

УДК 581.526.3(262.5 + 262.54)
DOI: 10.7868/S25000640200404

МАКРОФИТОБЕНТОС ЧЕРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ: ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ (ОБЗОР)

© 2020 г. О.В. Степаньян¹

Аннотация. Приведен ретроспективный анализ исследований макрофитобентоса Черного и Азовского морей. Выделены основные 4 этапа: I этап (1860–1920-е гг.) – флористический; II этап (1930–1950-е гг.) – гидробиологический; III этап (1960–1990-е гг.) – флористическо-экологический; IV этап (с начала 2000-х гг.) – синергетический. В последние годы преобладают локальные флористические работы с описанием экологии и биологии отдельных видов. Необходимо усиление исследований макрофитобентоса Черного и Азовского морей во всех странах причерноморского региона.

Ключевые слова: макрофитобентос, морские водоросли, Черное море, Азовское море.

MACROPHYTOBENTHOS OF THE BLACK AND AZOV SEAS: FLORISTIC AND ECOLOGICAL ASPECTS (OVERVIEW)

O.V. Stepanyan¹

Abstract. The review considers the historical retrospective of studies of macrophytobenthos of the Black Sea and the Sea of Azov. Main 4 research stages were identified: stage I (1860–1920) – floral; stage II (1930–1950) – hydrobiological; stage III (1960–1990) – floristic-ecological; stage IV (early 2000s) – synergistic. It is shown that in recent years local floristic works with the description of ecology and biology of separate species prevail. The lack of large-scale international programs for conducting hydrobiological (algological) surveys using sea vessels and professional divers with precise reference to coordinates and satellite data to a certain extent “throws” scientists to the level of capabilities of the first half of the twentieth century. Due to modern geopolitical realities, full-scale research of the Zernov phyllophore field in the North-Western sector of the Black Sea has become impossible, and separate sections of the shelf in the Azov and Black seas have become inaccessible to researchers. Work on the physiology and biochemistry of macroalgae has been sharply reduced. There are practically no modern molecular genetic studies of seaweed and, consequently, no modern assessment of species diversity. The creation of an accessible international database on the marine diversity of the Azov and Black seas has been suspended. To accurately assess long-term changes in the macrophytobenthos of the Black Sea, it is necessary to search for historical and archival materials (herbariums, field diaries of researchers) that contain information with primary data and geographical references. It is necessary to strengthen the studies of macrophytobenthos of the Black and Azov seas in all countries of the Black Sea region.

Keywords: macrophytobenthos, seaweeds, Black Sea, Sea of Azov.

Макрофитобентос играет важную роль в функционировании морских прибрежных экосистем, в том числе Азовского и Черного морей. Макроводоросли и морские травы, являясь фотосинтезирующими организмами, обеспечивают постоянный приток органического вещества для гетеротрофных организмов, образуют растительный полог – био-

топ для беспозвоночных и фитофильных рыб. Динамика подводной растительности во многом определяет изменения в донных сообществах, их распределении и запасах. Сообщества морских трав и водорослей рассматриваются как индикаторы долговременных климатических и антропогенных изменений в водоемах [1; 2]. Несмотря на много-

¹ Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук (Federal Research Centre the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russian Federation), Российская Федерация, 344006, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41, e-mail: step@ssc-ras.ru

численные работы по исследованию макрофитобентоса Азовского и Черного морей в последние десятилетия, материалы зачастую разрозненны и противоречивы, необходима систематизация данных, создание региональных баз данных и сводных чек-листов.

История исследований водорослей южных морей – Черного и Азовского – начинается с XVIII века усилиями естествоиспытателей И.Х. Буксбаума, С.Г. Гмелина и К.И. Габлица. В их работах содержатся первые сведения о флористических находках, приводится некоторая информация о морфологии, циклах развития, экологии и распространении отдельных видов. Указанным авторам в ходе опасных экспедиций в условиях непрекращающихся боевых действий на Кавказе удалось описать более 10 видов водорослей с турецкого и российского побережий Черного моря. В начале XIX века К. Гард и Ж. Лемуре указывали до 30 видов водорослей. Наиболее полные сведения о водорослях южных морей на тот период содержатся в сводке А.Ф. Постельса и Ф.И. Рупрехта, вышедшей в 1840 г., однако отмечается незначительное видовое разнообразие водорослей Черного моря.

Планомерные исследования макрофитобентоса южных морей (Азовского и Черного) насчитывают более 150 лет. В исторической ретроспективе можно выделить 4 основных этапа: I этап (1860–1920-е гг.) – флористический; II этап (1930–1950-е гг.) – гидробиологический; III этап (1960–1990-е гг.) – флористическо-экологический; IV этап (с начала 2000-х гг.) – синергетический. Для каждого этапа характерны свои методы и способы исследования, в связи с чем часто невозможно сравнить данные, полученные *de novo*, с имеющимися литературными сведениями.

На Черном море флористические исследования были начаты Л.А. Ришави, К.Н. Декенбахом, Л.В. Рейнгардом, С.М. Переяславцевой, Н.Н. Ворониным во второй половине XIX – начале XX века. В то время важная роль в организации альгологических исследований принадлежала Харьковскому императорскому университету и Севастопольской биологической станции [3]. Работы проводили отдельные специалисты, водоросли добывали из выбросов на берегу или драгированием с использованием весельных лодок. Этот этап работ можно назвать **флористическим**. Первые комплексные исследования фитобентоса Азовского и Черного морей были проведены в СССР в сложных условиях послевоенной разрухи в 1920–1930-х гг. Л.И. Волко-

вым, Н.В. Морозовой-Водяницкой, Е.С. Зиновой в знаменитых промысловых экспедициях Н.М. Книповича, а также на Новороссийской и Севастопольской биостанциях [3]. В это время активно использовались гидробиологические методы исследования, проводились масштабные драгирования с крупных судов. Этот этап возможно обозначить как **гидробиологический**. Масштабные исследования фитобентоса Черного моря с использованием специализированных научных судов, легкового долазного снаряжения и погружаемых аппаратов были осуществлены в 1960–1970-х гг. А.А. Калугиной-Гутник, К.М. Петровым, К.Л. Виноградовой, И.И. Погребняком, В.В. Громовым, Е.И. Блиновой, Т.Ф. Щаповой и др., а результаты обобщены в работах, ставших классикой отечественной и зарубежной альгологии. В этот же период вышел первый и до сих пор единственный определитель макроводорослей южных морей, составленный А.Д. Зиновой [4], и монография А.А. Калугиной-Гутник [5]. Этот этап выделяется нами как **эколого-флористический**. После некоторого спада в 1990-х гг. интенсивность альгологических исследований в 2000-х гг. возросла, но работ по современной оценке видового разнообразия макроводорослей южных морей недостаточно, они охватывают различные регионы в отдельные временные периоды. В это время начали формироваться базы данных по видовому разнообразию, экологии и биологии макрофитов, внедрялись и совершенствовались методы математической обработки данных. Это этап в исследовании фитобентоса южных морей России мы обозначили как **синергетический**.

Необходимо отметить, что практически во всех опубликованных работах до начала 2000-х гг. отсутствуют точные географические координаты мест, где проводились исследования, это обстоятельство делает невозможным репрезентативное сравнение имеющихся литературных данных с полученными *de novo*.

Остановимся более подробно на характеристике каждого этапа исследований.

В середине XIX века начинается активизация научных работ на Черном море. Проводятся многочисленные экспедиции, правда, носящие характер отдельных экспедиционных выездов, с наймом плавательных средств. Эти исследования локальны и ограничены по времени. В 1860 г. 11 видов водорослей для Черного моря указывает П.А. Чихачев (цит. по [6]). Более 80 видов для Черного моря приводит Г. Шперк в 1869 г. Составитель флоры Но-

вороссийского края и Бессарабии Н.К. Срединский указывает в 1873 г. для Черного моря 34 вида водорослей (цит. по [6]). В 1874–1890 гг. на Крымском побережье изучают водоросли профессора Харьковского Императорского университета Л.А. Рихшави и Л.В. Рейнгард, которые отмечают сходство флоры водорослей Черного и Средиземного морей, приводя сравнительный список водорослей двух морей. К.Н. Декенбах указывает 80 видов водорослей, собранных в Балаклавской бухте, и также подчеркивает средиземноморский характер флоры водорослей Черного моря. В начале XX века появляются первые сводки по водорослям побережья Болгарии и Румынии. Полная библиография работ болгарских альгологов по Черному морю в XX веке приведена в статье [7].

Пионерские эколого-флористические работы на черноморском побережье России проводит С.М. Переяславцева – первая женщина-директор Севастопольской биостанции [3]. В обзоре, опубликованном уже после ее смерти благодаря усилиям русского альголога Н.Н. Воронихина, приводится около 100 видов макроводорослей с описанием их экологии и биологии.

Организация Севастопольской биостанции как структурного подразделения Академии наук и руководство ею С.А. Зерновым вывело гидробиологические и альгологические работы на новый уровень. С этого времени начинается систематическое исследование флоры Черного моря. С.А. Зернов впервые описывает биоценозы Черного моря, один из которых – биоценоз филлофорного поля в северо-западной части – обнаружен в 1908 г. и носит имя его первооткрывателя. В указанной работе принимают участие два альголога – студент Харьковского Императорского университета Л.И. Волков и молодой преподаватель Санкт-Петербургского Императорского университета Н.Н. Воронихин, который в последующем опубликует несколько систематических сводок по водорослям Черного моря.

Роль исследователей из Санкт-Петербургского университета (К.Н. Декенбах, Н.Н. Воронихин, А.А. Еленкин, М.М. Голлербах) в изучении флоры Черного моря значительна [8]. Фактически в конце XIX и первой четверти XX века исследования проводились учеными из двух крупнейших университетов – Харьковского и Санкт-Петербургского.

В 1920-х гг. развиваются альгологические исследования на Новороссийской биологической станции, созданной В.М. Арнольди. Н.В. Морозова-Водяницкая [9; 10] дает описание флоры водорослей

Новороссийской бухты. Обзор промысловых видов этой же бухты и их практическое использование приведены Е.С. Зиновой [11].

В 1950–1960 гг. фитобентос советского побережья Черного моря, используя водолазные и аэросъемки, исследует К.М. Петров [12–14], что позволило не только выявить видовой состав водорослей, но и оценить распределение водорослей в прибрежной зоне до глубин 10–15 м. Флору одесского берега и лиманов северо-запада описал И.И. Погребняк [15]. В 1950–1970-х гг. изучено видовое разнообразие болгарского побережья [16]. Побережье Румынии в 1930–1950-х гг. исследовала М. Челан (цит. по [5]).

Значительным событием стал выход монографии А.Д. Зиновой «Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР» [4], где для Черного моря указано 277 видов водорослей, в том числе 77 зеленых, 71 бурых, 129 красных.

Монография А.А. Калугиной-Гутник [5] подвела определенную черту во флористических работах: для Черного моря приведено 292 вида водорослей-макрофитов, дана общая характеристика видового состава и фитоценозов Черного моря, показаны примеры практического использования бурых и зеленых водорослей в хозяйственной деятельности.

В 1970-х гг. В.В. Громовым [17] проведены многочисленные исследования Новороссийской, Геленджикской, Анапской бухт, шельфовой зоны северокавказского участка Черного моря. При этом В.В. Громов [17] разрабатывает новые методические подходы к исследованию водной растительности и еще раз доказывает эффективность применения легководолазного снаряжения в альгологических исследованиях. В 1980-х гг. В.В. Громов проводит масштабные исследования фитобентоса Азовского моря и Северного Каспия, выявляя видовой состав водорослей, исследуя особенности биологии и экологии отдельных видов.

В последние десятилетия проводится инвентаризация флоры конкретных участков шельфа. Исследовано видовое разнообразие азовского и черноморского прибрежий Крыма и Тамани [18–29]. Ф.П. Ткаченко [30] описывает видовой состав макрофитов Одесского залива, отмечая изменения в характере доминирующих фитоценозов. На Крымском полуострове проводится инвентаризация макрофитобентоса в сети прибрежных особо охраняемых природных территорий [22; 23; 25; 27]. В целом для побережья Крыма и Украины в настоящее время указано 239 видов макроводорослей [29; 31–34].

В 1990-е гг. произошел значительный прорыв в исследовании видового разнообразия морских водорослей Турции. По современным данным, в турецкой части Черного моря в настоящее время насчитывается более 300 видов макроводорослей, более половины из них принадлежат к отделу Rhodophyta [35–38].

С берегов Болгарии в настоящее время указано 165 видов макроводорослей, большинство из которых красные водоросли [16; 39].

Около 150 видов указано для побережья Румынии, но во флоре макроводорослей начинают доминировать зеленые водоросли, что связано с возрастанием опресняющего действия днепровских и дунайских вод [40].

Значимым событием в исследованиях флоры Черного моря была публикация обширной сводки под редакцией С.П. Вассера и П.М. Царенко, в которой приведены данные о разнообразии всех групп водорослей флоры Украины, насчитывающей 886 родов, объединяющих 4817 видов (6004 внутривидовых таксона) [41]. Авторами проведен критико-систематический анализ известных таксонов водорослей пресноводной и морской флоры, обобщены данные о разнообразии водорослей за 140-летний период их изучения (до конца 1990-х гг.), представлены 30 новых таксономических комбинаций. В обзоре приведен наиболее полный для того времени список литературы по альгофлоре Украины [41]. Важно отметить, что указанный чек-лист вышел в 2000 г., когда развитие Интернета было ограниченным, в свободном доступе отсутствовали крупные мировые или региональные альгологические базы данных. Этот выпуск журнала «Альгология» стал настольной книгой для всех альгологов причерноморских стран на последующее десятилетие.

В сводках последних лет для российского побережья Черного моря разные авторы указывают от 125 до 228 видов макрофитов [28; 34; 42; 43]. Наиболее изучен северо-восточный берег российского побережья, включая Новороссийскую и Геленджикскую бухты. Активные исследования северокавказского побережья проводились как в 1990-х гг., так и в последующие годы [42–50]. Н.А. Митясева с соавторами [50] для северо-восточного побережья Черного моря указывают 80 видов макроводорослей, из них 21 вид зеленых, 20 видов бурых и 39 видов красных водорослей. Для Новороссийской бухты приводится от 117 до 125 видов макроводорослей [43; 45; 46], при этом отмечается, что разнообразие

некоторых групп водорослей увеличилось по сравнению с 1980-ми гг.

Флора макроводорослей северной части российского побережья – прибрежной зоны Таманского полуострова, Анапской банки, Керченского пролива, прилегающих лиманов – была подробно изучена в 1960-х гг. [12–14]. Современные исследования также частично или полностью охватывают этот район побережья [28; 43; 50–55]. Обзор исследования флоры водорослей прибрежной мелководной зоны, а также сообществ обрастаний и лиманов выполнен В.Н. Никитиной и О.А. Лисовской [51] и охватывает период 2002–2008 гг. – время активного хозяйственного освоения Таманского полуострова, но до начала масштабных преобразований в Большом Сочи. Авторами проведен эколого-флористический анализ макрофитобентоса верхней сублиторали Черного моря, дана характеристика таксономического состава флоры. В результате выявлено 150 видов макроводорослей, из которых 41 вид приводится впервые для рассматриваемого района. Детально исследованы сообщества растительных обрастаний гидротехнических сооружений, на малоизученном участке от порта Туапсе до р. Мзымта обнаружен 101 вид макрофитов, из них более трети для прикрепления использовали в качестве субстрата пирсы, молы, сваи и другие техногенные объекты в прибрежной зоне. Проведено ландшафтно-биономическое районирование исследованной акватории. Выделен новый флористический район – подводный склон северо-западной части побережья Колхиды [51].

В верхней сублиторали Черного моря в настоящее время происходит увеличение разнообразия зеленых водорослей, преимущественно мезосапробной группы. Особенно явно и быстро интенсивное развитие зеленых водорослей отмечается в районах Керченского пролива и Большого Сочи. Мезосапробные сообщества макроводорослей вытесняют олигосапробные и становятся доминирующими практически на всем протяжении российского побережья, в том числе на открытых участках [51; 53; 56].

Анализ фитогеографического состава флоры южных морей России [4; 5; 29; 53; 54; 57] показывает, что преобладают широкобореальные, нижнебореальные и бореально-тропические элементы. Еще в начале XX века С.М. Переяславцева, отмечая сходство флоры Черного моря с флорой Средиземного моря, разделила описываемые виды на космополиты, водоросли холодной и умеренной климати-

ческих зон. Доминантами не подверженных опреснению районов с твердыми субстратами являются виды рода *Cystoseira* – нижнебореальные виды, распространенные в Средиземном море. Альгофлора Черного моря имеет атлантическое происхождение и проникала в Черное море через Средиземное. В целом флора Черного моря – это обедненная флора Средиземного моря [4; 5; 57].

Фактор, определяющий возможность обитания макрофитобентоса, – доступные для колонизации твердые субстраты. Большинство макроводорослей закрепляется на твердых субстратах, некоторые виды способны активно занимать рыхлые грунты, но прикрепление все равно происходит к твердым субстратам (частицы песка, раковины, другие водоросли). Структура и пространственное распределение сообществ макрофитобентоса в зависимости от рельефа дна северокавказского побережья Черного моря изучены в работе У.В. Симаковой [58], которая показала, что основным фактором, влияющим на структуру сообществ макрофитобентоса верхней фитали (до глубин 7 м) в условиях грядового бенча, является рельеф дна, а не глубина. Именно это обуславливает неоднородности подводного полога и определяет распределение водорослей. У.В. Симакова [58] отмечает, что в макрофитобентосе северокавказского побережья Черного моря за последние 40 лет произошли существенные изменения: нижние границы существования глубоководных видов поднялись с 40–80 до 10–20 м, при этом биомасса филлофоры в зоне глубоководного пояса уменьшилась в 20 раз. Область существования переходного сообщества между цистозировым и филлофоровым поясами существенно сместилась с 12–18 м в 1960–1970-е гг. до 7–12 м в 2000-е. У.В. Симаковой [58] выдвигается предположение о том, что произошла трансформация экотона в экотон с более высоким видовым богатством, но в более узкой зоне фитали.

Ранее было показано, что более 90 % (по биомассе и видовому разнообразию) бентосных многоклеточных водорослей сосредоточено на глубине от 0 до 30 м [4]. При этом доминантой подводных сообществ являются цистозировые водоросли. К.М. Хайловым с коллегами [59; 60] выявлена приуроченность талломов разных возрастов к определенным глубинам: с увеличением глубины растет доля возрастных талломов. На открытых участках побережья на глубине 1 м средний возраст талломов составляет 2–4 года, редко достигая 6 лет. На глубине 3–5 м средний возраст цистозир увеличивается

до 4–7 лет. В защищенных от волнения бухтах и заливах возраст цистозировых водорослей может превышать 10 лет. В акваториях со значительной биогенной нагрузкой и интенсивной гидродинамикой отмечается уменьшение среднего возраста цистозировых водорослей на всем диапазоне глубин [59; 61], при этом наиболее интенсивное развитие водорослей обнаружено в прибойных местах с пологими скалистыми берегами, а также в местах с постоянным течением.

В Черном море нет выраженных приливов и отливов, поэтому выделяется особый черноморский тип литорали, делящийся на псевдолитораль и sublитораль. В настоящее время в Черном море отмечают 3 зоны литорали, супралитораль, псевдолитораль и sublитораль, разделенные на горизонты фотофильной и сциафильной растительности [4].

Сезонная динамика жизни водорослей является результатом взаимодействия нескольких факторов – эндогенных, обусловленных генетическими свойствами вида, жизненным циклом, возрастом растений, и экзогенных, определяемых географическим положением и условиями произрастания. С.М. Переяславцева впервые подразделила водоросли Черного моря на многолетние и однолетние виды, ею дана характеристика 68 видов с указанием местонахождения и степени обилия. Позже А.А. Калугина-Гутник [5] на основе собственных многолетних фенологических наблюдений за развитием водорослей Черного моря определила продолжительность вегетации для большинства черноморских видов, разделив их на однолетние, сезонные и многолетние виды.

В 1930-х гг. Н.В. Морозова-Водяницкая [62] впервые описала 10 основных растительных ассоциаций Черного моря, отметив, что донная растительность распространена до глубины 100 м. А.А. Калугиной-Гутник [5] выделено 40 основных ассоциаций подводной растительности, из них многолетних – 26, однолетних – 8, сезонных зимних – 4 и сезонных летних – 2. В.В. Громов [17] с использованием геоботанических методов предложил оригинальную классификацию растительности южных морей России, выделив 2 типа растительности – морских водорослей и трав, – в состав которых включил 160 ассоциаций. В последние годы развивается альтернативный метод выделения донных сообществ на основе подходов Браун-Бланке и синтаксономии [44].

А.А. Калугиной-Гутник [5] для советской части Черного моря выделено 11 гидрботанических

районов. Каждый район характеризуется определенным сочетанием гидрологического и гидрохимического режимов вод, геоморфологическими особенностями береговой зоны и верхнего шельфа, и, конечно, своеобразием подводной флоры. Как показано позже [53], правомерность такого деления на гидробиотические районы сохраняется в настоящее время.

Комплексный фактор, оказывающий существенное влияние на состав и структуру подводных фитоценозов южных морей России, – антропогенное воздействие. До середины 1930-х гг. антропогенное воздействие на фитоценозы было относительно низким, хотя и тогда отмечались некоторые негативные явления, влияющие на рост и развитие водорослей [9; 10]. В 1950-е гг. большая часть прибрежных вод Черного моря относилась к мезотрофным. В 1970–1980-е гг. в результате химизации сельского хозяйства, развития портово-промышленных комплексов, интенсификации наливных и балкерных перевозок усилилась эвтрофикация, особенно в мелководной прибрежной части. Стали наблюдаться такие негативные явления, как красные приливы, гипоксия в придонном слое, снижение прозрачности вод. В 1988–1991 гг., в период массового развития вселенца гребневика-мнемиопсиса, экологическая обстановка обострилась по всей акватории Черного и Азовского морей.

Одним из последствий антропогенного воздействия является увеличение мутности воды. Эвфотическая зона в Черном море, в которой обитают макроводоросли, в последние десятилетия заметно уменьшается [17; 49; 63]. Отмечено, что на участке северо-восточного побережья от Геленджика до Туапсе растительность исчезает на глубине 9,5 м, а ширина зоны обитания водорослей в настоящее время составляет не более 500 м [58]. При сравнении результатов разных десятилетий выявлено, что биомасса видов рода *Cystoseira* на оптимальных для их роста глубинах практически не изменилась, однако ширина зарослей существенно уменьшилась в результате поднятия нижней границы фитоценоза с 20 до 10 м. В середине 1990-х гг. наблюдалось восстановление ранее трансформированных подводных сообществ с участием *Cystoseira*, что связывалось с улучшением экологической обстановки в регионе и высокой способностью *Cystoseira* к регенерации [63; 64].

По химическому составу море достаточно стабильная среда, но концентрация биогенных элементов возрастает вблизи крупных источников

загрязнений, здесь развиваются специфические водорослевые сообщества с доминированием *Ulva*, *Cladophora*, *Ceramium* [4]. Предполагалось, что отмеченное увеличение ареала пластообразующей красной водоросли *Coccotylus truncatus* (Pallas) M.J. Wynne & J.N. Heine после 1951 г. связано с увеличением концентрации нитратов в северо-западной части Черного моря [65].

Среди основных признаков деградации биоценозов выделяются следующие: уменьшение видового разнообразия, проективного покрытия, биомассы, сокращение возрастного ряда, замещение многолетних видов на однолетние [4; 17; 51; 53; 64]. Адаптация фитоценозов с участием *Cystoseira* к эвтрофикации выражается в омоложении популяции, интенсификации метаболизма, уменьшении количества особей на единицу поверхности субстрата. При этом происходит освоение жизненного пространства видами с большей функциональной активностью. При увеличении антропогенной нагрузки идет замещение аборигенной растительности ассоциациями эфемероидных малопродуктивных видов, представителей родов *Acrosiphonia*, *Ulva*, *Ectocarpus*, *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, а также упрощение пространственной и иерархической структуры сообщества [59–61].

Виды рода *Cystoseira* относятся к многолетним медленно растущим олигосапробам, образующим в Черном море коренные фитоценозы. Большинство сопутствующих водорослей (*Polysiphonia*, *Ceramium*, *Laurencia*, *Callithamnion*, *Cladophora*, *Ulva*, *Sphacelaria* и др.) являются короткоживущими, поселяющимися под пологом видов *Cystoseira* или на их слоевищах. Одним из существенных показателей увеличения концентрации в прибрежных водах биогенных и органических веществ является изменение численности сопутствующих *Cystoseira* водорослей [4; 19]. Еще в 1920-е гг. на примере водорослей Новороссийской бухты было показано, что при приближении к источнику бытового загрязнения биомасса водорослей рода *Cystoseira* снижается, а биомасса эпифитных водорослей увеличивается [10], сходные изменения в сообществах водорослей рода *Cystoseira* описаны в 1970-е гг. [4] и в последние годы для открытых участков побережья [66] и для Новороссийской бухты [46; 55].

В начале XX века С.А. Зернов сделал научное открытие – обнаружил гигантское скопление красной водоросли филлофора с запасом 10 млн т. [67]. А.А. Калугиной-Гутник [5] в 1960-х гг. открыты

три «малых поля» в Каркинитском заливе и одно в Каламитском заливе. Однако добыча филлофоры, преимущественно на филлофорном поле Зернова, проводилась без учета особенностей воспроизводства промысловых видов в условиях возросшего антропогенного воздействия, в результате чего запасы водорослей практически исчерпались [68–71]. Слабые процессы восстановления филлофорного поля Зернова отмечены в середине 2000-х гг. [70; 71], но восстановление былых промысловых запасов филлофоры к середине 2010-х гг. не произошло и в ближайшие десятилетия вряд ли возможно.

В последнее время в российской части Черного моря увеличиваются находки новых видов водорослей – представителей тепловодной флоры [31–33; 51; 64; 72; 73]. Водоросли рода *Sargassum*, выступающие конкурентом доминантам верхней сублиторали *Cystoseira barbata* и *C. crinita*, начинают появляться в российском секторе [43]. Вероятно, балластные воды судов являются источником различных инвазий, в том числе и водорослей холодноводного комплекса, в северо-западной части Черного моря. Пример – успешное вселение и акклиматизация в районе одесского побережья арктическо-бореальной бурой водоросли *Desmarestia viridis* (O.F. Müll.) J.V. Lamour., обнаруженной в 1990-х гг., которая с весны 2015 г. образует сообщество с новым северным вселенцем, представителем порядка Laminariales, – *Halosiphon tomentosus* (Lyngbye) Jaasund [72]. За 20 лет ареал *D. viridis* в Черном море незначительно увеличился за счет румынского сектора моря, но по-прежнему локализован на наиболее холодном участке Черного моря.

Восстановление нарушенных прибрежных фитоценозов зависит от характера биотопа. Антропогенному загрязнению сопутствует изменение субстрата – заиление и (или) полное погребение твердых субстратов. Показано, что быстрое восстановление зарослей водорослей идет на участках с высокой степенью прибойности, незначительными колебаниями солёности воды и каменистым субстратом [21; 63]. Формирование сообществ цистозир на искусственных субстратах у открытого побережья наиболее интенсивно происходит на глубине 2 м в течение трех лет, при этом практически всегда массово присутствует *Cystoseira barbata*, доля которой может достигать до 80 % от общей биомассы макрофитов [47; 63; 74].

Исследования реакции макрофитобентоса на загрязнение воды позволили использовать макроводоросли как индикатор качества морских вод. Н.В. Мо-

розова-Водяницкая [10] провела пионерские санитарно-альгологические исследования на Черном море, предложив список водорослей – руководящих форм для биологического анализа морской воды. Показатели сильно загрязненных, полисапробных морских вод – *Ceramium virgatum*, *Callithamnion corymbosum*, *Ulva intestinalis*, *Cladophora rupestris*, *C. laetevirens*, *Bryopsis plumosa*, *Ulva rigida*, *Bangia fuscopurpurea*, *Porphyra leucosticta*, *Urospora penicilliformis*. В 1970–2000-х гг. проводились наблюдения за динамикой донной растительности в районе Севастопольской бухты и Южного берега Крыма, были предложены системы оценки сапробности по макроводорослям Черного моря [5]. Показано эффективное использование макроводорослей в биомониторинге загрязнения тяжелыми металлами вод Черного моря [74; 75]. Г.Г. Миничевой [76] использованы показатели поверхности бентосных водорослей для экспресс-диагностики трофо-сапробионтного состояния прибрежных экосистем. Отметим, что водоросли могут быть эффективными средством мониторинга нефтяного загрязнения в морских экосистемах [77]. Концепция Н.В. Морозовой-Водяницкой [10], объясняющая изменения фитобентоса южных морей России с ростом загрязнения морской среды, была активно использована в 1960–1980-х гг. В тот период деструкцию фитобентоса Черного моря связывали исключительно с антропогенной деятельностью – действием токсических веществ (тяжелых металлов, пестицидов, нефти), увеличением биогенной нагрузки и др. Такой взгляд на динамику изменений структуры фитосообществ среди исследователей преобладает и в настоящее время.

В последние годы увеличилось число работ природоохранной направленности. Так, на Украине на государственном и региональном уровне созданы Красные книги, включающие десятки видов макроводорослей и морских трав [78]. Специалисты Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия) обосновали концепцию сохранения сообществ морских макроводорослей путем создания охраняемых прибрежных участков [79]. Этот подход был реализован в 2010-х гг. в Крыму, где выделено более 15 охраняемых прибрежных акваторий с особым режимом [79].

В последние годы в исследованиях альгологов преобладают локальные флористические работы с описанием экологии и биологии отдельных видов. Отсутствие масштабных международных программ по проведению гидробиологических

(альгологических) съемок с использованием морских судов и привлечением профессиональных водолазов, с точными привязками к координатам и спутниковым данным в определенной мере отбрасывает ученых на уровень возможностей первой половины XX века. В силу современных геополитических реалий оказались невозможными полномасштабные исследования филлофорного поля Зернова в северо-западном секторе Черного моря, стали труднодоступны для исследователей отдельные участки шельфа в Азовском и Черном море. Резко сократились работы по физиологии и биохимии макроводорослей. Практически отсутствуют молекулярно-генетические исследования морских водорослей и, соответственно, современная оценка видового разнообразия. Приостановилось со-

здание доступной международной базы данных по морскому разнообразию Азовского и Черного морей. Для точной оценки многолетних изменений в макрофитобентосе Черного моря необходим поиск исторических и архивных материалов (гербарии, полевые дневники исследователей), которые содержат информацию с первичными данными и географическими привязками. Указанные проблемы свидетельствуют о необходимости интенсификации исследований морского макрофитобентоса всеми странами причерноморского региона.

Исследования выполнены в рамках реализации госзадания ЮНЦ РАН № ААА-А-А18-118122790121-5 и проекта РФФИ 18-29-05078.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Minicheva G.G., Bolshakov V.N., Kalashnik E.S., Zotov A.B., Marinets A.V. 2018. Assessment of the reactions of algal communities to influence of climatic factors in the North-Western Black Sea ecosystem. *International Journal on Algae*. 20(2): 121–134. doi: 10.1615/InterJAlgae.v20.i2.20
2. Merzouka A., Johnson L.E. 2011. Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate. *J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 400(1–2): 90–98. doi: 10.1016/j.jembe.2011.02.020
3. *Очерки истории Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей (1871–2011)*. 2011. Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика: 366 с.
4. Зинова А.Д. 1967. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. М. – Л., Наука: 398 с.
5. Калугина-Гутник А.А. 1975. *Фитобентос Черного моря*. Киев, Наукова думка: 248 с.
6. Щербак А.А., Базилевская Н.А., Калмыков К.Ф. 1983. *История ботаники в России (дарвиновский период, 1861–1917 гг.)*. Новосибирск, Наука: 365 с.
7. Temniskova D., Stoyneva M.P., Kirjakov I.K. 2008. Red List of the Bulgarian algae. I. Macroalgae. *Phytologia Balcanica*. 14(2): 193–206.
8. Балашова Н.Б., Стрельникова Н.И. 2013. Альгология на кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета. *Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология*. 3: 109–133.
9. Морозова-Водяницкая Н.В. 1927. Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты. В кн.: *Труды Кубано-Черноморского НИИ*. Вып. 52. Краснодар: 5–35.
10. Морозова-Водяницкая Н.В. 1930. Материалы к санитарно-биологическому анализу морских вод. В кн.: *Труды Новороссийской биологической станции*. Вып. 4. Новороссийск: 163–180.
11. Зинова Е.С. 1935. Водоросли Черного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование. В кн.: *Труды Севастопольской биологической станции*. Вып. 4. М., изд-во АН СССР: 136 с.
12. Петров К.М. 1960. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. I. *Вестник Ленинградского университета. Серия геологии и географии*. 18(3): 124–143.
13. Петров К.М. 1961. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. II. *Вестник Ленинградского университета. Серия геологии и географии*. 12(2): 116–134.
14. Петров К.М. 1961. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. III. Характеристика фитоценозов, обитающих в нижней сублиторали на каменистом грунте. Характеристика фитоценозов, обитающих на песчано-илистом и ракушечном грунтах. *Вестник Ленинградского университета. Серия геологии и географии*. 24(2): 90–98.
15. Погребняк И.И. 1965. *Донная растительность лиманов Северо-Западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Одесса: 34 с.
16. Димитрова-Конаклиева С. 2000. *Флора на морските водорасли в България (Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta)*. София, Pensoft: 304 с.
17. Громов В.В. 2012. *Макрофитобентос южных морей России. Водоросли северо-кавказского побережья Черного моря, прибрежно-водная растительность Азовского моря и Северного Каспия*. Рига, Palmarium Academic Publishing: 337 с.
18. Евстигнеева И.К. 1990. Некоторые аспекты структуры эпифитных компонентов цистозировых сообществ в Черном море. *Экология моря*. 34: 33–37.
19. Евстигнеева И.К. 1993. Видовой состав и количественная характеристика эпифитов *Cystoseira crinita* Vogu. *Альгология*. 3(4): 52–57.
20. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. 2008. Макрофитобентос мелководья Западного Крыма. *Труды ЮгНИРО*. 46: 79–86.
21. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. 2010. Макрофитобентос прибрежного экотона юго-запада Крыма (Черное море). *Морской экологический журнал*. 9(4): 48–61.

22. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. 2016. Макроводоросли ландшафтно-геоморфологического района «Южный берег Крымского полуострова» (Черное море). В кн.: *Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной памяти профессора А.И. Золотухина (Балашов, 2–3 июня 2016 г.)*. Саратов, Саратовский источник: 72–80.
23. Маслов И.И. 2001. Фитобентос прибрежного аквального комплекса у мыса Ай-Тодор, Черное море (Украина). *Альгология*. 11(2): 194–201.
24. Маслов И.И., Белич Т.В., Садогурский С.Е. 1996. Виды водорослей-макрофитов, новые для Южного берега Крыма. В кн.: *Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод: Материалы научной конференции (Борок, 3–5 декабря 1996 г.)*. Ярославль: 64–65.
25. Садогурский С.Е. 2006. Макрофитобентос водоемов острова Тузла и прилегающих морских акваторий (Керченский пролив, Украина). *Альгология*. 16(3): 337–354.
26. Садогурский С.Е. 2007. К изучению макрофитобентоса у черноморского побережья Керченского полуострова (Крым). *Альгология*. 17(3): 345–360.
27. Садогурский С.Е., Белич Т.В. 2003. Современное состояние макрофитобентоса Опускского природного заповедника (Черное море). *Альгология*. 13(2): 185–202.
28. Лисовская О.А., Степаньян О.В. 2009. Разнообразие макроводорослей прибрежья Таманского п-ова в летний период. *Альгология*. 19(4): 341–348.
29. *Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos*. 2014. URL: http://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf (дата обращения: 20.11.2019).
30. Ткаченко Ф.П. 2001. Макрофитобентос Одесского залива Черного моря и его динамика. *Альгология*. 11(1): 115–122.
31. Мильчакова Н.А. 2002. Бурые водоросли Черного моря: систематический состав и распространение. *Альгология*. 12(3): 324–337.
32. Мильчакова Н.А. 2003. Систематический состав и распространение зеленых водорослей-макрофитов (*Chlorophyceae* Wille s. l.) Черного моря. *Альгология*. 13(1): 70–82.
33. Мильчакова Н.А., Айзель В., Эрдуган Х. 2006. Систематический состав и распространение красных водорослей (*Rhodophyceae*, excl. *Ceramiales*) Черного моря. *Альгология*. 16(2): 227–245.
34. Мильчакова Н.А., Миронова Н.В., Рябогина В.Г. 2011. Морские растительные ресурсы. В кн.: *Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей*. Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика: 117–139.
35. Aysel V., Erduğan H., Dural-Tarakçı B., Okudan E.Ş., Şenkardeşler A., Aysel F. 2004. Marine flora of Sinop (Black Sea, Turkey). *J. of Fisheries & Aquatic Sciences*. 21(1–2): 59–68.
36. Aysel V., Dural B., Şenkardeşler A., Erduğan H., Aysel F. 2008. Marine algae and seagrasses of Samsun (Black Sea, Turkey). *J. Black Sea/Mediterr. Environment*. 14(1): 53–67.
37. Aysel V., Erduğan H. 1995. Checklist of Black Sea seaweeds. *Tr. J. of Bot.* 19: 545–554.
38. Güven K.C., Zeybek N., Cirik Ş. 1991. Studies on marine algae of Turkey in 1899–1990. *I.Ü. Deniz Bilimleri ve Coğrafya Enstitüsü Bülteni Sayı*. 7: 51–81.
39. *National Report for Biological Diversity Conservation in Bulgaria*. 1998. URL: <http://enrin.grida.no/biodiv/ru/nrcbd/bulgaria.pdf> (дата обращения: 01.01.2019).
40. Bavaru A., Bologa S.A., Skolka H.V. 1991. A checklist of the benthic marine algae (except the Diatoms) along the Romanian shore of the Black Sea. *Rev. Roum. Biol.-Biol. Végét.* 36: 7–22.
41. Борисова Е.В., Бухтиярова Л.Н., Вассер С.П., Виноградова О.Н., Горбулин О.С., Дариенко Т.М., Догадина Т.В., Коваленко О.В., Крахмальный А.Ф., Леванец А.А., Лилицкая Г.Г., Масюк Н.П., Паламарь-Мордвинцева Г.М., Панина З.А., Петлеванный О.А., Ступина В.В., Царенко П.М. 2000. Разнообразие водорослей Украины. *Альгология*. 10(4): 3–310.
42. Тенюбова В.Ф., Ефимова О.В. 2003. Макрофитобентос урзово́й зоны Новороссийской бухты (Черное море) в условиях антропогенного воздействия. *Экология моря*. 64: 67–71.
43. Тенюбова В.Ф., Мильчакова Н.А. 2011. Флористическое разнообразие макрофитов российского шельфа Черного моря (от м. Панагия до м. Видный). В кн.: *Состояние экосистем шельфовой зоны Черного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия: Сборник статей, посвященный 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. профессора В.М. Арнольди*. Краснодар, КубГУ: 152–165.
44. Афанасьев Д.Ф., Абдуллин Ш.Р. 2014. Опыт анализа организации донной растительности российского шельфа Черного моря с использованием непрямо́й ординации. *Экология*. 1: 74–76. doi: 10.7868/S0367059714010028
45. Березенко Н.С. 2015. Эколого-таксономический состав макрофитобентоса района выпуска нефтесодержащих сточных вод ПНБ «Шесхарис» (Цемесская бухта, Черное море). *Фундаментальные исследования*. 6(2): 219–224.
46. Березенко Н.С., Литвинская С.А. 2014. Анализ изменений фитоценотической структуры макрофитобентоса в районе выпуска нефтесодержащих сточных вод. *Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе*. 3: 45–49.
47. Блинова Е.И. 2007. *Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России*. М., ВНИРО: 114 с.
48. Вилкова О.Ю. 2005. Распределение и состояние запасов цистозеры в российской части Черного моря. *Рыбное хозяйство*. 5: 70–71.
49. Максимова О.В., Лучина Н.П. 2002. Современное состояние макрофитобентоса у побережья Северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию Черноморского бассейна. В кн.: *Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря*. М., Наука: 297–308.
50. Митяева Н.А., Максимова О.В., Георгиев А.А. 2003. Флора макроводорослей северной части российского побережья Черного моря. *Экология моря*. 64: 24–28.
51. Никитина В.Н., Лисовская О.А. 2013. *Макрофитобентос верхних отделов береговой зоны российского побережья Черного моря*. СПб, СПбГУ: 132 с.
52. Stepanian O.V. 2009. Distribution of macroalgae and seaweed in the Azov Sea, Kerch Strait, and Taman Bay. *Oceanology*. 49(3): 361–367. doi: 10.1134/S0001437009030084

53. Stepanyan O.V. 2014. Modern biodiversity of macroalgae of the Sea of Azov, the Black Sea, and the Caspian Sea. *Doklady Earth Sciences*. 458(1): 1158–1160. doi: 10.1134/S1028334X14090220
54. Степаньян О.В. 2016. Как меняется фитобентос южных морей России? *Природа*. 2: 32–42.
55. Степаньян О.В. 2018. Макрофитобентос Новороссийской бухты (Черное море): деградация в условиях хозяйственной деятельности и климатических изменений. *Вестник КамчатГТУ*. 45: 110–116. doi: 10.17217/2079-0333-2018-45-110-116
56. Чумаков А.А., Никитина В.Н., Николаев П.М. 2000. К бентосной флоре водорослей-макрофитов Кавказского побережья Черного моря в районе Большого Сочи. *Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология*. 4(27): 27–32.
57. Зинова А.Д., Калугина-Гутник А.А. 1974. Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей. В кн.: *Биологическая продуктивность южных морей*. Киев, Наукова думка: 43–51.
58. Симакова У.В. 2009. Влияние рельефа дна на сообщества цистозирь северо-кавказского побережья Черного моря. *Океанология*. 49(5): 725–733.
59. Хайлов К.М., Парчевский В.П. 1983. *Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений*. Киев, Наукова думка: 254 с.
60. Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. 1992. *Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей*. Киев, Наукова думка: 280 с.
61. Ковардаков С.А., Празукин А.В., Фирсов Ю.К., Попов А.Е. 1985. *Комплексная адаптация цистозирь к градиентным условиям: научные и прикладные проблемы*. Киев, Наукова думка: 215 с.
62. Морозова-Водяницкая Н.В. 1959. Растительные ассоциации в Черном море. В кн.: *Труды Севастопольской биологической станции. Вып. 11*. М., изд-во АН СССР: 3–28.
63. Капков В.И., Сабурин М.Ю., Беленикина Ю.А., Блинова Е.И. 2005. Восстановление фитоценозов *Cystoseira crinita* (Phaeophyta) и динамика роста макрофитов на искусственных рифах. *Вестник Московского университета. Серия 16. Биология*. 2: 30–34.
64. Maximova O.V., Moruchkova N.A. 2005. Long-term anthropogenic transformation and contemporary state of the North Caucasian macrophytobenthos (Black Sea). *Oceanology*. 45(1): 168–175.
65. Возжинская В.Б., Камнев А.Н. 1994. *Эколого-биологические основы культивирования и использование морских донных водорослей*. М., Наука: 202 с.
66. Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сеськова Д.В., Сушкова Е.Г. 2017. Сезонная динамика сообществ морских водорослей с доминированием *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae) в северо-восточной части Черного моря. *Биология моря*. 43(6): 393–402.
67. Степаньян О.В. 2019. Филлофорное поле Зернова: 110 лет открытию уникального биологического объекта в Черном море. *Природа*. 6: 62–70. doi: 10.7868/S0032874X19060085
68. Евстигнеева И.К., Нехорошев М.В. 2008. Морфо-функциональные особенности видов рода *Phyllophora* Grev. в условиях поля Зернова (Черное море). *Труды ЮгНИРО*. 46: 55–63.
69. Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К. 1993. Долговременная динамика видового состава и структуры донных фитоценозов филлофорного поля Зернова. *Экология моря*. 43: 90–97.
70. Каченко Ф.П., Третьяк И.П., Костылев Э.Ф. 2008. Макрофитобентос филлофорного поля Зернова в современных условиях (Черное море, Украина). *Альгология*. 18(4): 423–431.
71. Миничева Г.Г. 2007. Современная морфофункциональная трансформация сообщества макрофитов филлофорного поля Зернова. *Альгология*. 17(2): 171–190.
72. Миничева Г.Г. 2015. Новый вселенец в Черном море: бурная водоросль *Chorda tomentosa* Lyngb. *Альгология*. 25(3): 323–329. doi: 10.15407/alg25.03.323
73. Миничева Г.Г., Ерёмченко Т.И. 1993. Альгологические находки в северо-западной части Черного моря. *Альгология*. 3(4): 83–87.
74. Капков В.И., Шошина Е.В., Беленикина В.А. 2016. Биоремедиация морских прибрежных экосистем: использование искусственных рифов. *Вестник МГТУ*. 19(1–2): 286–295. doi: 10.21443/1560-9278-2016-1/2-286-295
75. Камнев А.Н. 1989. *Структура и функции бурых водорослей*. М., МГУ: 200 с.
76. Миничева Г.Г. 1998. Использование показателей поверхности бентосных водорослей для экспресс-диагностики трофо-сапробионтного состояния прибрежных экосистем. *Альгология*. 8(4): 419–427.
77. Stepanyan O.V., Voskoboinikov G.M. 2006. Effect of oil and oil products on morphofunctional parameters of marine macrophytes. *Russian Journal of Marine Biology*. 32(1): 32–39. doi: 10.1134/S1063074006070042
78. *Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Київ, Глобалконсалтинг: 912 с.
79. *Морские охраняемые акватории Крыма: научный справочник*. 2015. Симферополь, Н. Орианда: 312 с.

REFERENCES

1. Minicheva G.G., Bolshakov V.N., Kalashnik E.S., Zotov A.B., Marinets A.V. 2018. Assessment of the reactions of algal communities to influence of climatic factors in the North-Western Black Sea ecosystem. *International Journal on Algae*. 20(2): 121–134. doi: 10.1615/InterJAlgae.v20.i2.20
2. Merzouka A., Johnson L.E. 2011. Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate. *J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 400(1–2): 90–98. doi: 10.1016/j.jembe.2011.02.020
3. *Ocherki istorii Sevastopol'skoy biologicheskoy stantsii – Instituta biologii yuzhnykh morey (1871–2011)*. [Essays on the history of the Sevastopol biological station-Institute of biology of the south seas (1871–2011)]. 2011. Sevastopol, EKOSI-Gidrofizika: 366 p. (In Russian).
4. Zinova A.D. 1967. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodorosley yuzhnykh morey SSSR*. [Key to green, brown and red algae of the southern seas of the USSR]. Moscow – Leningrad, Nauka: 398 p. (In Russian).
5. Kalugina-Gutnik A.A. 1975. *Fitobentos Chernogo morya*. [Phytobenthos of the Black Sea]. Kiev, Naukova dumka: 248 p. (In Russian).

6. Shcherbakova A.A., Bazilevskaya N.A., Kalmykov K.F. 1983. *Istoriya botaniki v Rossii (darwinovskiy period, 1861–1917 gg.)*. [History of botany in Russia (Darwin period, 1861–1917)]. Novosibirsk, Nauka: 365 p. (In Russian).
7. Temniskova D., Stoyneva M.P., Kirjakov I.K. 2008. Red List of the Bulgarian algae. I. Macroalgae. *Phytologia Balcanica*. 14(2): 193–206.
8. Balashova N.B., Strelnikova N.I. 2013. [Algology at the Department of botany of Saint-Petersburg State University]. *Vestnik SPbGU. Seriya 3. Biologiya*. 3: 109–133. (In Russian).
9. Morozova-Vodyanitskaya N.V. 1927. [Observations on the ecology of algae in the Novorossiysk Bay]. In: *Trudy Kubano-Chernomorskogo NII. Vyp. 52*. [Proceedings of the Kuban-Black Sea Research Institute. Iss. 52]. Krasnodar: 5–35. (In Russian).
10. Morozova-Vodyanitskaya N.V. 1930. [Materials to sanitary and biological analysis of marine waters]. In: *Trudy Novorossiyskoy biologicheskoy stantsii*. [Proceedings of the Novorossiysk Biological Station. Iss. 4]. Novorossiysk: 163–180. (In Russian).
11. Zinova E.S. 1935. [Algae of the Black Sea in the vicinity of Novorossiysk Bay and their use]. In: *Trudy Sevastopol'skoy biologicheskoy stantsii. Vyp. 4*. [Proceedings of the Sevastopol Biological Station. Iss. 4]. Moscow, USSR Academy of Sciences: 136 p. (In Russian).
12. Petrov K.M. 1960. [Underwater vegetation of the Black Sea coast of the North Caucasus and the Taman Peninsula. I]. *Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya geologii i geografii*. 18(3): 124–143. (In Russian).
13. Petrov K.M. 1961. [Underwater vegetation of the Black Sea coast of the North Caucasus and the Taman Peninsula. II]. *Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya geologii i geografii*. 12(2): 116–134. (In Russian).
14. Petrov K.M. 1961. [Underwater vegetation of the Black Sea coast of the North Caucasus and the Taman Peninsula. III. Characteristics of phytocenoses that live in the lower sublittoral on stony ground. Characteristics of phytocenoses that live on sandy-silty and shell soils]. *Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya geologii i geografii*. 24(2): 90–98. (In Russian).
15. Pogrebnyak I.I. 1965. *Donnaya rastitel'nost' limanov Severo-Zapadnogo Prichernomor'ya i sopredel'nykh im akvatoriy Chernogo morya*. [Bottom vegetation of estuaries of the North-Western Black Sea region and adjacent waters of the Black Sea. SciD Abstract]. Odessa: 34 p. (In Russian).
16. Dimitrova-Konaklieva S. 2000. *Flora na morskite vodorasli v Blgariya (Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta)*. [Flora of the marine algae in Bulgaria (Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta)]. Sofia, Pensoft: 304 p. (In Bulgarian).
17. Gromov V.V. 2012. *Makrofitobentos yuzhnykh morey Rossii. Vodorosli severo-kavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya, pribrezhno-vodnaya rastitel'nost' Azovskogo morya i Severnogo Kaspiya*. [Macrophytobenthos of the southern seas of Russia. Algae of the North Caucasus coast of the Black Sea, coastal vegetation of the Sea of Azov and the Northern Caspian]. Riga, Palmarium Academic Publishing: 337 p. (In Russian).
18. Evstigneeva I.K. 1990. [Certain aspects of structure of epiphyte components from *Cystoseira* communities in the Black Sea]. *Ekologiya morya*. 34: 33–37. (In Russian).
19. Evstigneeva I.K. 1993. [Species composition and quantitative characteristics of *Cystoseira crinita* Bory epiphytes]. *Algologiya*. 3(4): 52–57. (In Russian).
20. Evstigneyeva I.K., Tankovskaya I.N. 2008. [Macrophytobenthos of the Western Crimea shallow waters]. *Trudy YugNIRO*. 46: 79–86. (In Russian).
21. Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. 2010. [Macrophytobenthos of the coastal ecotone of the South-West of Crimea (Black Sea)]. *Morskoy ekologicheskiy zhurnal*. 9(4): 48–61. (In Russian).
22. Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. 2016. [Macroalgae of the landscape-geomorphological region “Southern Coast of the Crimean Peninsula” (Black Sea)]. In: *Bioraznoobrazie i antropogennaya transformatsiya prirodnykh ekosistem: Materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoy pamyati professora A.I. Zolotukhina*. [Biodiversity and anthropogenic transformation of natural ecosystems: Materials of the All-Russian scientific and practical conference with international participation, dedicated to the memory of Professor A.I. Zolotukhin (Balashov, Russia, 2–3 June 2016)]. Saratov, Saratovskiy istochnik: 72–80. (In Russian).
23. Maslov I.I. 2001. [Phytobenthos of the coastal aquatic complex at Cape Ay-Todor, the Black Sea (Ukraine)]. *Algologiya*. 11(2): 194–201. (In Russian).
24. Maslov I.I., Belich T.V., Sadogursky S.E. 1996. [Macrophyte algae species new to the Southern Coast of Crimea]. In: *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya vodorosley i ikh znachenie dlya otsenki sostoyaniya prirodnykh vod: Materialy nauchnoy konferentsii*. [Ecological and physiological studies of algae and their significance for assessing the state of natural waters: Materials of scientific conference ((Borok, Russia, 3–5 December 1996))]. Yaroslavl: 64–65. (In Russian).
25. Sadogursky S.E. 2006. [Macrophytobenthos of the waters of the Tuzla Island and the adjacent sea areas (Kerch Strait, Ukraine)]. *Algologiya*. 16(3): 337–354. (In Russian).
26. Sadogursky S.E. 2007. [On the study of macrophytobenthos near the Black Sea coast of the Kerch Peninsula (Crimea)]. *Algologiya*. 17(3): 345–360. (In Russian).
27. Sadogursky S.E., Belich T.V. 2003. [The current state of the macrophytobenthos of the Opuksy Nature Reserve (Black Sea)]. *Algologiya*. 13(2): 185–202. (In Russian).
28. Lisovskaya O.A., Stepanyan O.V. 2009. [Biodiversity of macroalgae of the Taman Peninsula coast in summer]. *Algologiya*. 19(4): 341–348. (In Russian).
29. *Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos*. 2014. Available at: http://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf (accessed 20 November 2019).
30. Tkachenko F.P. 2001. [Macrophytobenthos of the Odessa Bay of the Black Sea and its dynamics]. *Algologiya*. 11(1): 115–122. (In Russian).
31. Milchakova N.A. 2002. [Brown algae of the Black Sea: systematic composition and distribution]. *Algologiya*. 12(3): 324–337. (In Russian).
32. Milchakova N.A. 2003. [Systematic composition and distribution of green algae-macrophytes (Chlorophyceae Wille s. l.) of the Black Sea]. *Algologiya*. 13(1): 70–82. (In Russian).
33. Milchakova N.A., Aizel V., Erdugan H. 2006. [Systematic composition and distribution of red algae (Rhodophyceae, excl. Ceramiales) of the Black Sea]. *Algologiya*. 16(2): 227–245. (In Russian).

34. Milchakova N.A., Mironova N.V., Ryabogina V.G. 2011. [Marine plant resources]. In: *Promyslovye bioresursy Chernogo i Azovskogo morey*. [Commercial bioresources of the Black and Azov seas]. Sevastopol, EKOSI-Gidrofizika: 117–139. (In Russian).
35. Aysel V., Erduğan H., Dural-Taracı B., Okudan E.Ş., Şenkardeşler A., Aysel F. 2004. Marine flora of Sinop (Black Sea, Turkey). *J. of Fisheries & Aquatic Sciences*. 21(1–2): 59–68.
36. Aysel V., Dural B., Şenkardeşler A., Erduğan H., Aysel F. 2008. Marine algae and seagrasses of Samsun (Black Sea, Turkey). *J. Black Sea/Mediterr. Environment*. 14(1): 53–67.
37. Aysel V., Erduğan H. 1995. Checklist of Black Sea seaweeds. *Tr. J. of Bot.* 19: 545–554.
38. Güven K.C., Zeybek N., Cirik Ş. 1991. Studies on marine algae of Turkey in 1899–1990. *I.Ü. Deniz Bilimleri ve Coğrafya Enstitüsü Bülteni Sayı*. 7: 51–81.
39. *National Report for Biological Diversity Conservation in Bulgaria*. 1998. Available at: <http://enrin.grida.no/biodiv/ru/nrcbd/bulgaria.pdf> (accessed 1 January 2019).
40. Bavaru A., Bologa S.A., Skolka H.V. 1991. A checklist of the benthic marine algae (except the Diatoms) along the Romanian shore of the Black Sea. *Rev. Roum. Biol.-Biol. Végét.* 36: 7–22.
41. Borisova E.V., Bukhtiyarova L.N., Vasser S.P., Vinogradova O.N., Gorbulin O.S., Darienko T.M., Dogadina T.V., Kovalenko O.V., Krakhmal'nyy A.F., Levants A.A., Lilitskaya G.G., Masyuk N.P., Palamar'-Mordvintseva G.M., Panina Z.A., Petlevannyy O.A., Stupina V.V., Tsarenko P.M. 2000. [Biodiversity of algae of Ukraine]. *Algologiya*. 10(4). 3–310. (In Russian).
42. Teyubova V.F., Efimova O.V. 2003. [Macrophitobenthos of water-line region of the Novorossiysk Bay (the Black Sea) in conditions of anthropogenic affecting]. *Ekologiya morya*. 64: 67–71. (In Russian).
43. Teyubova V.F., Mil'chakova N.A. 2011. [Floristic diversity of macrophytes of the Russian Black Sea shelf (from cape Panagiya to cape Vidnyy)]. In: *Sostoyanie ekosistem shel'fovoy zony Chernogo i Azovskogo morey v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya: Sbornik statey, posvyashchenny 90-letiyu Novorossiyskoy morskoy biologicheskoy stantsii im. professora V.M. Arnol'di*. [State of ecosystems of the shelf zone of the Black and Azov seas under anthropogenic influence: Collection of articles dedicated to the 90th anniversary of the Novorossiysk Marine Biological Station named after Professor V.M. Arnoldi]. Krasnodar, Kuban State University: 152–165. (In Russian).
44. Afanasyev D.F., Abdullin S.R. 2014. Experience in analyzing organization of bottom vegetation on the Russian Black Sea shelf using indirect ordination. *Russian Journal of Ecology*. 45(1): 80–82. doi: 10.1134/S1067413614010020
45. Berezenko N.S. 2015. [Ecological and taxonomic composition of macrophytobenthos of the oil-containing wastewater discharge area of the Sheskhari oil refinery (Tsemesskaya Bay, Black Sea)]. *Fundamental'nye issledovaniya*. 6(2): 219–224. (In Russian).
46. Berezenko N.S., Litvinskaya S.A. 2014. [Analysis of changes in the phytocenotic structure of macrophytobenthos in the area of oil-containing wastewater discharge]. *Environmental protection in oil and gas complex*. 3: 45–49. (In Russian).
47. Blinova E.I. 2007. *Vodorosli-makrofity i travy morey evropeyskoy chasti Rossii*. [Algae-macrophytes and grasses of the seas of the European part of Russia]. Moscow, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography: 114 p. (In Russian).
48. Vilkova O.Yu. 2005. [Distribution and status of stocks cistozira in the Russian part of the Black Sea]. *Rybnoe khozyaystvo*. 5: 70–71. (In Russian).
49. Maksimova O.V., Luchina N.P. 2002. [The current state of macrophytobenthos of the coast of the North Caucasus: fitali's reaction to eutrophication of the Black Sea basin]. In: *Kompleksnye issledovaniya severo-vostochnoy chasti Chernogo morya*. [Comprehensive research of the north-eastern part of the Black Sea]. Moscow, Nauka: 297–308. (In Russian).
50. Mitjaseva N.A., Maximova O.V., Georgiev A.A. 2003. [Macrophytes of northern part of Russian coast of the Black Sea]. *Ekologiya morya*. 64: 24–28. (In Russian).
51. Nikitina V.N., Lisovskaya O.A. 2013. *Makrofitobentos verkhnikh otdelov beregovoy zony rossiyskogo poberezh'ya Chernogo morya*. [Macrophytobenthos of the upper parts of the coastal zone of the Russian Black Sea coast]. St Petersburg, St Petersburg State University: 132 p. (In Russian).
52. Stepanian O.V. 2009. Distribution of macroalgae and seaweed in the Azov Sea, Kerch Strait, and Taman Bay. *Oceanology*. 49(3): 361–367. doi: 10.1134/S0001437009030084
53. Stepanyan O.V. 2014. Modern biodiversity of macroalgae of the Sea of Azov, the Black Sea, and the Caspian Sea. *Doklady Earth Sciences*. 458(1): 1158–1160. doi: 10.1134/S1028334X14090220
54. Stepanyan O.V. 2016. [How is the phytobenthos of the Southern seas of Russia changing?]. *Priroda*. 2: 32–42. (In Russian).
55. Stepanyan O.V. 2018. [Macrophytobenthos of the Novorossiysk Bay (the Black Sea): degradation under conditions of economic activity and climate changes]. *Vestnik KamchatGTU*. 45: 110–116. (In Russian).
56. Chumakov A.A., Nikitina V.N., Nikolaev P.M. 2000. [To the benthic flora of algae-macrophytes of the Caucasian coast of the Black Sea in the Greater Sochi region]. *Vestnik SPbGU. Seriya 3. Biologiya*. 4(27): 27–32. (In Russian).
57. Zinova A.D., Kalugina-Gutnik A.A. 1974. [Comparative characteristics of the algae flora of the south seas]. In: *Biologicheskaya produktivnost' yuzhnykh morey*. [Biological productivity of the south seas]. Kiev, Naukova dumka: 43–51. (In Russian).
58. Simakova U.V. 2009. Influence of the sea bottom relief on the *Cystoseira* communities of the North Caucasian coast of the Black Sea. *Oceanology*. 49(5): 672–680. doi: 10.1134/S0001437009050087
59. Khaylov K.M., Parchevskiy V.P. 1983. *Ierarkhicheskaya regulyatsiya struktury i funktsii morskikh rasteniy*. [Hierarchical regulation of the structure and function of marine plants]. Kiev, Naukova dumka: 254 p. (In Russian).
60. Khaylov K.M., Prazukin A.B., Kovardakov S.A., Rygalov V.E. 1992. *Funktsional'naya morfologiya morskikh mnogokletochnykh vodorosley*. [Functional morphology of marine multicellular algae]. Kiev, Naukova dumka: 280 p. (In Russian).
61. Kovardakov S.A., Prazukin A.V., Firsov Yu.K., Popov A.E. 1985. *Kompleksnaya adaptatsiya tsistoziry k gradientnym*

- usloviyam: nauchnye i prikladnye problemy. [The integrated adaptation of cystoseira to the gradient conditions: scientific and applied problems].* Kiev, Naukova dumka: 215 p. (In Russian).
62. Morozova-Vodyanitskaya N.V. 1959. [Plant associations in the Black Sea]. In: *Trudy Sevastopol'skoy biologicheskoy stantsii. Vyp. 11. [Proceedings of the Sevastopol Biological Station. Iss. 11].* Moscow, USSR Academy of Sciences: 3–28. (In Russian).
 63. Kapkov V.I., Saburin M.Yu., Belenikina Yu.A., Blinova E.I. 2005. [Phytocenosis recovery of *Cystoseira crinita* (Phaeophyta) and seaweeds growth dynamics at the artificial reefs]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya.* 2: 30–34. (In Russian).
 64. Maximova O.V., Moruchkova N.A. 2005. Long-term anthropogenic transformation and contemporary state of the North Caucasian macrophytobenthos (Black Sea). *Oceanology.* 45(1): 168–175.
 65. Vozzhinskaya V.B., Kamnev A.N. 1994. *Ekologo-biologicheskie osnovy kul'tivirovaniya i ispol'zovanie morskikh donnykh vodorosley. [Ecological and biological bases of cultivation and use of marine bottom algae].* Moscow, Nauka: 202 p. (In Russian).
 66. Afanasyev D.F., Kamnev A.N., Seskova D.V., Sushkova E.G. 2017. The seasonal dynamics of *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae)-dominated communities in the northeastern Black Sea. *Russian Journal of Marine Biology.* 43(6): 425–435. doi: 10.1134/S1063074017060025
 67. Stepan'yan O.V. 2019. [Zernov phyllophore field: 110 years of discovery of a unique biological object in the Black Sea]. *Priroda.* 6: 62–70. (In Russian). doi: 10.7868/S0032874X19060085
 68. Evstigneeva I.K., Nekhoroshev M.V. 2008. [Morpho-functional features of Phyllophora Grev. genus species in conditions of Zernov field (the Black Sea)]. *Trudy YugNIRO.* 46: 55–63. (In Russian).
 69. Kalugina-Gutnik A.A., Evstigneeva I.K. 1993. [Long-term dynamics of species composition and structure of bottom phytocenoses of the Zernov phyllophore field]. *Ekologiya morya.* 43: 90–97. (In Russian).
 70. Tkachenko F.P., Tret'yak I.P., Kostylev E.F. 2008. [Macrofitobenthos of Phyllophora Zernov field in present conditions (Black Sea, Ukraine)]. *Algologiya.* 18(4): 423–431. (In Russian).
 71. Minicheva G.G. 2007. [Contemporary morpho-functional transformation of the community of macrophytes of phyllophore field of Zernov]. *Algologiya.* 17(2): 171–190. (In Russian).
 72. Minicheva G.G. 2015. [New invader in the Black Sea: brown algae *Chorda tomentosa* Lyngb.]. *Algologiya.* 25(3): 323–329. (In Russian). doi: 10.15407/alg25.03.323
 73. Minicheva G.G., Eremenko T.I. 1993. [Algological finds in the North-Western part of the Black Sea]. *Algologiya.* 3(4): 83–87. (In Russian).
 74. Kapkov V.I., Shoshina E.V., Belenikina V.A. 2016. [Bioremediation of marine coastal ecosystems: using artificial reefs]. *Vestnik MGTU.* 19(1–2): 286–295. (In Russian). doi: 10.21443/1560-9278-2016-1/2-286-295
 75. Kamnev A.N. 1989. *Struktura i funktsii burykh vodorosley. [Structure and functions of brown algae].* Moscow, Moscow State University: 200 p. (In Russian).
 76. Minicheva G.G. 1998. [Use of benthic algae surface indicators for rapid diagnostics of the trophic-saprobiont state of coastal ecosystems]. *Algologiya.* 8(4): 419–427. (In Russian).
 77. Stepanyan O.V., Voskoboinikov G.M. 2006. Effect of oil and oil products on morphofunctional parameters of marine macrophytes. *Russian Journal of Marine Biology.* 32(1): 32–39. doi: 10.1134/S1063074006070042
 78. *Chervona kniga Ukraïni. Roslinnyy svit. [Red Book of Ukraine. Flora].* 2009. Kiev, Globalkonsalting: 912 p. (In Ukrainian).
 79. *Morskie okhranyaemye akvatorii Kryma: nauchnyy spravochnik. [Marine protected areas of the Crimea: a scientific guide].* 2015. Simferopol', N. Orianda: 312 p. (In Russian).

Поступила 22.10.2020