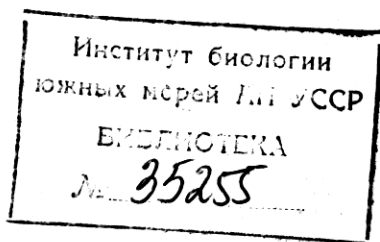


ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

не только для зоологов и зоогеографов, но непосредственно связаны также с запросами промысловых организаций.

К циклу работ Института по изучению морей средиземного типа относится также большая серия исследований в Красном море и в Центральноамериканских морях, где впервые для этих тропических морей были получены данные о количественном развитии жизни, структуре биоценозов и биологической продуктивности. Излагать эти интересные сведения сейчас нет возможности. Многие уже опубликовано в изданиях, специально посвященных названным морям. Приятно отметить, что в развитии этого направления приняли большое участие и другие советские морские институты, и в целом работы данного направления приобрели общегосударственное и международное значение.

COMPARATIVE STUDY OF THE MEDITERRANEAN BASIN SEAS

V. A. Vodyanitsky, V. E. Zaika, V. D. Chukhchin

Summary

The article presents a short review of researches performed by workers of the Institute of Biology of Southern Seas of the Ukrainian Academy of Sciences in the Mediterranean basin seas. A complex approach to a study of sea life, wide application of intravital observations and field experiments, scope of open aquatories are typical of the researches.

The fauna, flora and bioproductivity of the seas were estimated; metabolism, growth, nutrition and reproduction of many organisms were studied. A considerable body of data are obtained on vertical distribution and diurnal course of number and biomass of organisms on a trophical structure and productivity of plankton and benthos associations.

БИОЛОГИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ МАССОВЫХ ВИДОВ ФИТОБЕНТОСА ЧЕРНОГО МОРЯ

А. А. Калугина-Гутник

Черное море в отношении видового состава и количественного развития фитобентоса является довольно богатым водоемом. Из 288 видов, известных для этого бассейна, около 10 произрастает в массовом количестве и имеет промысловое значение. В 1960—1965 гг. автором проводилось обследование количественного распределения растительности прибрежной зоны Советских берегов Черного моря, а в 1966—1970 гг. изучалась биология и продукция доминирующих видов фитобентоса. Проведенные исследования дали возможность получить некоторое представление об участии донных водорослей в продукционном процессе водоема.

Основу растительного покрова прибрежной зоны Черного моря составляют водоросли цистозира (2 вида), филлофора (2 вида) и морская трава zostера (2 вида).

Для изучения темпа роста цистозеры и филлофоры проведен анализ линейного и весового прироста водорослей. Определение линейного прироста молодых частей слоевища производилось путем измерения их линейкой с точностью до 1 мм, весовой прирост определялся взвешиванием. На основании полученных цифровых данных устанавливали процент прироста за определенный промежуток времени по отношению к весу старого слоевища. Для определения весового и линейного прироста ежемесячно из каждой пробы отбиралось по 25 экз. каждого вида и формы водорослей, которые биометрически обрабатывались с учетом следующих показателей: длина слоевища, количество и вес ветвей и репродуктивных органов, общий вес растений. Всего было обработано более 1 тыс. проб и проанализировано 2,5 тыс. экз. филлофоры и более 5 тыс. экз. цистозеры.

В нашей работе большое внимание уделялось циклам развития водорослей, особенно срокам сброса органов размножения (рецептакулов) у цистозеры и разрушению пластин у филлофоры. Некоторые вопросы биологии и продукции этих видов содержатся в работах Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936), Д. А. Сабина и Т. Ф. Шаповой (1954). Однако эти сведения нуждались в дальнейшей доработке: необходимо было выяснить ряд дополнительных моментов, касающихся биологии размножения и сезонного развития исследованных форм, данные о которых отсутствуют. В нашей работе мы оперируем только данными, полученными на основании собственных опытов и наблюдений в природе и в условиях аквариума. Определение продукции макрофитов проводилось расчетным методом с учетом следующих параметров: скорость роста и размножения растений, возрастная и размерная структура популяций, динамика численности и биомассы, скорость элиминации.

Цистозира

В Черном море произрастает 2 вида и 4 формы цистозеры: *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) J. Ag. f. *barbata*, *C. barbata* f. *hoppii* (Ag.) J. Ag., *C. crinita* (Desf.) Borg f. *crinita* и *C. crinita* f. *bosphorica* (Sauv.) A. Zin. et Kalug. (Калугина-Гутник, 1973; Зинова и Калугина, в печати). Оба вида распространены вдоль всего побережья Черного моря. У советских берегов промысловые запасы цистозеры сосредоточены в основном у побережья Крыма и Северного Кавказа (Калугина, 1968).

Цистозира самая крупная водоросль в Черном море. Длина взрослых особей достигает 170 см (*C. crinita*), но преобладают размеры 60—70 см. Средний возраст растений равен 8—10 годам, максимальный — 21.

Темпы продукции цистозеры связаны с циклами развития ее

особей. Согласно нашим наблюдениям, рост цистозирь протекает круглый год, но неравномерно. Рост и развитие растений в декабре — январе замедляется, но не прекращается. Это хорошо видно по наличию у вершины ствола молодых ветвей, отличающихся светлой и нежной окраской и молодыми криптостомами. В феврале и, особенно, в марте, в связи с усилением солнечной радиации, резко возрастает темп роста и развития боковых ветвей и рецептакулов, которые достигают максимума в мае.

Размеры боковых ветвей и рецептакулов зависят от места произрастания водорослей. Как правило, у открытых берегов и на глубине более 12 м боковые ветви и рецептакулы значительно мельче, чем у растений, произрастающих в защищенных участках берега. За весенний период на одном слоевище цистозирь вырастает 5—7 боковых ветвей длиной от 60—80 (*C. crinita* f. *crinita*, *C. barbata* f. *barbata*) до 450 мм (*C. barbata* f. *hoppii*). Длина зрелых рецептакулов изменяется в пределах: у *C. crinita* — 3—8 и у *C. barbata* — 2—20 мм. Отношение веса зрелых рецептакулов к весу боковой ветви составляет: у *C. crinita* f. *crinita* 9,0%, у *C. crinita* f. *bosporica* — 35,2, у *C. barbata* f. *barbata* — 37,3 и у *C. barbata* f. *hoppii* — 44,1%.

Массовое созревание оогониев и антеридиев и выход половых продуктов происходит в довольно сжатые сроки: у *C. bartata* с 10—15 апреля по 1—5 мая и у *C. crinita* с 25—28 апреля по 15—20 мая. В зависимости от характера весны сроки размножения могут смещаться в ту или другую сторону на 1—2 недели, причем в теплую весну размножение наступает раньше и проходит в более сжатые сроки, чем в холодную весну. Наиболее высокой плодovitостью обладает *C. barbata* f. *hoppii*, на одном слоевище которой образуется весной до 2200 рецептакулов, в у них развивается до 550 тыс. оогониев. Плодовитость *C. babrata* f. *barbata* и *C. crinita* несколько ниже, на одном слоевище у них продуцируется соответственно 1400 и 500 рецептакулов и 400 тыс. и 102 тыс. оогониев.

В отличие от фукусов (Кузнецов, 1960; Возжинская, 1971), у которых зрелые рецептакулы сбрасываются, у цистозирь после выхода половых продуктов пустые рецептакулы в течение 1—2 месяцев сохраняются и опадают вместе с боковой ветвью. В июле и особенно в августе наблюдается массовое опадение старых генеративных ветвей и замедляется рост слоевища.

В сентябре — октябре отмечается повышение темпа роста слоевища, но он никогда не достигает весеннего уровня. За осень у вершины ствола цистозирь возникает 4—5 боковых ветвей, из них 2—3 ветви к началу зимы заканчивают свой рост и в декабре опадают. В осенний максимум рецептакулы образуются в гораздо меньшем количестве и в основном у *C. barbata* f. *hoppii*.

На месте опавших первичных боковых ветвей на стволе остаются пеньки, на которых через 3—4 месяца вырастают новые, так называемые адвентивные ветви. В сроках их развития наблюдается та же закономерность, что и у первичных ветвей, образующихся на

вершине ствола. По своим размерам адвентивные ветви в 1,5—2 раза короче первичных, но в весовом отношении они почти не уступают последним, так как от одного пенька отходит от 2 до 6 ветвей. Установлено, что с возрастом число адвентивных ветвей у слоевища постепенно повышается. Количество адвентивных ветвей на слоевищах *C. barbata* в 2—4 раза больше, чем у *C. crinita*. Адвентивные ветви играют огромную роль в продуцировании органического вещества вообще и в образовании органов размножения у особей, произрастающих на больших глубинах, и у растений старших возрастов в частности.

Если возраст боковых ветвей у цистозиры исчисляется 5—7 месяцами, то ствол у нее многолетний. За год на вершине ствола последовательно образуется две зоны — укороченная и удлинённая. На укороченной зоне ветви располагаются очень близко друг к другу на расстоянии 1—3 мм, а на удлинённой — разреженно, с интервалами 2—5 мм. Более интенсивный рост ствола отмечен весной; в это время формируется удлинённая зона. Осенью наблюдается несколько замедленный рост с образованием укороченной зоны. Смена укороченной зоны на удлинённую происходит в январе, а удлинённой на укороченную — в августе. Сумма длины укороченной и удлинённой зон составляет линейный прирост ствола за 1 год. Средний годовой прирост ствола *C. crinita* равен 28, у *C. barbata* — 24 мм, максимальный — 42 и 34 мм соответственно.

От степени роста и развития ствола и боковых ветвей зависит биомасса и продукция водорослей. Цистозира образует обширные подводные заросли с проективным покрытием дна 80—100%. Наиболее густые заросли сосредоточены на глубине от 1 до 10 м. Глубже биомасса постепенно понижается. Нижняя граница зарослей, в зависимости от наличия твердых грунтов, в Черном море проходит на глубине 6—32 м. Средняя биомасса цистозиры для всей площади ее зарослей в Черном море нами определена в $3,4 \text{ кг/м}^2$, максимальная — 21 кг/м^2 .

В сезонной динамике биомассы цистозиры наблюдается два максимума: весенний (апрель — июнь), когда биомасса достигает $7,1 \text{ кг/м}^2$, и осенний (октябрь — ноябрь) — $4,0 \text{ кг/м}^2$, что связано с ее интенсивным ростом в эти периоды года и массовым развитием репродуктивных органов¹. Наименьшая биомасса приходится на август ($1,8 \text{ кг/м}^2$) и январь ($2,8 \text{ кг/м}^2$), когда рост слоевища замедляется и большое число ветвей, выросших за весну и осень, опадает. Весенний максимум биомассы значительно превосходит осенний. Наиболее высокой биомассой обладает цистозира, растущая в полузащищенных участках моря (6—21 кг/м^2), и несколько меньшей — у открытых берегов (3—5 кг/м^2).

Данные по темпу роста и колебаниям биомассы совпадают с ходом фотосинтеза и дыхания цистозиры. По данным Г. К. Яценко

¹ Вес, биомасса и продукция водорослей даны в сыром весе.

(1963), черноморская цистозира способна продуцировать органические вещества и вегетировать в течение круглого года. Интенсивность фотосинтеза значительно (до 15 раз) превосходит интенсивность дыхания цистозир во все месяцы года; даже в декабре — январе балансовый коэффициент фотосинтеза положительный. Однако фотосинтез цистозир в море носит сезонный характер. Оптимальными условиями для фотосинтетической деятельности цистозир является температура воды 17—18° С, что соответствует весеннему и осеннему периодам года. Под действием высоких температур летом (24—26° С), низких — зимой (6—8° С) и крайних величин солнечной радиации, наблюдаемых в июле и декабре, интенсивность дыхания возрастает, а фотосинтез подавляется. Как показали наши наблюдения, у цистозир в эти месяцы замедляется темп роста и происходит активная «отдача» органической массы бассейну, причем летом поступление органической массы в воду в 2—4 раза выше, чем зимой.

При определении годовой продукции цистозир большую роль играют данные о сроках развития боковых ветвей, так как последние являются основными продуцентами органического вещества. Г. К. Яценко (1963) установила, что наиболее интенсивной фотосинтетической деятельностью обладают молодые ветви. У зрелых ветвей фотосинтез замедляется, у перезрелых — прекращается. Согласно нашим наблюдениям, основанным на данных анализа анатомо-морфологической структуры, различные стадии развития боковых ветвей строго соответствуют их физиологическому состоянию. Образование, созревание и разрушение ветвей протекают непрерывно, поэтому в любое время года на одном растении содержатся ветви на разных стадиях развития. Первые две ветви, расположенные у самой вершины ствола и содержащие веточки I и II порядков, всегда самые молодые. Ниже их следуют две более развитые ветви, находящиеся на стадии наиболее интенсивного роста, с боковыми ветвями II—IV порядков. 5-е и 6-е боковые ветви находятся на стадии полной зрелости. В таком состоянии ветви достигают наибольшей величины и содержат боковые веточки I—V порядков. Последующие 7-е и 8-е ветви находятся в стадии разрушения, под ними располагаются пеньки — следы от опавших ветвей.

Подсчитано, что за год на одном растении в среднем образуется у *C. barbata f. barbata* 11 первичных и 30 адвентивных ветвей, у *C. barbata f. hoppii* — 13 и 14 и у *C. crinita* — 11 и 18 ветвей соответственно. Из них за год с одного слоевища опадает соответственно зрелых первичных и адвентивных ветвей: у *C. barbata f. barbata* — 7 и 10, у *C. barbata f. hoppii* — 2 и 3 и у *C. crinita* — 7 и 6. После прекращения роста ветвей происходит их разрушение и опадание. поэтому для подсчета веса элиминируемой продукции необходимо знать средний вес зрелой ветви как первичной, так и адвентивной. Выяснено, что средний вес зрелых первичных и адвентивных ветвей равен: у *C. barbata f. barbata* 2,22 и 1,2 г, у *C. barbata f. hoppii* — 4,55 и 7,27 г и у *C. crinita* — 1,26 и 0,41 г. Зная средний прирост

слоевища за один год и вес элиминирующихся ветвей можно определить годовую продукцию одного растения.

Годовая продукция особи зависит от ее возраста. С возрастом продукция повышается в силу увеличения числа, размера и веса ветвей, причем у молодых растений за счет первичных, а у старых — за счет адвентивных. В возрасте 12 лет и выше темп роста ствола и первичных ветвей резко замедляется и основная физиологическая деятельность слоевища переходит на адвентивные ветви. Нами проведено определение продукции особей для каждого возраста отдельно, основанное на разности среднегодового прироста слоевища между соседними возрастами. Расчеты показывают, что с возрастом годовая продукция одного растения изменяется: у *C. barbata f. barbata* от 5,5 до 47,7 г, у *C. barbata f. hoppii* от 4,1 до 175,6 г и у *C. crinita* от 0,6 до 24,0 г. Средняя годовая продукция одного растения, с учетом его среднего годового прироста и веса элиминируемых ветвей, составляет: у *C. barbata f. barbata* — 40,7, у *C. barbata f. hoppii* — 74,8 и у *C. crinita* — 16,8 г.

На основании данных о среднегодовой численности популяций в районе Севастополя определена продукция цистозиры на 1 м², которая у *C. barbata f. barbata* составляет 2724, у *C. barbata f. hoppii* — 17 138 и у *C. crinita* — 5887 г. Удельная продукция (коэффициент Р/В) равна соответственно 1,6; 6,1 и 2,5.

Изложенные выше данные позволяют сделать вывод о том, что наибольшей годовой продукцией, из расчета на одно растение, обладает *C. barbata f. hoppii* в связи с мощным развитием у нее первичных боковых ветвей, наименьшей *C. crinita*, так как у нее боковые ветви не достигают больших размеров и слабо развиваются адвентивные ветви. Последнее связано с особенностями анатомической структуры ствола (Калугина-Гутник, 1973). Однако по продукции популяций *C. crinita* занимает второе место, поскольку по численности она превосходит *C. barbata f. barbata* в 6 раз. По величине продукции одного растения *C. barbata f. barbata* занимает промежуточное положение, но из-за низкой численности популяций ее годовая продукция из расчета на 1 м² значительно меньше, чем у *C. crinita* и особенно у *C. barbata f. hoppii*.

Заросли цистозиры у берегов Крыма и Кавказа в основном состоят из *C. barbata f. barbata* и *C. crinita f. crinita*. *C. barbata f. hoppii* и особенно *C. crinita f. bosphorica* мы в расчет не берем, поскольку в целом по бассейну их удельный вес в зарослях очень незначителен. Популяции двух последних форм носят локальный характер и распространены в полузакрытых, слабо закрытых участках бухт и у опресненного Одесского побережья (*C. barbata f. hoppii*). В своем распространении *C. crinita f. bosphorica* более ограничена, чем *C. barbata f. hoppii*, так как она совершенно не выдерживает опресненные и загрязненные участки прибрежных вод. Именно поэтому у Одесского берега заросли цистозиры состоят только из *C. barbata f. hoppii*. Общая годовая продукция зарослей цистозиры складывается из суммы продукции популяций *C. barbata f. barbata*

и *C. crinita* и равна 8615 г/м^2 . Удельная продукция зарослей составляет 2,2.

Согласно нашим данным (Калугина, 1968; Возжинская и др., 1971), общие запасы цистозиры у советских берегов (кроме Одесского берега), составляют 2 млн. т. Удельная продукция зарослей равна 2,2, а годовая продукция — 4,4 млн. т.

Филлофора

В Черном море произрастает четыре вида филлофоры: *Phyllophora nervosa* (DC.) Gr ev., *P. brodiaei* (Tur n.) J. A d., *P. pseudoceranoides* (Gmel.) New. et R. T a y l o r (= *P. membranifolia* (G o o d. et W o o d.) J. A g.) и *P. traillii* H o l m. et B a t t. Из них в промысловых количествах встречаются два вида: *P. nervosa* и *P. brodiaei*. Первая относится к эндемикам Средиземноморского бассейна, в то время как вторая является типичной для флоры Северной Атлантики и в Средиземном море не произрастает. Различие в характере происхождения нашло свое отражение в циклах их развития, поэтому данные о биологии и продукции излагаются для каждого вида отдельно.

Phyllophora nervosa. Широко распространена в Черном море и произрастает в двух формах — прикрепленной и неприкрепленной. Прикрепленная филлофора растет на скалах, валунах и крупном ракушечнике в прибрежной зоне на глубине 5—25 (30) м. По величине биомассы и занимаемой площади макрофитов Черного моря ведущее место принадлежит неприкрепленной форме (Шапова, 1954; Калугина и Лачко, 1966; Калугина, Куликова и Лачко, 1967). Она произрастает на глубине 3—55 м, образуя большие скопления в виде пласта на Филлофорном поле Зернова, на «малых полях» в Каркинитском заливе и у Евпатории. Неприкрепленная филлофора образует рыхлый пласт, состоящий из спутанных между собой слоевищ. Растения крупные, не обросшие эпифитами и окрашены в ярко-пурпуровый цвет.

Глубина и характер грунта заметно влияют на анатомо-морфологическую структуру слоевища, а также на численность, биомассу, толщину пласта и продукцию филлофоры. Оптимальной глубиной для ее произрастания следует считать 20—35 (38) м, где проективное покрытие достигает 80—100%, толщина пласта 20—50 см и биомасса $2,5—10,8 \text{ кг/м}^2$. С изменением глубины в ту или другую сторону биомасса и проективное покрытие филлофоры постоянно снижаются.

P. nervosa размножается половым (цистокарпами), бесполом (тетраспорангиями) и вегетативным способами. Половой и бесполой типы размножения характерны для прикрепленной формы, а вегетативный — для неприкрепленной и пластообразующей форм. Для развития органов размножения слоевище должно постоянно и равномерно освещаться со всех сторон, что возможно только при вертикальном положении растений. При переходе к неприкрепленному образу жизни положение слоевища меняется с вертикального на

горизонтальное. От неравномерного освещения побегов и периодического перевертывания пласта придонным течением нарушается ритм развития органов размножения, что, естественно, со временем приводит к их редуцированию. С другой стороны, перемещение отдельных участков пласта по дну и трение побегов о створки раковин моллюсков способствуют частому разрыву слоевищ, что благоприятно сказывается на развитии вегетативного способа размножения.

Характерная особенность пластообразующей *P. nervosa* состоит в том, что она, размножаясь вегетативно, утратила способность воспроизводства половым и бесполом способами. Тем не менее, в силу своих биологических особенностей, более жизнеспособной она оказалась именно в неприкрепленном состоянии. Наблюдая за ростом филлофоры, помещенной в различные по характеру условий аквариумы, мы пришли к выводу, что она способна очень длительное время (до 1,5 года) переносить неблагоприятные условия, при этом не растет и не погибает. Анализ за изменением анатомической структуры слоевища показал, что при этом образуется толстая и плотная студенистая оболочка, покрывающая слой коровых клеток. При неблагоприятных условиях (слабое освещение без смены воды) наружная оболочка утолщается, грубеет и тем самым препятствует росту нижележащих коровых клеток. При переносе растений в аквариум с благоприятными для них условиями (нормальное освещение отраженного света, частая смена воды) оболочка разбухает, становится эластичной и не препятствует продолжению роста коровых клеток и образованию молодых сегментов. Это очень важно для сохранения жизнеспособности пласта. Замечено, что слоевища, расположенные в средней и нижней частях пласта, молодые сегменты не образуют. Рост происходит только у наружных побегов. При перевертывании пласта находившиеся ранее в нижней его части побеги начинают активно расти и образовывать молодые сегменты и пролификации.

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

Таким образом, у *P. nervosa* годовой линейный прирост слоевища складывается из двух сегментов — весеннего и осеннего. Замедление роста летом и зимой оставляет свои следы в структуре таллома в виде перехватов, от чего слоевище приобретает членистое строение. Средний годовой прирост слоевища в длину равен у прикрепленной формы — 30,8, у пластообразующей — 35,0 мм.

Весовой прирост филлофоры складывается из суммы выросших

на слоевище сегментов. На талломе содержится два типа сегментов: основные, берущие начало от центральной жилки, и пролификации, возникающие по краям пластин. Первый тип сегментов составляет основу прироста слоевища, большинство из них сохраняется на растениях много лет и, как правило, располагается ярусами. Пролификации же носят временный характер и по сравнению с основными сегментами в 2—4 раза меньше по размерам и в столько же раз больше по количеству. Пролификации служат местом образования органов размножения, поэтому у пластообразующей формы они развиты значительно слабее, чем у прикрепленной.

Количество образующихся молодых сегментов зависит от возраста слоевища. Поскольку у неприкрепленной формы преобладает дихотомическое ветвление, то с возрастом число молодых сегментов быстро увеличивается. Отношение веса молодых сегментов к весу старой части слоевища, наоборот, с возрастом уменьшается от 70 (в возрасте 2 года) до 15% (в возрасте 7 лет). Эти величины приближаются к данным И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1972), полученным в опытах в аквариуме.

Подсчитано, что в весенний период роста на одном растении в среднем образуется 80 сегментов (включая и пролификации) с общим весом 1,4 г. По отношению к общему весу слоевища этот прирост составляет 15,6%. Осенью на одном слоевище в среднем вырастает 60 сегментов с общим весом 0,6 г, что соответствует 15%. За год на одном растении пластообразующей филлофоры в среднем образуется 2,0 г органической массы или 30,6% к общему весу слоевища.

В природе довольно трудно наблюдать за количеством опадающих сегментов у филлофоры, к тому же у нее не остается от отломанных веточек следов, как это было отмечено у цистозир. В связи с этим процент элиминации биомассы мы высчитали ориентировочно, исходя из следующих данных. Пролификации дважды за год появляются и опадают, их годовая продукция вычислена и составляет 5% веса всего слоевища. Основные сегменты обычно появляются на вершине боковых веточек группами по 3—5, из которых на следующий год остается 2—3, а остальные отламываются. Кроме того, опадает большинство сегментов, возникающих от нерва, но расположенных с плоской поверхности пластины. Из них остаются и образуют боковую ветвь немногие. Ориентировочно число опадающих за год основных сегментов равно 25% веса слоевища. Следовательно, на слоевище филлофоры за год элиминируется в среднем 30% органической массы. Необходимо отметить, что степень разрушения и опадения сегментов прямо пропорциональна силе, природных течений, наблюдаемых в районе расположения пласта. В аквариуме, например, почти все выросшие за год сегменты, кроме пролификаций, в течение ряда лет сохраняются на слоевище, поэтому они гораздо плотнее и кустистее особей, растущих в море.

Подсчет продукции зарослей производился на основе данных по биомассе и запасам, поскольку численность пластообразующей филлофоры подсчитать практически невозможно. Средняя биомасса

P. nervosa в районе расположения основного пласта составляет 2560 г/м². Исходя из среднего годового прироста слоевища, равного 30%, годовая продукция исчисляется 768 г/м². Удельная продукция составляет 0,3. Общие запасы *P. nervosa* на Филлофорном поле достигают 4 136 250 т. Годовая продукция пласта равна 1 240 875 т. Однако основной промысловый район на Филлофорном поле содержит запасы *P. nervosa* в размере 3600 тыс. т (Калугина и Лачко, 1968). Годовая продукция филлофоры на этом участке составляет 1080 тыс. т. Средний возраст растений, слагающих пласт, равен 5 годам, поэтому восстановление запасов происходит в среднем за 5 лет.

Значительные залежи пластообразующей филлофоры содержатся на «малых полях» Каркинитского залива с общими запасами 797 900 т. Годовая продукция ее здесь достигает 239 370 т.

Phyllophora brodiaei. По количественному развитию среди видов филлофоры стоит на втором месте и произрастает на Филлофорном поле Зернова, занимая 58,8% его площади. По географическому распространению *P. brodiaei* относится к арктическо-бореальным видам. В северных морях она обитает на малых глубинах (0,5—8 м), в то время как в Черном море приспособилась к большим глубинам (25—50 м), где ее нормальное существование, как формы холодноводного происхождения, обеспечивается постоянной круглогодичной температурой воды 6—8° С. Благодаря этому у черноморских особей сроки развития сохранились такими же, как и у северных сородичей (Rosenvinge, 1929; Lund, 1959).

В Черном море *P. brodiaei* прикрепляется к створкам мидий и наиболее пышные заросли образует на глубине 38—45 м. Средняя длина слоевища здесь составляет 35, максимальная — 61 см. В целом для всех зарослей средняя длина растений равна 18 см. Кусты филлофоры очень пышные, ярко окрашенные, почти лишены эпифитов.

По *P. brodiaei* мы располагаем материалом, собранным в апреле и сентябре, поэтому наши данные о ее росте и продукции носят предварительный характер. Тем не менее мы можем вполне определенно сказать, что годовой цикл развития у *P. brodiaei* очень отличается от такового у *P. nervosa*. Рост слоевища *P. brodiaei* начинается весной. Это отчетливо видно по нежным молодым пластиночкам длиной 6—17 мм, которые в апреле составляли 4,2% общего веса слоевища. Молодые побеги возникают в основном от вершины верхнего яруса и значительно реже — от более старых частей слоевища. Наиболее интенсивный рост наблюдается летом и к сентябрю все молодые побеги заканчивают свой рост. По верхнему краю пластин в виде бахромы образуются многочисленные нематетии. Побеги, выросшие за лето, отличаются от более старых светлой окраской, пластичностью и цельностью края пластин. Более старые побеги всегда грубые, темные, узкие, так как у них разрушаются края пластин и остается только уплощенная стеблевидная часть с небольшим расширением к вершине. Обычно от побегов предыдущего года в последующем году возникает 2—5 крупных побегов длиной

60—100 мм, на вершине которых развиваются 15—20 укороченных пластин длиной 30—40 мм, с вытянутым клиновидным основанием и расширенной вершиной. Все одногодичные побеги располагаются веерообразно, одним ярусом. Ярусная структура одновозрастных побегов хорошо прослеживается и в более старых частях слоевища, благодаря чему легко определить возраст растения. С возрастом большинство побегов отламывается и остается только 1—2 главных, которые составляют ось слоевища. Средний годовой линейный прирост растений равен 70 мм.

Вес слоевища *P. brodiaei* зависит от возраста растений и изменяется в среднем от 0,05 (1 год) до 1,64 г (7 лет). Годовой прирост одной особи соответственно варьирует от 0,05 до 0,40 г. Средняя годовая продукция одного растения, вычисленная по разности прироста массы между соседними возрастами, равна 0,31 г, что составляет 25% общего веса слоевища.

P. brodiaei обычно поселяется на раковинах мидий группами по 10—20 и более побегов разной величины, поэтому средняя численность данного вида довольно высокая и достигает 1128 экз/м². Средняя продукция популяций составляет 345 г/м². Средняя биомасса зарослей равна 1400 г/м², а годовая удельная продукция — 0,25. Запасы *P. nervosa* составляют 1 449 500 т (Калугина и Лачко, 1968). Исходя из величины удельной продукции, годовая продукция зарослей исчисляется 362 375 т.

Наблюдения показывают, что чем дальше от вершины слоевища расположены старые ярусы, тем ниже величина их остаточной продукции. С возрастом вес элиминирующихся побегов повышается, составляя от 20 до 51% исходного прироста. Средний годовой процент элиминации побегов *P. brodiaei* равен 30%. Средний возраст популяций 4 года, максимальный — 10 лет.

К числу массовых видов фитобентоса Черного моря относится морская трава zostера (*Zostera marina* и *Z. nana*), запасы которой составляют 1 млн. т (Водяницкий, 1941). Не вдаваясь в вопросы ее биологии, которые успешно изучаются Н. М. Куликовой (1970, 1972), следует только отметить, что годовой ритм развития вегетативных побегов zostеры аналогичен рассмотренному выше для видов цистозеры и *P. nervosa*. Вся надземная часть (листья и побеги) zostеры однолетняя, подземная (корневища) — многолетняя. Годовая продукция вегетативной массы значительно превышает величину ее средней годовой биомассы. По данным Н. М. Куликовой (см. наст. сборник), средняя годовая удельная продукция zostеры морской в зависимости от глубины произрастания изменяется от 1,2 до 3,7. Биомасса морской травы в различных участках моря колеблется от 0,3 до 4,5 кг/м². В местах массового произрастания (Каркинитский и Джарылгачский заливы) средняя биомасса zostеры равна 2,5 кг/м². Большинство выросших за год листьев сбрасывается в этот же год, поэтому процент элиминации органической массы у zostеры очень велик и достигает 95—100% годовой продукции.

Кроме доминирующих видов фитобентоса, произрастающих в промысловом количестве, в Черном море содержится большое число сопутствующих и редких видов, запасы которых составляют примерно $\frac{1}{10}$ часть общих запасов донной растительности. Из них некоторые виды в отдельных участках моря также занимают доминирующее положение, но из-за небольшого количества они не могут иметь промыслового значения. К ним относится прикрепленная *P. nervosa*, запасы которой у берегов Крыма и Кавказа составляют 50 тыс. *m*, и *P. pseudoceranoides*, произрастающая на Филлофорном поле Зернова в количестве 25 875 *m* (Калугина и Лачко, 1968). В Егорлыцком и Тендровском заливах большие заросли образуют zostера, шаровидная форма *P. nervosa*, виды *Chondria*, *Laurencia* и *Cladophora*. По данным И. И. Погребняка (1965), общие запасы донной растительности в этих заливах достигают 500 тыс. *m*. Кроме того, большинство видов, известных для флоры водорослей Черного моря, произрастает в зарослях цистозиры в качестве сопутствующих ее видов и эпифитов. Нами установлено, что средний годовой вес этих водорослей равен 15% общего веса цистозировых зарослей и достигает 300 тыс. *m*. Подавляющее большинство данных видов относится к сезонным и однолетним формам, удельная продукция которых довольно велика и колеблется в пределах 3—7. Почти вся годовая продукция сопутствующих цистозире видов к концу их срока вегетации элиминируется.

Подводя итоги изложенному выше, можно сказать, что общие запасы донной растительности у советских берегов Черного моря составляют 10 242 тыс. *m*, из них на долю доминирующих видов приходится 9 365 650 *m* (91,3%), а остальные 876 350 *m* (8,7%) составляют сопутствующие и редкие виды. Общая годовая продукция фитобентоса достигает 9 775 300 *m*. Средняя годовая удельная продукция донной растительности равна 0,95, т. е. почти 1. Ежегодно в водоем поступает около 8 млн. *m* органической массы, образованной макрофитами.

Надо полагать, что в целом для Черного моря величина запасов и годовой продукции макрофитов значительно выше, так как не учтены данные о растительности южного и юго-западного побережий моря. К сожалению, эти районы очень слабо изучены в флористическом отношении, а сведения о количественном развитии фитобентоса отсутствуют. Следует заметить, что у турецкого побережья имеются благоприятные условия для произрастания цистозиры. Однако общие запасы водорослей здесь составят не более 2—2,5 млн. *m*, так как отсутствуют залежи филлофоры, которая у северных берегов достигает 50% общих запасов донной растительности. У берегов Болгарии запасы макрофитов, состоящие в основном из цистозиры, равны 100 тыс. *m* (Иванов, 1972). Данные о количественном развитии фитобентоса у румынского побережья отсутствуют. Судя по сведениям флористического состава (Celan, 1958. Челан, 1959) и протяженности береговой линии, запасы донной растительности не превышают таковые, известные для болгарского побережья.

Сравнительный анализ с соседними морями показывает, что по величине запасов и продуктивности фитобентоса Черное море в 8—10 раз превосходит Каспийское и Азовское моря. О количественном развитии донной растительности Средиземного моря сведения очень малочисленны и отрывочны. Судя по данным для побережий Югославии и о. Корсика (Ercegović, 1952; Molinier, 1960), а также по количественным пробам, собранным сотрудниками ИнБЮМ в 1966 г. в 66-м рейсе НИС «Академик А. О. Ковалевский», можно сказать, что в среднем биомасса водорослей Черного моря не уступает таковой Средиземного. Если исходить из отношения общих запасов растительности к общей площади водоема, то по продуктивности фитобентоса Черное море, вероятно, окажется выше Средиземного. Биомасса макрофитов Красного моря несколько уступает таковой Черного (Калугина-Гутник, 1971).

Изложенное позволяет сделать вывод о том, что по количественному развитию фитобентоса нет основания относить Черное море к обедненным водоемам. Наши данные подтверждают вывод В. А. Водяницкого (1954), сделанный на основании анализа планктона и бентоса Черного моря.

ЛИТЕРАТУРА

- Водяницкий В. А. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря.— Тр. ЗИН, 1941, 6, 2.
- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1954, 8.
- Возжинская В. Б. Беломорские фукоиды, их распределение, биология развития, продукция.— В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. «Наука», М., 1971.
- Возжинская В. Б., Цапко А. С., Блинова Е. И., Калугина А. А., Петров Ю. Е. Промысловые водоросли СССР. Справочник. «Пищевая промышленность», М., 1971.
- Зинова А. Д. и Калугина-Гутник А. А. К систематике видов рода *Gyostoseira* Ag. в Черном море.— В кн.: Новости систематики низших растений. В печати.
- Иванов Л. Биологични ресурси на Черно море и възможности за по-пълното им използване.— В кн.: Рибно стопанство, 19, 1972, 1.
- Калугина А. А. О состоянии запасов цистозир в Черном море и перспективах ее использования.— Растительные ресурсы, 1968, 4.
- Калугина-Гутник А. А. Темп роста и продукция *Phyllophora nervosa* Grev. в районе Севастопольской бухты Черного моря.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Калугина-Гутник А. А. Видовой состав и географическое распределение макрофитов Красного моря.— В кн.: Бентос шельфа Красного моря. «Наукова думка», К., 1971.
- Калугина-Гутник А. А. Некоторые особенности развития черноморской цистозир (*Cystoseira barbata* и *C. crinita*).— Бот. журн., 1973, 1.
- Калугина А. А. и Лачко О. А. Состав, распределение и запасы водорослей Черного моря в районе Филлофорного поля Зернова.— В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. «Наукова думка», К., 1966.
- Калугина А. А. и Лачко О. А. Состояние запасов и распределение биомассы филлофоры в районе Филлофорного поля Зернова Черного моря.— Тр. АзЧерНИРО, 1968, 27.

- Калугина А. А., Куликова Н. М. и Лачко О. А. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе.— В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. «Наукова думка», К., 1967.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его фауны и флоры. Изд-во АН СССР, М.— Л., 1960.
- Куликова Н. М. Рост zostеры в районе Севастополя.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Куликова Н. М. О годичном росте корневищ *Zostera marina* L.— В кн.: Биология моря, 26. «Наукова думка», К., 1972.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1936, 5.
- Погребняк И. И. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря. Автореф. докт. дис. Одесса, 1965.
- Погребняк И. И. и Островчук П. П. Некоторые вопросы роста и размножения филофоры ребристой Черного моря.— Биология, 1972, 6.
- Сабинин Д. А. и Щапова Т. Ф. Темп роста, возраст и продукция *Cystoseira barbata* в Черном море.— Тр. ИОАН, 1954, 8.
- Щапова Т. Ф. Филлофора Черного моря.— Тр. ИОАН, 1954, 11.
- Челан М. С. Очерк зимней водорослевой растительности у берегов Аджидажи (Черноморское побережье Румынской Народной республики).— Бот. журн., 1959, 44.
- Ярцева И. А. Физиологические и биологические особенности черноморской *Phyllophora nervosa* (D C) Grev. Автореф. дис. Одесса, 1964.
- Яценко Г. К. Физиологические особенности черноморской бурой водоросли цистозир *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) J. Ag. Автореф. дис. Одесса, 1963.
- Celan M. Noi contributii la cunoasterea florei si vegetatiei marii negre.— Analele Univ. C. I. Paphon — Bucuresti. Seria St. Naturii, 1958, 17.
- Ercegović A. Yadranske cistosire.— Fauna et Flora Adriatica, 2. Split, 1952.
- Lund S. The marine algae of east Greenland. I. Taxonomical part.— Meddelelser om Grenland, 1959, 156, 1, KØbenhavn.
- Molinier R. Etude des biocenoses marines du cap Corse (France).— «Vegetation», Acta geobot., IX, 3, 1960.
- Rosenvinge L. K. Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus.— D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd., 1929, 8, KØbenhavn.

BIOLOGY AND PRODUCTION OF MASS SPECIES OF THE BLACK SEA PHYTOBENTHOS

A. A. Kalugina - Gutnik

Summary

On the basis of observations of the algae growth and development in the aquarium and in nature during different seasons, the production is calculated for some macrophytobenthos principal forms (*Cystoseira* and *Phyllophora*) in the Black Sea. The greatest production is observed in the spring and autumn periods. In summer and winter there occurs a decrease in the growth rate of macrophytes. The productivity rate is connected with the development cycles of plants. On the average the total annual production of macrophytes at the Black Sea Soviet coast reaches 10 mill. t. of green mass approximately.