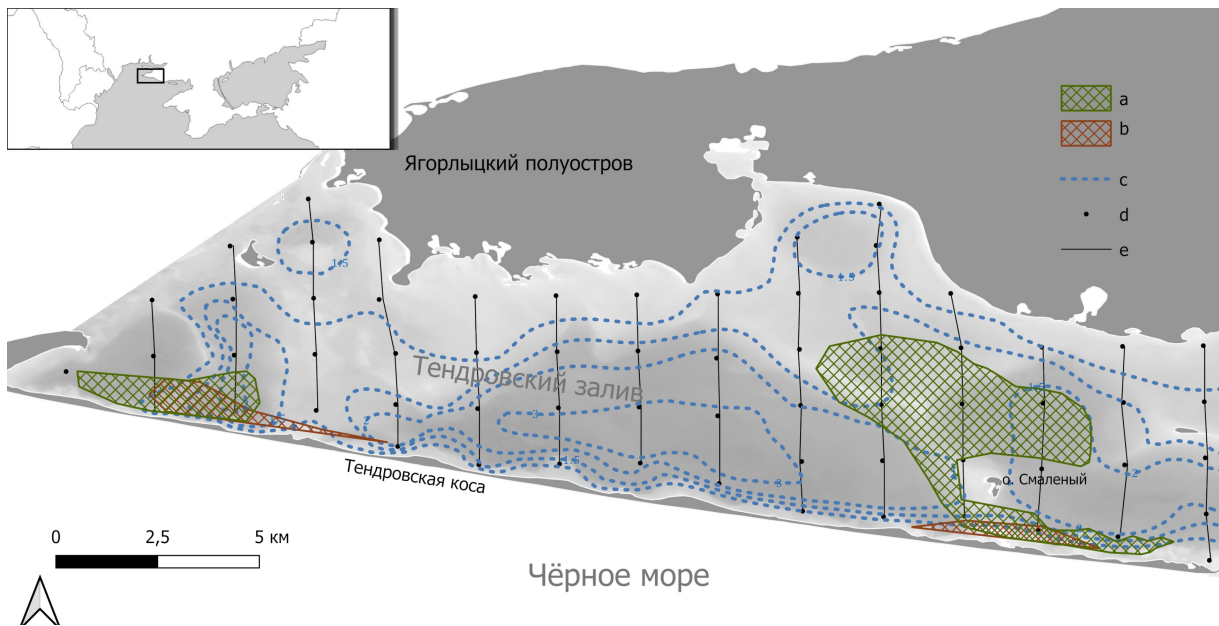


Рис. 1. Карта распространения фитоценоза *Chara aculeolata* и схема станций мониторинга в восточной части Тендровского залива: а — площадь фитоценоза в 2021 г.; б — площадь фитоценоза в 2010–2020 гг.; с — изобаты; д — станции сети мониторинга; е — трансекты

Fig. 1. Map of the *Chara aculeolata* phytocenosis distribution and monitoring stations scheme in the eastern Tendorvsky Bay: a, phytocenosis area in 2021; b, phytocenosis area in 2010–2020; c, isobaths; d, monitoring network stations; e, transects

В 2010–2016 гг. средняя биомасса фитоценоза *C. aculeolata* составляла $(485,28 \pm 221,17)$ г·м⁻², а к 2021 г. достигла 1926 г·м⁻², при этом на долю доминанта приходилось более 90 % биомассы сообщества (1800 г·м⁻²). В целом значения биомассы макрофитов фитоценоза стали сопоставимыми с таковыми 1960-х гг., превысив значения, характерные для последнего десятилетия, более чем в четыре раза. К настоящему времени восстановление фитоценоза наблюдается в ранее известных границах произрастания (спустя 25 лет после его частичной деградации) [Погребняк, 1965].

Достоверно установить причины указанных изменений на данном этапе не представляется возможным. Восстановление сообществ харовых водорослей после частичной или полной деградации описано в литературе для заливов Балтийского моря [Torn, Martin, 2003] и для пресных водоёмов Европы [Pelechaty et al., 2019; Sand-Jensen et al., 2017; Simons et al., 1994].

Большинство исследователей считают, что восстановление Charophyta связано напрямую со снижением уровня воздействия негативных факторов среды — антропогенной нагрузки, эвтрофирования и других [Kovtun et al., 2011; Torn, Martin, 2003]. Для северо-западной части Чёрного моря восстановление сообществ харовых водорослей связывают также с их многолетними циклами [Черняков, 1995].

Снижение уровня эвтрофирования в Тендровском заливе произошло задолго до регистрации в этом районе первых элементов восстановительной сукцессии фитоценоза *C. aculeolata* [Заика и др., 2004; Королёсова, 2017]. По нашему мнению, реколонизация *C. aculeolata* может быть связана с воздействием абиотических и биотических факторов, в том числе цикличности развития сообществ харовых водорослей.

Заключение. На основании проведённых исследований выявлены элементы восстановительной сукцессии и реколонизации фитоценоза *Chara aculeolata* в восточной части Тендровского залива в период с 2010 по 2021 г. К 2021 г. биомасса сообщества и занимаемая им площадь оказались сопоставимы с таковыми 1960-х гг. и превысили значения, зарегистрированные в середине 1990-х гг.

Для установления причин реколонизации *C. aculeolata* необходимо провести исследования комплекса биотических и абиотических факторов, оказывающих влияние на состав и структуру сообществ харовых водорослей Тендровского залива.

Работа выполнена в рамках научной темы «Мониторинг состояния природных комплексов Черноморского биосферного заповедника (“Летопись природы”)».

Благодарность. Автор благодарит к. г. н. Д. А. Чернякова за помощь в экспедиционных работах и за консультации по теме исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Борисова Е. В., Ткаченко Ф. П. Материалы к флоре Charales юго-запада Украины // *Альгология*. 2008. Т. 18, № 3. С. 287–298. [Borisova E. V., Tkachenko F. P. A contribution to the flora of Charales in southwest Ukraine. *Algologia*, 2008, vol. 18, no. 3, pp. 287–298. (in Russ.)]
2. Виноградова К. Л. *Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР*. Ленинград : Наука, 1974. 166 с. [Vinogradova K. L. *Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morei SSSR*. Leningrad : Nauka, 1974, 166 p. (in Russ.)]
3. Голлербах М. М., Красавина Л. К. *Определитель пресноводных водорослей СССР* : в 14 вып. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1983. Вып. 14 : *Харовые водоросли*. 190 с. [Gollerbakh M. M., Krasavina L. K. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR* : in 14 vols. Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1983, vol. 14 : *Kharovye vodorosli*, 190 p. (in Russ.)]
4. Заика В. Е., Болтачев А. Р., Зуев Г. В., Ковалев А. В., Мильчакова Н. А., Сергеева Н. Г. Флористические и фаунистические изменения на крымском шельфе Чёрного моря после 1995–1998 гг. // *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 2. С. 37–44. [Zaika V. E., Boltachev A. R., Zuev G. V., Kovalev A. V., Milchakova N. A., Sergeeva N. G. Floristic and faunistic changes in the Crimean Black Sea shelf after 1995–1998. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, no. 2, pp. 37–44. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/745>
5. Зернов С. А. Отчёт по командировке в северо-западную часть Чёрного моря для изучения фауны и собирания коллекции Зоологического музея Императорской академии наук (Одесский залив, Днепровско-Бугский лиман, Каркинитский и Джарылгатский заливы) // *Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук*. 1908. Т. 13. С. 154–166. [Zernov S. A. Otchet po komandirovke v severo-zapadnuyu chast' Chernogo morya dlya izucheniya fauny i sobiraniya kolleksi Zooloogicheskogo muzeya Imperatorskoj akademii nauk (Odesskii zaliv, Dnepro-Bugskii liman, Karkinitskii i Dzharylgatskii zalivy). *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Imperatorskoj akademii nauk*, 1908, vol. 13, pp. 154–166. (in Russ.)]
6. Зинова А. Д. *Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1967. 400 с. [Zinova A. D. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslei yuzhnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1967, 400 p. (in Russ.)]
7. Калугина-Гутник А. А. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [Kalugina-Gutnik A. A. *Fitobentos Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1975,

- 248 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5645>
8. Королесова Д. Д. Сучасний стан макрофітобен-тосу Тендрівської та Ягорлицької заток Чорно-морського біосферного заповідника // *Чорноморський ботанічний журнал*. 2017. Т. 13, № 4. С. 457–467. [Korolesova D. D. Current state of the macrophytobenthos in Tendrivska and Yagorlycka Bays of Black Sea Biosphere Reserve. *Chornomorskyi botanichnyi zhurnal*, 2017, vol. 13, no. 4, pp. 457–467. (in Ukr.)]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/17.134/4>
 9. Мильчакова Н. А., Александров В. В. Донная растительность некоторых районов лимана Донузлав (Чёрное море) // *Экология моря*. 1999. Вып. 49. С. 68–71. [Milchakova N. A., Aleksandrov V. V. Bottom vegetation at some sites of coastal salt lake Donuzlav (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 1999, iss. 49, pp. 68–71. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4237>
 10. Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Чёрном море // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1959. Т. 11. С. 3–28. [Morozova-Vodyanitskaya N. V. Rastitel'nye assotsiatsii v Chernom more. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1959, vol. 11, pp. 3–28. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5389>
 11. Паламарь-Мордвинцева Г. М. *Charophyta* Крымского полуострова (Украина) // *Альгология*. 1998. Т. 8, № 1. С. 14–22. [Palamar-Mordvintseva G. M. *Charophyta* of the Crimean Peninsula (Ukraine). *Al'gologiya*, 1998, vol. 8, no. 1, pp. 14–22. (in Russ.)]
 12. Паули В. Л. Материалы к познанию биоценозов Егорлыцкого залива // *Труды Всеукраинской государственной Черноморско-Азовской научно-промысловой опытной станции*. 1927. Т. 2, вып. 2. С. 63–75. [Pauli V. L. Materialy k poznaniyu biotsenozov Egorlytskogo zaliva. *Trudy Vseukrainskoi gosudarstvennoi Chernomorsko-Azovskoi nauchno-promyslovoi opytnoi stantsii*, 1927, vol. 2, iss. 2, pp. 63–75. (in Russ.)]
 13. Погребняк И. И. *Донная растительность лиманов Северо-Западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Чёрного моря* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Одесса, 1965. 31 с. [Pogrebnyak I. I. *Donnaya rastitel'nost' limanov Severo-Zapadnogo Prichernomor'ya i sopredel'nykh im akvatorii Chornogo morya* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Odesa, 1965, 31 p. (in Russ.)]
 14. Садогурский С. Е. Флора и растительность акваторий филиала Крымского природного заповедника «Лебяжий острова» (Чёрное море): современное состояние и пути сохранения // *Заповідна справа в Україні*. 2009. Т. 15, № 2. С. 41–50. [Sadogursky S. E. Aquatic flora and vegetation in the filial “Swan Islands” of the Crimean Nature Reserve (Black Sea): Its modern state and the ways of preservation. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 2009, vol. 15, no. 2, pp. 41–50. (in Russ.)]
 15. Ткаченко Ф. П., Маслов И. И. Морской макрофитобентос Черноморского биосферного заповедника // *Экология моря*. 2002. Вып. 62. С. 34–40. [Tkachenko F. P., Maslov I. I. Marine macrophytobenthos of Chernomorsky Biosphere Reservation. *Ekologiya morya*, 2002, iss. 62, pp. 34–40. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4556>
 16. Черняков Д. А. *Природно-аквальные ландшафтные комплексы Тендрівської та Ягорлицької заток і моніторинг їх стану у Чорноморському біосферному заповіднику* : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Харьков, 1995. 16 с. [Cherniakov D. A. *Pryrodno-akvalni landshaftni kompleksi Tendrivskoi ta Yehorlytskoi zatok i monitorynh yikh stanu u Chornomorskomu biosfernomu zapovidnyku* : avtoref. dis. ... kand. heohr. nauk. Kharkiv, 1995, 16 p. (in Ukr.)]
 17. Beilby M. J., Bisson M. A., Schneider S. C. How characean algae take up needed and excrete unwanted ions – An overview explaining how insights from electrophysiology are useful to understand the ecology of aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 2022, vol. 181, art. no. 103542 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2022.103542>
 18. Kovtun A., Torn K., Martin G., Kullas T., Kotta J., Suursaar Ü. Influence of abiotic environmental conditions on spatial distribution of charophytes in the coastal waters of West Estonian Archipelago, Baltic Sea. *Journal of Coastal Research*, 2011, spec. iss. 64, pp. 412–416.
 19. Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. *Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos*. [s. l. : s. n.], 2014, 92 p. URL: https://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf [accessed 21.03.2023].

20. Pelechaty M., Brzozowski M., Kaczmarek L., Kowalewski G., Nowak B., Pukacz A. The charophyte decline and recovery in Lake Lednica in response to four decades of changes in water fertility and hydrometeorological conditions. In: *11th Symposium for European Freshwater Sciences*, June 30 – July 5, 2019, Zagreb, Croatia : Abstract book. [Zagreb] : [s. n.], 2019, pp. 386.
21. Romanov R., Korolesova D., Afanasyev D., Zhakova L. *Chara baltica* (Charophyceae, Charales) from the Black Sea Region and taxonomic implications of extrastipulodes. *Botanica*, 2020, vol. 26, iss. 2, pp. 126–137. <https://doi.org/10.2478/botlit-2020-0014>
22. Sand-Jensen K., Bruun H. H., Baastrup-Spohr L. Decade-long time delays in nutrient and plant species dynamics during eutrophication and reoligotrophication of Lake Fure 1900–2015. *Journal of Ecology*, 2017, vol. 105, no. 3, pp. 690–700. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12715>
23. Schmieder K., Werner S., Bauer H. Submersed macrophytes as a food source for wintering waterbirds at Lake Constance. *Aquatic Botany*, 2006, vol. 84, iss. 3, pp. 245–250. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.09.006>
24. Simons J., Ohm M., Daalder R., Boers P., Rip W. Restoration of Botshol (the Netherlands) by reduction of external nutrient load: Recovery of a characean community, dominated by *Chara connivens*. *Hydrobiologia*, 1994, vol. 275, iss. 1, pp. 243–253. <https://doi.org/10.1007/BF00026715>
25. Sooksawat N., Meetam M., Kruatrachue M., Pokethitiyook P., Inthorn D. Performance of packed bed column using *Chara aculeolata* biomass for removal of Pb and Cd ions from wastewater. *Journal of Environmental Science and Health, Part A*, 2017, vol. 52, iss. 6, pp. 539–546. <https://doi.org/10.1080/10934529.2017.1282774>
26. Torn K., Martin G. Changes in the distribution of charophyte species in enclosed seabays of western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology*, 2003, vol. 52, iss. 2, pp. 134–140. <https://doi.org/10.3176/biol.ecol.2003.2.05>

RESTORATION OF THE *CHARA ACULEOLATA* KÜTZING PHYTOCENOSIS IN THE TENDROVSKY BAY (BLACK SEA)

D. D. Koroliesova

Black Sea Biosphere Reserve, Golaya Pristan, Russian Federation

E-mail: chernyakova.darya@gmail.com

For the *Chara aculeolata* Kützing phytocenosis in the Tendrovsky Bay of the Black Sea, long-term dynamics of growth areas and biomass of macrophytes was analyzed. Its partial degradation was observed since 1993. In 1993–2010, the area of the phytocenosis decreased from 100 to 6.3 km². In 2010–2021, elements of regenerative succession were registered. A gradual slow expansion of growth areas and an increase in algae biomass were noted over the 10-year monitoring, and a sudden significant recovery was recorded in 2021. According to the data of 2021, the *C. aculeolata* phytocenosis was distributed over an area of 36 km², and the biomass of the dominant species reached 1,800 g·m⁻². Possible reasons for the observed changes are discussed.

Keywords: Charophyta, macrophytobenthos, regenerative succession, long-term dynamics, recolonization