

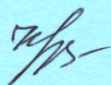
582.273:574:639.64(262.5)

М 64

ПРОВ 2010

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

МИРОНОВА



НАТАЛИЯ ВСЕВОЛОДОВНА

УДК 582.273:574:639.64 (262.5)

**ЭКОЛОГИЯ, ФИТОЦЕНОЛОГИЯ И КУЛЬТИВИРОВАНИЕ
ЧЕРНОМОРСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА *GRACILARIA***

03.00.17 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание научной степени
кандидата биологических наук

Севастополь - 2005

Диссертация является рукописью

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского НАН Украины, г. Севастополь

Научный руководитель: член-корреспондент НАН Украины,
доктор биологических наук, профессор
Заика Виктор Евгеньевич
Институт биологии южных морей НАН Украины,
ведущий научный сотрудник

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Сиренко Лидия Акимовна
Институт гидробиологии НАН Украины,
главный научный сотрудник

доктор биологических наук, профессор
Самышев Эрнест Зайнулинович
Институт биологии южных морей НАН Украины,
заведующий отделом функционирования морских
экосистем

Ведущая организация: Одесский национальный университет
им. И. И. Мечникова,
кафедра гидробиологии и общей экологии

Защита диссертации состоится « 21 » декабрь 2005 г. в 12 часов на
01 Института
тополь, просп.

ологии южных
ова, 2.

аевская А.В.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. За более чем столетнюю историю изучения флоры и донной растительности Черного моря исследования рода грацилярия, виды которого являются ценными агарофитами, носили случайный характер, давая сравнительно ясное представление лишь об их распространении и ограниченное – о ресурсах. Вместе с тем, полученные нами сведения о запасах черноморских видов грацилярии дают основание утверждать, что их современное состояние, в том числе на украинском шельфе, не позволяет организовать промысел в объеме, необходимом для промышленности. В этих условиях исследования в области культивирования перспективных агарофитов, особенно грацилярии, с целью получения ценных полисахаридов, а также создания природного биофильтра на морских фермах по выращиванию различных гидробионтов становятся наиболее актуальными. В свою очередь, разработка технологий культивирования агарофитов невозможна без знания видовой принадлежности объектов выращивания, закономерностей их роста и развития, количественного распределения, сезонной и межгодовой динамики, влияния экологических факторов на рост и развитие в природных популяциях.

Связь работы с программами, темами, планами. Работа является частью программы исследований Института биологии южных морей НАН Украины и была выполнена в течение последних 20 лет в рамках 10 бюджетных тем и одной хозяйственной темы. Наиболее полно результаты исследований отражены в следующих темах: «Разработка критериев выбора объектов культивирования и мест размещения марихозяйств» (№ гос. регистрации 0185.0012.030; 1984-1988 гг.), «Разработка теории и методов культивирования морских водорослей, беспозвоночных и рыб» (№ гос. регистрации 0187.0012.496; 1986-1990 гг.), «Физиолого - биохимические основы продуцирования вещества для организации современной марикультуры» (№ гос. регистрации 0187.0012.496; 1990-1996 гг.), «Изучить общие эколого-продукционные процессы мелиорации среды и марикультуры в прибрежных районах Черного моря» (№ гос. регистрации 0196U022106; 1996-1999 гг.), «Разработка научных основ биотехнологий воспроизводства и использования морских ресурсов» (№ гос. регистрации 0101U001448; 2001-2005 гг.), а также «Разработка способов выращивания грацилярии на Черном море для получения агара» (1989 г.). Во всех перечисленных темах диссертант был ответственным исполнителем.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы заключалась в изучении эколого-фитоценологических особенностей распределения водорослей рода грацилярия (*Gracilaria verrucosa* и *G. dura*) в Черном море и разработке научно-практической и теоретической основы их культивирования.

Цель работы определила следующие задачи:

- выявить зависимость анатомо-морфологической структуры видов и форм слоевищ грацилярии от сезона, глубины и района произрастания

- исследовать видовой состав и количественную структуру фитоценозов с участием грацилярии, определить их роль в сложении растительных сообществ и оценить состояние запасов
- проанализировать сезонную динамику размерно-весовой структуры ценопопуляций видов и форм грацилярии в различных условиях местообитания
- дать характеристику продукционных показателей грацилярии и выявить оптимальные условия ее роста при интенсивном культивировании с варьированием заданных параметров среды

Объект исследования - виды и внутривидовые таксоны черноморской грацилярии, их природные ценопопуляции и фитоценозы.

Предмет исследования – анатомо-морфологические показатели видов грацилярии, структурно-функциональные характеристики их ценопопуляций и фитоценозов, запасы, продукционные свойства и технологии выращивания агарофитов в интенсивной культуре.

Методы исследования. В работе использовали полный анатомо-морфометрический анализ слоевищ [Tseng,Xia,1999]; стандартные количественные методы исследования морского макрофитобентоса, в том числе оценки запасов по сырой массе [Еременко,1967; Калугина,1969, 1975; Громов,1973; Левин,1994]; культивирование грацилярии в проточных и непроточных системах по разработанной для морских макрофитов схеме [Силкин и др.,1992]. Все исходные полевые и экспериментальные данные обработаны с применением вариационно-статистического анализа, пакет Statistica-5.2 для ПК.

Научная новизна полученных результатов. На основе полного анатомо-морфометрического анализа впервые проведена ревизия рода грацилярия в Черном море и восстановлено существование двух его видов: *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и *G. dura* (Ag.) J. Ag. У обоих видов выявлено и описано по три формы, две из которых являются неприкрепленными и одна прикрепленная. Впервые прослежена сезонная динамика структурно-функциональных показателей фитоценозов, в состав которых входила грацилярия. На основе данных размерно-весовой структуры ценопопуляций выявлена смена генераций видов и форм грацилярии в природных условиях. Впервые оценены запасы наиболее крупных скоплений грацилярии в Черном море. Показаны возможность и перспективность культивирования *G. verrucosa* f. *procerrima*, у которой изучены особенности роста, продукции и формирования талломов в различных экспериментальных условиях.

Практическое значение полученных результатов. Знание эколого-продукционных свойств, динамики основных количественных показателей фитоценозов и ресурсной составляющей является основой для воспроизводства и внедрения грацилярии в марикультуру. Анатомо-морфологический аспект исследований, изучение сезонной изменчивости морфоструктурных элементов талломов необходимы для идентификации видов грацилярии и представляют таксономическую значимость. Разработанные теоретические и научно-

практические основы культивирования грацилярии в проточных и непроточных системах направлены на создание отечественной сырьевой базы агарофитов и снижение уровня закупки агара.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. Обработка количественных и качественных проб, в том числе статистическая, идентификация видов, анализ, обобщение и интерпретация полученных данных выполнены автором самостоятельно. В работах, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоял в постановке научных задач и обсуждении методических проблем исследований, сборе, обработке и анализе материала. Длительный срок наблюдений обеспечил достоверность и надежность полученных результатов.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на 20 научных конференциях и симпозиумах, наиболее полно на следующих: VII делегатский съезд Украинского ботанического общества (г. Киев, 1982 г.), IV Всесоюзное совещание по научно – техническим проблемам марикультуры (г. Владивосток, 1983 г.), I Всесоюзная конференция по актуальным проблемам современной альгологии (г. Черкассы, 1987 г.), Всесоюзный семинар по проблемам производства продукции из красных и бурых водорослей (г. Владивосток, 1987 г.), III Всесоюзная конференция по морской биологии (г. Севастополь, 1988 г.), Международный симпозиум по современным проблемам марикультуры в социалистических странах (п. Большой Утриш, 1989 г.), Первый (г. Киев, 1993 г.) и третий (г. Тернополь, 2001 г.) съезды гидроэкологического общества Украины, III Международная научно - практическая конференция по морским технологиям: проблемы и решения. Водные биоресурсы и аквакультура (г. Керчь, 2004 г.), III Международная конференция по актуальным проблемам современной альгологии (г. Харьков, 2005 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 45 работ, из них 16 статей (7 – без соавторов) в журналах, утвержденных ВАК Украины, 26 - в материалах и тезисах конференций, заявлено и подтверждено 3 авторских изобретения.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 138 страницах текстового материала и состоит из введения, обзора литературы, 4-х разделов, 12-ти подразделов и 4-х пунктов собственных исследований, выводов и списка использованной литературы, включающего 474 источника (в том числе иностранных – 348). Текст иллюстрирован 28 таблицами и 46 рисунками. Общий объем рукописи составляет 253 страницы.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В разделе представлен анализ опубликованных данных о систематическом положении видов рода грацилярия, в том числе черноморских, обсуждаются их экологические особенности и распространение в Мировом океане. Отражены различные аспекты культивирования и использования видов грацилярии.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ, РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследований послужили качественные и количественные пробы макрофитобентоса, в состав которых входила грацилярия, собранные в Севастопольском регионе (бухта Казачья, мыс Коса Северная) и в бухте Новороссийская в 1976-1988 гг. В б. Казачья и у м. Коса Северная количественные пробы отбирали по сезонам на глубинах 3, 6 и 15 м и ежемесячно на глубине 4 м. В б. Новороссийская они были собраны по сезонам у западного побережья на глубинах 10 и 15 м. Все количественные пробы были отобраны водолазными специалистами учетной рамкой 50x50 см в четырехкратной повторности, всего собрано и обработано свыше 420 проб. Картирование и оценка запасов выполнены по результатам двух подробных съемок донной растительности в б. Казачья (1984 г.) и б. Новороссийская (1987 г.), где сосредоточены крупнейшие в Черном море скопления грацилярии. При описании структуры фитоценозов и их пространственно - временной изменчивости придерживались основных положений классификации донной растительности Черного моря [Калугина-Гутник, 1975].

Размерно-весовой состав ценопопуляций грацилярии исследовали более чем на 14 тыс. растений, у которых учитывали длину и сырой вес, с шагом 1 см и 0,1 г были построены соответствующие гистограммы. Для 1136 талломов выполнен полный анатомо-морфологический анализ, для которого на каждой глубине в исследуемых регионах у обоих видов отбирали по 10 слоевищ каждой формы. У этих растений учитывали общую длину слоевища (L), длину (l_i) и количество (n_i) боковых ветвей i -го порядка, а также общее число ветвей всех порядков, кустистость таллома (N). Анатомо-метрический анализ включал измерение толщины кутикулы, длины (высоты) и ширины клеток корового, промежуточного и центрального слоев у вершины (B), в средней части (C) и у основания (O) ствола слоевища; кратность анатомических измерений была равна 20. Всего выполнено более 200 тыс. измерений. Для исследования анатомического строения применяли световой микроскоп МБИ-3, оригинальные рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

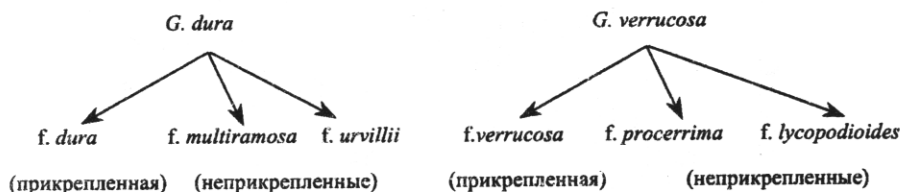
Культивирование неприкрепленной формы *G. verrucosa* f. *procerrima* проводили в условиях регулируемых параметров среды (температура, освещенность, минеральное питание). Общая первоначальная масса всех фрагментов слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* в культиваторах составляла 1-2,5 г/л, что является наиболее оптимальной плотностью посадки для видов рода грацилярия [Hanisak, Ryther, 1984; Edding et al., 1987; Rueness et al., 1987; Ядыкин, 1990]. Во всех 3-х длительных экспериментах (120, 140 и 60 суток) по выращиванию грацилярии спустя 15-20 дней определяли изменение динамики общей массы талломов и вычисляли удельную скорость роста фрагментов слоевищ [McLachlan, Bird, 1986]. Помимо этого, в каждом опыте маркировали 3-8 апикальных фрагментов, а затем через каждые 15 дней определяли их общую длину, массу и морфометрические показатели (толщину, длину и количество ветвей всех порядков), рассчитывали площадь поверхности ветвей каждого

порядка (S_i) и общую площадь поверхности талломов (S) [Хайлов, Парчевский, 1983; Миничева, 1990]. В эксперименте по интенсивному культивированию грацилярии рассчитывали уравнения регрессии по общей массе слоевищ (W), их продукции (P), удельной скорости роста (μ) и морфометрическим показателям талломов (L - общая длина растения, l_i - длина ветвей, n_i - количество ветвей, D - диаметр ствола и d_i - диаметр ветвей).

В разделе приведена также физико-географическая характеристика районов исследования, описаны экологические факторы, влияющие на рост и развитие грацилярии, состояние ее сообществ.

КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ И ФОРМ ГРАЦИЛЯРИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ И ИХ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Многолетние наши исследования рода *Gracilaria* в Черном море подтвердили правомерность выделения Н.Н. Ворониным (1908, 1909) двух видов грацилярии (*G. verrucosa* и *G. dura*), которые были объединены позднее в один - *G. verrucosa* [Калугина, Миронова, 1985]. Помимо анатомо-морфологических диагностических признаков выделение *G. dura* из *G. verrucosa* подтверждено также результатами генетических и биохимических исследований обоих видов и их форм [Судьина и др., 1994, Столбова и др., 1987, Столбова, 1988, 1989, Иванов, Столбова, 1989]. У *G. verrucosa* и *G. dura* выделено и описано по одной прикрепленной и по две неприкрепленных формы [Миронова, 2000 а,б].



Сравнительный анализ диагностических признаков *G. dura* и *G. verrucosa* показал, что оба вида и их формы, как и большинство представителей этого рода, характеризуются высокой изменчивостью анатомо-морфологической структуры. Наиболее вариабельными у грацилярии являются такие признаки как окраска таллома, текстура и степень ветвления слоевищ. Хотя они наиболее пластичны, их отличия, тем не менее, сохраняются в течение всего жизненного цикла. Слоевища *G. dura* красно-пурпурового цвета, упругие, жесткие, мясисто-хрящевидные; ствол и боковые ветви довольно толстые, грубые, притупленные у вершины. Для *G. verrucosa* характерны талломы зеленовато-коричневой окраски, мягкие, часто вялые, с длинными, тонкими, нитевидными боковыми ветвями, сужающимися к вершине. На основании проведенных исследований выявлено, что анатомическая структура черноморских видов является типичной для рода *Gracilaria*. Между видами и формами грацилярии обнаружены незначительные различия в толщине кутикулы, размерах клеток корового, промежуточного и центральных слоев.

Толщина кутикулы обоих видов и их форм возрастает от вершины к основанию ствола (от $4,6 \pm 0,1$ до $11,2 \pm 1,4$ мкм), причем у прикрепленных форм она максимальна у подошвы (до 15 мкм). Для неприкрепленных форм (*G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima*) отмечено утолщение кутикулы в периоды максимальной летней и минимальной зимней температур воды.

Количество рядов коровых клеток у *G. dura* и *G. verrucosa* и их форм снижается в направлении от основания к вершине ствола. Их наибольшее число (6-10) зарегистрировано у прикрепленных форм у подошвы таллома. Ширина и высота коровых клеток у прикрепленных форм обоих видов грацилярии увеличивается от вершины к средней части ствола, а у неприкрепленных – на всем его протяжении. Данные параметры коровых клеток варьируют в незначительных пределах от $7,1 \pm 0,6$ до $16,1 \pm 0,6$ и от $9,8 \pm 0,8$ до $17,8 \pm 0,7$ мкм соответственно (рис.1).

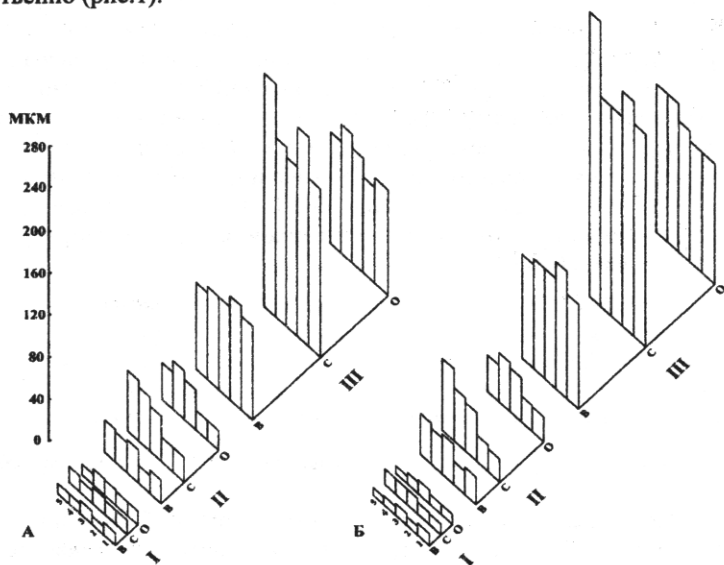


Рис. 1. Изменение ширины (А) и длины (Б) клеток корового (I), промежуточного (II) и центрального (III) слоев на поперечном срезе слоевищ *G. dura* f. *dura* у вершины (В), в средней части (С) и у основания (О) ствола талломов в летне-осенний сезон на глубине 15 м в регионе Севастополя (1- выход из б. Казачья, 2- м. Коса Северная) и б. Новороссийская (3 - средняя часть западного побережья, 4 - восточный мол, 5 - средняя часть восточного побережья)

Наибольшие размеры клеток промежуточного и центрального слоев обоих видов выявлены у прикрепленных форм в средней части ствола, а у неприкрепленных – у его основания. Их диаметр колеблется от вершины к основанию ствола талломов от $14,5 \pm 1,2$ до $76,3 \pm 4,2$ и от $38,5 \pm 4,0$ до $278,5 \pm 23,2$

мкм (рис.1). Центральные клетки прикрепленных форм *G. dura* f. *dura* и *G. verrucosa* f. *verrucosa* у подошвы слоевища имеют толстую оболочку.

В целом, у прикрепленных *G. dura* f. *dura* и *G. verrucosa* f. *verrucosa* у основания ствола таллома наблюдается наиболее утолщенная кутикула, большее количество рядов коровых клеток, меньшие размеры и более плотное расположение центральных клеток. Кроме этого, для них характерно значительное сужение диаметра ствола у подошвы, по сравнению с неприкрепленными формами грацилярии, у которых толщина ствола возрастает в основном от вершины к его основанию (табл.1).

Таблица 1

Изменение диаметра ствола талломов у видов и форм грацилярии в летне-осенний сезон в б. Казачья

Вид	Форма	Диаметр ствола, мкм		
		Вершина	Средняя часть	Основание
<i>G. dura</i>	f. <i>dura</i>	357,3±35,2	738,5±51,4	606,0±35,6
	f. <i>multiramosa</i>	303,4±22,6	692,5±33,0	909,1±42,3
	f. <i>urvillii</i>	561,6±50,6	897,6±34,0	849,6±44,3
<i>G. verrucosa</i>	f. <i>verrucosa</i>	219,6±23,3	522,6±35,7	379,3±28,9
	f. <i>procerrima</i>	262,6±17,2	694,8±22,9	709,7±32,1
	f. <i>lycopodioides</i>	329,6±41,8	821,4±18,6	729,9±25,7

По сравнению с анатомо-метрическими характеристиками, наиболее выраженные отличия у обоих черноморских видов грацилярии и их форм выявлены по морфометрическим параметрам: количеству и длине боковых ветвей, характеру ветвления. У *G. dura* наиболее развиты ветви 3-4-го, а у *G. verrucosa* – 1-2-го порядков, при этом для первого вида характерны более длинные ветви всех порядков (рис.2,3). Формы *G. dura* f. *dura* и *G. dura* f. *multiramosa* имеют значительное сходство в расположении ветвей и их развитии на всех участках таллома, а *G. dura* f. *urvillii* отличается от них по типу ветвления, общему количеству и длине ветвей всех порядков (рис.2). Среди форм *G. verrucosa* обособленное положение занимает *G. verrucosa* f. *lycopodioides*, поскольку у нее зарегистрированы наибольшее количество ветвей 2-го порядка и сравнительно небольшое число ветвей других порядков (рис.3).

Длина и количество ветвей на слоевищах обоих видов грацилярии и их форм уменьшаются пропорционально увеличению расчлененности талломов. Наибольшая кустистость слоевищ *G. dura* f. *dura* выявлена у прибойных открытых берегов региона Севастополя, по сравнению с талломами полузащищенных участков б. Новороссийская. При увеличении глубины от 10 до 15 м количество ветвей на талломах снижается в 10 раз, а их длина - в 1,5 раза.

Одновершинный характер изменения размеров ветвей и степени кущения талломов у прикрепленной *G. dura* f. *dura* позволяет считать, что эта форма образует в Черном море за год одну генерацию, а двухвершинная кривая,

характерная для неприкрепленных *G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima*, свидетельствует о существовании у этих форм двух генераций в год.

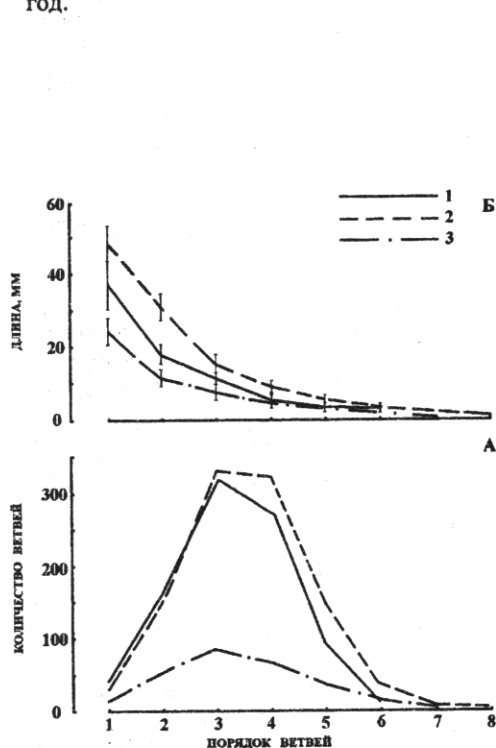


Рис.2. Количество (А) и длина (Б) ветвей (1 - 8-го порядков) на слоевищах *G. dura* f. *dura* (1), *f. multiramosa* (2) и *f. urvillii* (3) в летне-осенний сезон в б. Казачья

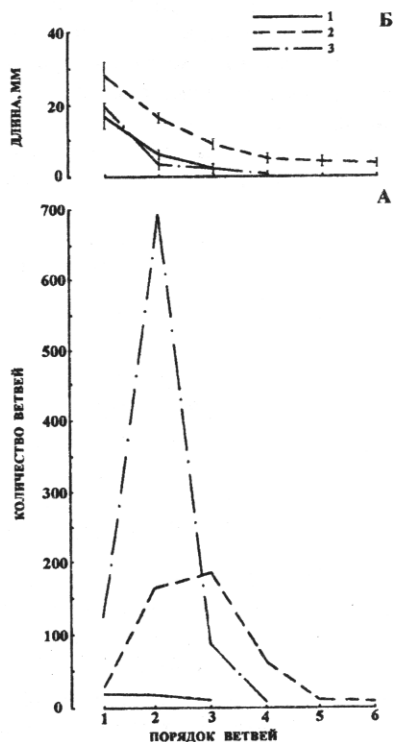


Рис.3. Количество (А) и длина (Б) ветвей (1 - 6-го порядков) на слоевищах *G. verrucosa* f. *verrucosa* (1), *f. procerrima* (2) и *f. lycopodioides* (3) в летне-осенний сезон в б. Казачья

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ ВИДОВ ГРАЦИЛЯРИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Встречаемость в фитоценозах прикрепленных и неприкрепленных форм грацилярии обусловлена типом донных осадков. Прикрепленные формы грацилярии приурочены исключительно к зоне ракушечника и распространены в нижней сублиторальной зоне - глубина 10-30 м [Воронихин, 1925; Зернов, 1913; Морозова-Водяницкая, 1930, 1936]. В ряде районов они произрастают на глубине от 3 до 15 м [Воронихин, 1908, 1909; Морозова-Водяницкая, 1927; Зинова Е.С., 1927, 1935; Миронова, 1982, 1983, 1985].

Неприкрепленные формы чаще всего являются сопутствующими видами в фитоценозах морских трав, предпочитают илисто-песчаные донные осадки и распространены на глубине от 3 до 8 м [Морозова-Водяницкая, 1930; Калугина-Гутник, 1975; Калугина-Гутник и др., 1987; Миронова, 1979, 1988, 2000 а,б].

Состав и структура грациляриевых фитоценозов в разных районах Черного моря. В регионе Севастополя выделены и описаны три фитоценоза, в состав которых входят оба вида грацилярии: *Gracilaria dura* f. *dura* + *Nereia filiformis*; (*Cystoseira barbata*) - *Phyllophora nervosa* - *Cladophora dalmatica*; *Zostera marina* + *Potamogeton pectinatus*.

Фитоценоз *Gracilaria dura* f. *dura* + *Nereia filiformis* произрастает на глубине 15 м у входа в б. Казачья. Сообщество многолетнее, олигодоминантное, его проективное покрытие невелико (ПП) – от 5 до 10%. Биомасса фитоценоза низкая и колеблется от 13,3 до 49,8 г/м². Биомасса *G. dura* f. *dura* составляет 4,8-20,3 г/м², а *G. verrucosa* f. *verrucosa* – 1,1-11,4 г/м² (36-41% и 8-23% общей биомассы сообщества соответственно). Высокие значения индекса Шеннона (H=2,33-2,34) отражают мозаичность сообщества.

Фитоценоз (*Cystoseira barbata*) - *Phyllophora nervosa* - *Cladophora dalmatica* встречается на глубине 15 м у м. Коса Северная. Структура сообщества многолетняя, полидоминантная, четырехъярусная, ПП невысоко (5-20%). Биомасса фитоценоза колеблется от 65,9 до 112,7 г/м², биомасса *G. dura* f. *dura* изменяется от 24,0 до 64,9 г/м² (21-98% общей биомассы сообщества). Значения индекса H варьируют от 0,14 до 1,65, что свидетельствует об упрощенной структуре сообщества.

Фитоценоз *Zostera marina* + *Potamogeton pectinatus* широко распространен в правом рукаве б. Казачья на глубине от 3 до 6 м. Сообщество многолетнее, двухъярусное, ПП 40-100%. Между побегами морских трав находятся пласты неприкрепленных форм обоих видов грацилярии - *G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima*. Биомасса zostеро-рдестового фитоценоза колеблется от 68,6 до 1787,3 г/м². Наибольшие количественные показатели сообщества зарегистрированы летом, в период активной вегетации морских трав, оба вида грацилярии встречаются в течение всего года (табл.2). Биомасса *G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima* варьирует в широком диапазоне от 0,3 до 870,0 г/м² и от 0,01 до 889,4 г/м² соответственно (0,1-77% и 0,1-82% общей биомассы фитоценоза).

В б. Новороссийская виды грацилярии встречаются в составе четырех донных фитоценозов: *Gracilaria dura* f. *dura* + *Nereia filiformis*; *Cystoseira crinita* + *C. barbata*-*Cladostephus verticillatus* - *Corallina mediterranea*; *Cystoseira barbata* - *Ulva rigida*; (*Cystoseira barbata*) - *Phyllophora nervosa* - *Cladophora dalmatica*.

Фитоценоз *Gracilaria dura* f. *dura* + *Nereia filiformis* встречается вдоль западного побережья бухты на глубине 10-15 м от мыса Любви до острова Суджук. На глубине 10 м у м. Любви биомасса сообщества колеблется от 2,2 до 60,9 г/м², в его составе встречается только *G. dura* f. *dura*, биомасса которой достигает максимальных значений в июне и октябре (99-100% общей биомассы фитоценоза) (ПП не превышает 10%). Фитоценоз характеризуется

преобладанием видов - доминантов, что обуславливает низкие значения индекса Н (0,05-1,41). По мере удаления в сторону открытого побережья бухты происходит усложнение структуры сообщества, повышение его биомассы в 3-5 раз, однако количественные показатели *G. dura f. dura* остаются неизменными (ПП 5-20%). Максимум биомассы грацилярии отмечен в июне, тогда как наибольшая доля в сложении фитоценоза зарегистрирована в середине весны. Значения индекса Н (от 1,05 до 2,48) отражают полидоминантную структуру сообщества. У открытого побережья западного берега (о. Суджук) биомасса фитоценоза достигает максимальных значений (530,1 г/м²), тогда как доля *G. dura f. dura* снижается до 6% общей биомассы сообщества (ПП 20-30%).

Таблица 2

Изменение биомассы zostеро-рдестового фитоценоза, видов грацилярии и индекса Шеннона (Н) в б. Казачья по месяцам и глубинам

и индекса шеннона (H) в 0. Казачья по месяцам и глубинам							
Глубина, м	Месяц	Биомасса фитоценоз а, г/м ²	Биомасса				H
			<i>G. dura f. multiramosa.</i>		<i>G. verrucosa f. procerrima</i>		
			г/м ²	%	г/м ²	%	
3	Январь	939,7	353,9	37,7	242,6	25,8	1,56
	Февраль	217,2	47,6	21,9	151,1	69,6	1,15
	Март	766,7	138,1	18,0	626,6	81,7	0,71
	Май	1147,2	292,8	25,5	846,4	73,7	0,89
	Июнь	1455,4	444,6	30,5	889,4	61,1	1,43
	Июль	1135,9	870,0	76,6	215,2	19,0	1,02
4	Январь	176,3	52,0	29,5	-	-	2,24
	Февраль	266,5	70,0	24,3	-	-	0,87
	Март	133,0	33,0	24,8	9,0	6,8	1,38
	Апрель	490,5	127,3	25,9	-	-	1,66
	Май	270,0	32,0	11,9	35,0	13,0	1,57
	Июнь	343,0	142,3	41,5	-	-	1,42
	Июль	1787,3	0,3	-	-	-	1,06
	Август	266,8	44,0	16,5	1,0	0,4	1,86
	Сентябрь	418,8	138,8	33,1	3,8	0,9	2,58
	Октябрь	180,0	111,5	61,9	4,0	2,2	0,70
6	Ноябрь	287,0	15,5	5,4	6,3	2,2	1,32
	Декабрь	466,8	94,3	20,2	-	-	1,47
	Январь	68,6	22,4	32,7	10,1	14,8	2,37
	Февраль	186,8	48,7	26,1	7,1	3,8	1,16
	Март	252,0	124,1	49,3	4,0	1,6	1,00
	Май	153,7	8,3	7,7	0,3	0,2	2,27
	Июль	358,3	116,0	32,4	15,0	4,2	1,88
	Август	101,0	26,6	26,3	3,4	3,3	1,68
	Сентябрь	175,7	24,4	13,9	0,1	0,1	0,96

На глубине 15 м у м. Любви содоминантами грациляриево-нерейевого фитоценоза являются *Cystoseira crinita*, *Ulva rigida*, *Codium vermilara*, *Gelidium latifolium* и *G. crinale*, значение ПП сообщества невелико (1-10%). Биомасса фитоценоза варьирует в течение года от 4,2 до 17,8 г/м², а биомасса *G. dura* f. *dura* - от 1,9 до 7,0 г/м². Доля грацилярии максимальна весной (77% общей биомассы фитоценоза), а в остальные сезоны составляет 28-39%. О стабильности флористического состава сообщества свидетельствуют значения индекса Н (от 1,28 до 1,95). В средней части западного побережья бухты биомасса фитоценоза и биомасса *G. dura* f. *dura* возрастают в 1,5-3,5 раза (до 6,9-51,6 и 2,3-25,8 г/м² соответственно) (ПП 5-20%). В летний период доля грацилярии в сообществе достигает 98%, а зимой и осенью не превышает 27-38% его общей биомассы. Значительное варьирование индекса Н (от 0,11 до 2,15) отражает сложную структуру фитоценоза. У открытой части западного берега (о. Суджук) отмечено снижение ПП и биомассы сообщества (38,4 г/м²), количественные показатели *G. dura* f. *dura* также невелики (9,4 г/м²).

Фитоценоз *Cystoseira crinita* + *C. barbata* - *Cladostephus verticillatus* - *Corallina mediterranea* относится к ключевым черноморским сообществам и широко распространен вдоль восточного и западного побережья б. Новороссийская на глубине от 3 до 15 м. Его структура четырехъярусная, полидоминантная, многолетняя с высоким ПП (80-100%). Более четверти века назад в цистозировых фитоценозах стало наблюдаться произрастание *G. dura* f. *dura* на створках отмерших моллюсков, что не было отмечено ранее ни в одном из исследуемых районов Черного моря. Показательно, что граница распространения грацилярии значительно смещена к берегу, ее небольшие скопления обнаружены на глубинах от 3 до 7 м. Доля вида в биомассе сообщества невелика (0,1-1,7%). Помимо *G. dura* f. *dura* в составе цистозирового фитоценоза изредка встречается *G. verrucosa* f. *procerrima*, неприкрепленные слоевища которой, возможно, переносятся прибрежными течениями с близлежащих районов произрастания.

Фитоценоз *Cystoseira barbata* - *Ulva rigida* встречается на восточном побережье бухты у м. Шесхарис на глубине 3 - 8 м. Сообщество четырехъярусное, полидоминантное, многолетнее, ПП высокое (70-100%). Его биомасса варьирует от 105,9 до 702,7 г/м², в нем наиболее высока доля *G. verrucosa* f. *procerrima* (9-53%), у *G. dura* f. *dura* она значительно ниже (0,1-3%).

Фитоценоз (*Cystoseira barbata*) - *Phyllophora nervosa* - *Cladophora dalmatica* произрастает на отдельных участках восточного побережья в средней и открытой частях бухты на глубине 10 и 15 м. Он отличается от такого же сообщества, описанного в акватории Севастополя, более высокими значениями ПП (50-70%), большим видовым разнообразием и различным составом содоминантов. Его биомасса колеблется от 91,7 до 235,5 г/м², доля *G. dura* f. *dura* не превышает 2-17%.

Сравнительный анализ многолетних изменений структуры донных фитоценозов с участием грацилярии в различных районах моря выявил ее существенную трансформацию, обусловленную в основном увеличением уровня эвтрофирования, сопровождающегося понижением прозрачности воды

и усилением заиления донных осадков. За период с 1977 по 1987 гг. в фитоценозах морских трав в б. Казачья отмечено сокращение в 1,5 раза количества видов, снижение доли *Zostera marina* и *G. dura* f. *multiramosa* в биомассе сообщества и увеличение таковой у *Potamogeton pectinatus* и *G. verrucosa* f. *procerrima*, которые предпочитают более высокую степень заиления донных осадков. В этих условиях биомасса фитоценоза возросла до 411,9 - 1255,6 г/м², при этом биомасса *G. verrucosa* f. *procerrima* увеличилась, в целом, более, чем на два порядка и варьировала от 150,6 до 739,3 г/м² (18-61% общей биомассы сообщества). Наряду с этим биомасса *G. dura* f. *multiramosa* резко снизилась и не превышала 0,8-13,2 г/м² (0,1-3% общей биомассы фитоценоза). В этот же период в б. Новороссийская наблюдалось катастрофическое снижение биомассы цистозировых и грациляриево-нерейевого фитоценозов (в 5-50 раз). Вблизи зоны ракушечника на участках дна, ранее занятых цистозирой, отмечено распространение *G. dura* f. *dura* (глубина от 3 до 10 м), доля которой составила 0,1-3,1% общей биомассы цистозирового фитоценоза. В грациляриево-нерейевом сообществе доля *G. dura* f. *dura* снизилась от 36-100% до 8-18% общей биомассы фитоценоза. Вблизи реконструированного нефтяного терминала «Шесхарис» в зоне илисто-песчаных донных осадков, нетипичных ранее для этого участка бухты, отмечено распространение скоплений неприкрепленной *G. verrucosa* f. *procerrima*, биомасса которой достигла 54,0-278,4 г/м².

Оценка запасов обоих видов грацилярии в Черном море показала, что в б. Казачья они выше, чем в б. Новороссийская (54,5 и 42,3 т соответственно), хотя сосредоточены на значительно меньшей площади (24,7 и 201,5 га соответственно). В б. Казачья на 1 га в среднем приходится более 300 кг *G. dura* f. *multiramosa* и почти 2 т *G. verrucosa* f. *procerrima*, тогда как в б. Новороссийская - 100 кг *G. dura* f. *dura* и свыше 1 т *G. verrucosa* f. *procerrima*.

Пространственно-временная характеристика структуры ценопопуляций грацилярии. В подразделе приведены данные о сезонной динамике размерно-вещного состава ценопопуляций двух видов грацилярии и их форм в фитоценозах акватории Севастополя и б. Новороссийская.

Анализ размерно-вещного состава ценопопуляции *G. dura* f. *dura* у входа в б. Казачья показал, что в течение года она представлена в основном особями высотой 4-10 см и массой 0,1-0,4 г, тогда как у м. Коса Северная доминируют растения высотой 2-8 см и массой 0,1-0,2 г. Вдоль западного и восточного побережий б. Новороссийская в ценопопуляциях *G. dura* f. *dura* преобладают более мелкие растения высотой от 1 до 4 см и массой до 0,1 г, при увеличении глубины от 10 до 15 м происходит уменьшение средней длины и массы слоевищ в 1,5-2 и 1,5-14,5 раз соответственно, сокращение количества размерных и весовых классов (в 1,5-10 раз). Выявлено, что в акватории Севастополя средняя высота и масса слоевищ *G. dura* f. *dura* в 3 и 30 раз выше, а размерно-вещной спектр шире в 2 и 6,5 раз, по сравнению с б. Новороссийская, антропогенное загрязнение которой наиболее высоко (табл.3). За период с 1978 по 1987 гг. граница распространения *G. dura* f. *dura*

сместилась с глубины 10-15 до 5-7 м у западного берега и до 3-10 м – у восточного, отмечено расширение ареала вдоль открытых прибрежий, где ниже степень эвтрофирования. При этом произошло значительное снижение средних значений длины и массы слоевищ, в составе ценопопуляций преобладали растения высотой 1-2 см, их масса не превышала 0,1 г. В целом, в б. Новороссийская за исследуемый период средние значения длины и массы слоевищ *G. dura f. dura* уменьшились в 4-29 раз.

Таблица 3

Морфометрические показатели слоевищ *G. dura f. dura* в регионе Севастополя и б. Новороссийская (глубина 15 м)

Показатели слоевищ	регион. Севастополя		б. Новороссийская, западный берег	
	выход из б. Казачья	м. Коса Северная	м. Любви	Средняя часть
Средняя длина (мм)	<u>55,7±5,8*</u> 125,9±10,5	<u>52,0±7,3</u> 79,1±8,2	<u>14,2±2,4</u> 53,1±1,7	<u>14,1±3,4</u> 39,4±6,5
Средняя масса (г)	<u>0,08±0,03</u> 0,64±0,10	<u>0,06±0,01</u> 0,35±0,09	<u>0,01±0,002</u> 0,09±0,03	<u>0,01±0,003</u> 0,02±0,004

- в числителе минимальные значения, зарегистрированные в течение года, в знаменателе – максимальные.

Корреляционный анализ выявил сравнительно высокую степень связи между длиной и массой талломов *G. dura f. dura* независимо от района и глубины произрастания (значения r изменяются в течение года от 0,42 до 0,84). Установлено, что на протяжении всего года, за исключением летнего периода, интенсивному росту массы соответствовало существенное увеличение высоты растений. Летом активное нарастание массы водоросли связано не столько с возрастанием длины слоевища, сколько с усилением степени кущения, поэтому в этот период коэффициент корреляции (r) снижается.

Установлено, что в ценопопуляциях *G. dura f. dura* и *G. verrucosa f. verrucosa* наибольшие средние значения длины и массы слоевищ отмечены летом, а наименьшие – в зимне-весенний период, их рост описывается одновершинной кривой (рис.4). Максимальные значения средней массы талломов прикрепленных форм обоих видов сходны (0,51±0,09 – 0,64±0,10 г). Наибольшая величина средней высоты слоевищ *G. verrucosa f. verrucosa* почти вдвое меньше, чем у *G. dura f. dura*, при этом диапазон колебаний размерно-вещного спектра ценопопуляций первого вида в 2-3,5 раза уже, чем второго.

Особенностью ценопопуляций неприкрепленных форм *G. dura f. multiramosa* и *G. verrucosa f. procerrima* в б. Казачья на всех глубинах является преобладание в весенне-летний период мелкогабаритных слоевищ с низкой массой, что объясняется характерной для этого времени года фрагментацией талломов. Летом наблюдается активный рост образовавшихся растений, в конце осени повышается доля наиболее крупных слоевищ и происходит

вегетативное размножение неприкрепленных форм грацилярии. В зимний сезон в структуре их ценопопуляций отмечена значительная неоднородность. Показано, что средняя длина талломов *G. dura* f. *multiramosa* слабо варьирует на глубине от 3 до 6 м, тогда как средняя масса снижается более чем втрое (табл. 4). В этом интервале глубин средняя высота и масса слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* незначительно возрастают. Кустистость талломов *G. dura* f. *multiramosa* снижается с глубиной, тогда как у *G. verrucosa* f. *procerrima* почти не изменяется. Выявлено, что размерный спектр ценопопуляций неприкрепленных форм грацилярии сходен, хотя диапазон весового состава *G. dura* f. *multiramosa* в 10 раз шире, чем *G. verrucosa* f. *procerrima*. Это объясняется тем, что у первого вида слоевища имеют значительно большее число боковых ветвей. В б. Новороссийская средняя длина и масса талломов *G. verrucosa* f. *procerrima*, варибельность размерно-весового состава ценопопуляций в летний период на глубинах 3 - 6 м почти вдвое меньше, чем в б. Казачья.

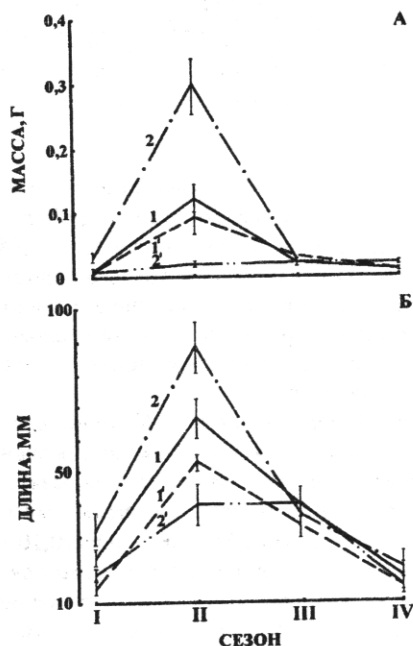


Рис.4. Изменение средней массы (А) и длины (Б) слоевищ *Gracilaria dura* f. *dura* в б. Новороссийская у м. Любви (1) и в средней части западного побережья (2) на глубине 10 (1,2) и 15 (1¹, 2¹) м по сезонам (I - весна, II - лето, III - осень, IV - зима)

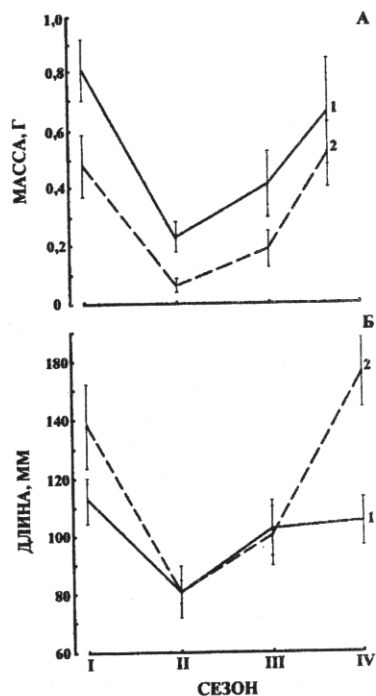


Рис.5. Изменение средней массы (А) и длины (Б) слоевищ *Gracilaria dura* f. *multiramosa* (1) и *G. verrucosa* f. *procerrima* (2) в регионе Севастополя (б. Казачья) на глубине 6 м по сезонам (I - весна, II - лето, III - осень, IV - зима)

Анализ уравнений регрессии между длиной и массой показал, что наиболее интенсивное приращение массы слоевищ, происходящее в основном за счет удлинения талломов, у обеих неприкрепленных форм наблюдается в летний период. В остальные сезоны года, при почти равных параметрах уравнений, показатели пропорциональности между длиной и массой слоевищ сходны. Значения коэффициента g изменяются у *G. dura* f. *multiramosa* от 0,31 до 0,79, а у *G. verrucosa* f. *procerrima* - от 0,20 до 0,61, низкая степень связи между признаками характерна для периодов осеннего и весеннего вегетативного размножения. Для обеих неприкрепленных форм грацилярии наибольшие значения средних длины и массы талломов отмечены в осенний и средне-зимний периоды, а наименьшие - летом и в начале зимы (рис.5). Двухвершинный характер кривых роста этих форм обусловлен существованием двух генераций в год.

Таблица 4

Изменение морфометрических показателей *G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima* в б. Казачья по глубинам

Вид	Форма	Показатели слоевищ	Глубина, м		
			3	4	6
<i>G. dura</i>	f. <i>multiramosa</i>	Средняя длина (мм)	$64,6 \pm 5,3^*$ 104,9 $\pm$ 7,2	$65,8 \pm 3,7$ 117,1 $\pm$ 11,9	$80,7 \pm 3,7$ 112,3 $\pm$ 7,6
		Средняя масса (г)	$0,21 \pm 0,09$ 2,76 $\pm$ 0,51	$0,14 \pm 0,04$ 1,59 $\pm$ 0,28	$0,23 \pm 0,05$ 0,83 $\pm$ 0,20
<i>G. verrucosa</i>	f. <i>procerrima</i>	Средняя длина (мм)	$72,3 \pm 2,4$ 99,2 $\pm$ 4,7	$86,4 \pm 10,1$ 149,1 $\pm$ 18,4	$81,6 \pm 8,2$ 156,9 $\pm$ 12,5
		Средняя масса (г)	$0,15 \pm 0,01$ 0,49 $\pm$ 0,10	$0,07 \pm 0,03$ 0,48 $\pm$ 0,09	$0,06 \pm 0,01$ 0,54 $\pm$ 0,12

* в числителе минимальные значения, зарегистрированные в течение года, в знаменателе -- максимальные.

За период с 1977 по 1987 гг. в ценопопуляциях обеих форм грацилярии почти вдвое уменьшились диапазон размерно-весовой структуры и средняя длина слоевищ. Средняя масса талломов *G. dura* f. *multiramosa* снизилась в 6 раз, а у *G. verrucosa* f. *procerrima* она осталась практически неизменной. Структура ценопопуляций *G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima* претерпела существенные изменения, однако ход кривых сезонной динамики длины и массы слоевищ остался неизменным.

В целом, сравнительный анализ структуры ценопопуляций *G. dura* и *G. verrucosa* показал, что максимальной вариабельностью размерно-весового состава и наибольшей кустистостью обладают слоевища первого вида. Наименьший диапазон размерно-весового спектра и минимальные средние значения высоты и массы талломов отмечены у ценопопуляций *G. verrucosa* f. *verrucosa*. Характерной особенностью прикрепленных и неприкрепленных слоевищ *G. dura* является снижение их средней массы при увеличении глубины от 3 до 15 м. В этом диапазоне глубин изменений средней массы талломов *G. verrucosa* практически не выявлено.

ВЫРАЩИВАНИЕ ГРАЦИЛЯРИИ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Установлено, что основным фактором, определяющим рост *G. verrucosa* f. *procerrima* является температура среды. Ее колебание от 6 до 17°C при освещенности 90 мкЕ·м⁻²·с⁻¹ находятся ниже оптимального уровня, необходимого для интенсивного роста вида, значения удельной скорости роста талломов невелики - 0,001-0,021 сут⁻¹. При данном режиме культивирования у слоевищ водоросли отмечено увеличение толщины и удлинение ветвей 1-го и 2-го порядков в 1,5 раза, возрастание их количества в 2 и 8 раз соответственно. Общая площадь поверхности фрагментов увеличивается в 3,5 раза, на них отмечено формирование ветвей 3-го и изредка 4-го порядков.

Выращивание водоросли при том же варьировании температуры среды, но при более высокой интенсивности света (140-160 мкЕ·м⁻²·с⁻¹) способствует активному развитию эпифитов и, как следствие, существенному снижению удельной скорости роста фрагментов грацилярии от 0,007 до 0,002 сут⁻¹. При этом способе культивирования выявлено значительное увеличение диаметров ствола (в 2,3 раза) и ветвей 1-3-го порядков (в 2-4 раза), тогда как длина ветвей оставалась практически на том же уровне. Количество ветвей 1-го порядка на талломах не изменяется, наиболее интенсивно формируются ветви 2-го и 3-го порядков, их численность увеличивается в 3 и 6 раз соответственно, отмечено появление ветвей 4-го порядка. Общая площадь поверхности слоевищ возрастает в 3,7 раза, что обусловлено не столько образованием новых ветвей и ростом их в длину, сколько существенным утолщением ствола и ветвей всех порядков. Таким образом, повышение уровня освещенности в 1,7 раза вызывает лишь морфоструктурные изменения талломов, а степень увеличения общей площади поверхности фрагментов в обоих экспериментах в целом сопоставима.

Показано, что температурный оптимум роста слоевищ грацилярии в условиях интенсивного выращивания находится в области 18-23°C. При этих значениях температуры и освещенности 240-320 мкЕ·м⁻²·с⁻¹, в отсутствии лимитирования по азоту и фосфору, удельная скорость роста талломов возрастает до 0,023-0,041 сут⁻¹. Максимальное значение этого показателя (0,11 сут⁻¹) отмечено при температуре среды 23°C и интенсивности света - 320 мкЕ·м⁻²·с⁻¹. Выявлено, что при данном режиме культивирования происходит увеличение толщины ствола и ветвей всех порядков в 1,3-1,5 раза, а длины ветвей - в 1,5-2 раза. При температуре среды 18°C количество ветвей 1-го порядка увеличилось более чем вдвое, а при 23°C - в 5 раз. При диапазоне температуры 18-23°C число ветвей 2-го и 3-го порядков повышается в 10-16 и 100 раз соответственно, а общая площадь поверхности талломов - в 9-14 раз.

Более высокая температура среды (27°C) вызывает существенное замедление роста слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* и, как следствие, снижение их удельной скорости роста (до 0,001-0,014 сут⁻¹) и интенсивности формирования ветвей всех порядков. Общая площадь поверхности слоевищ, культивируемых при 27°C, возрастает, по сравнению с исходными величинами, в среднем в 4 раза.

Линейный рост фрагментов грацилярии во всех экспериментах был незначительным, тогда как их масса при температуре среды от 6 до 17°C увеличивалась от 1,5 до 5 раз, а при 18–23°C – от 2 до 16 раз. Выявлено, что длина ветвей 1-го и 2-го порядков возрастает не более чем вдвое и не зависит от способа культивирования. Независимо от температуры среды и освещенности, вклад площади поверхности ветвей 1-го порядка в сложение общей площади поверхности талломов был особо весомым и изменялся от 38 до 59%.

В целом, при низких температурах среды и относительно высоком уровне интенсивности падающего света у слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* наблюдается увеличение толщины ствола и ветвей всех порядков. Тем не менее, эта стратегия формирования и роста талломов грацилярии не является определяющей в накоплении массы слоевищ. Увеличение массы талломов, обусловленное интенсивным линейным ростом ствола и ветвей всех порядков, отмечается при различных способах культивирования. В условиях интенсивного выращивания накопление массы слоевищ происходит в основном за счет кущения талломов, т.е. образования ветвей более высоких порядков. Вероятно, температура среды 23°C является оптимальной для всех трех выявленных стратегий формирования морфоструктуры слоевищ *G. verrucosa* f. *procerrima* в экспериментальных условиях.

ВЫВОДЫ

1. В результате таксономической ревизии рода грацилярия восстановлено существование в Черном море двух видов: *Gracilaria dura* и *G. verrucosa*, каждый из которых имеет по одной прикрепленной (*G. dura* f. *dura* и *G. verrucosa* f. *verrucosa*) и по две неприкрепленных форм (*G. dura* f. *multiramosa* и *G. dura* f. *urvillii*; *G. verrucosa* f. *procerrima* и *G. verrucosa* f. *lycopodioides*).

2. Установлено, что анатомо-метрические показатели обоих видов грацилярии и их форм являются видоспецифичными, поскольку не обнаружено их существенных различий в зависимости от возраста, сезона и условий обитания. Выявлена общая закономерность снижения толщины корового слоя в направлении вершины ствола, а кутикулы – к его основанию. Прикрепленные формы грацилярии характеризуются выраженным утолщением средней части ствола слоевища, у неприкрепленных форм его диаметр уменьшается от основания к вершине.

3. Для обоих видов грацилярии обнаружена значительная вариабельность длины и количества боковых ветвей. Для *G. verrucosa* характерно интенсивное формирование ветвей 1 - 2-го порядков, а *G. dura* – 3 - 4-го порядков; при этом у первого вида, по сравнению со вторым, длина ветвей всех порядков в 1,5 раза меньше.

4. У прикрепленных форм *G. dura* f. *dura* и *G. verrucosa* f. *verrucosa* наибольшие значения линейных размеров ветвей, средних длины и массы слоевищ, степени кущения и биомассы зарегистрированы летом, а наименьшие – в зимне-весенний сезон. Это свидетельствует о существовании у этих форм одной генерации в год.

5. Для неприкрепленных форм *G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima* установлен двухвершинный характер сезонных изменений биомассы, интенсивности кущения слоевищ, длины и массы талломов, длины их ветвей, что свидетельствует о наличии у этих форм двух генераций в год – весенней и осенней.

6. Наибольшая вариабельность размерно-вещного состава ценопопуляций и степень кущения талломов характерны для форм *G. dura*. У них обнаружено снижение интенсивности формирования боковых ветвей слоевища с глубиной (от 3 до 15 м), что не замечено у форм *G. verrucosa*. В ценопопуляциях обоих видов грацилярии выявлено доминирование одних и тех же весовых групп (0,1 - 0,3 г), независимо от формы, глубины и района произрастания. Длина талломов у неприкрепленных форм почти вдвое выше, чем у прикрепленных (75 - 123 и 38 - 94 мм соответственно).

7. Установлена приуроченность прикрепленных форм грацилярии к ракушечнику нижнего горизонта сублиторальной зоны открытых районов (глубина 7 - 15 м), а неприкрепленных – к илисто-песчаным донным осадкам средней сублиторали мелководных бухт и заливов (глубина 3 - 8 м). Прикрепленные формы *G. dura* f. *dura* и *G. verrucosa* f. *verrucosa* являются доминантами в фитоценозах *Gracilaria dura* + *Nereia filiformis* и (*Cystoseira barbata*) - *Phyllophora nervosa* - *Cladophora dalmatica*, а неприкрепленные формы *G. dura* f. *multiramosa* и *G. verrucosa* f. *procerrima* - содоминантами в фитоценозах морских трав (*Zostera marina* + *Potamogeton pectinatus*).

8. Запасы грацилярии в Черном море не позволяют рекомендовать ее промысел; альтернативой в решении проблем обеспечения национальной промышленности ценными полисахаридами и фикобилипротеинами является интенсивное или экстенсивное ее выращивание.

9. Установлено, что основным фактором, определяющим рост *G. verrucosa* f. *procerrima* при интенсивном культивировании, является температура среды. При низких значениях температуры и освещенности наблюдается незначительное увеличение линейных размеров всех морфоструктурных элементов талломов. Эти показатели, а также степень кущения слоевищ возрастают при повышении температуры и освещенности до оптимальных величин. При увеличении температуры выше оптимальных значений происходит снижение интенсивности формирования новых ветвей и замедление их линейного роста. Максимальная удельная скорость роста талломов ($0,11 \text{ сут}^{-1}$) зарегистрирована при температуре среды 23°C и интенсивности света - $320 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

10. Независимо от условий выращивания у *G. verrucosa* f. *procerrima* выявлено существенное увеличение массы фрагментов слоевищ при их незначительном линейном росте, что обусловлено возрастанием интенсивности кущения за счет формирования новых боковых ветвей 1 - 4-го порядков.

11. По результатам экспериментальных исследований разработана научно-практическая и теоретическая основа культивирования *G. verrucosa* f. *procerrima*, показана возможность прогнозирования формирования морфоструктурных элементов талломов и удельной скорости роста водоросли при варьировании контролируемых параметров среды.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Миронова Н.В. Количественная характеристика *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в районе Севастополя // Биология моря. – К. – 1979. – Вып. 51. – С. 9 – 12.
2. Миронова Н.В. Сезонная динамика структуры фитоценозов и ценопопуляций грацилярии в Новороссийской бухте // Экология моря. – К. – 1983. – Вып. 4. – С. 62 – 70.
3. Калугина А.А., Миронова Н.В. Внутривидовая структура *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Черном море // Новости систематики низших растений. – Л. – 1985. – Т. 22. – С. 54 – 59.
4. Калугина-Гутник А.А., Миронова Н.В., Полищук Р.А. Морфо-биологическая и физиолого-биохимическая характеристика роста *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в опытах с различными средами // Промысловые водоросли и их использование: Сб. науч. тр. – М: ВНИРО. – 1987. – С. 84 – 98.
5. Калугина-Гутник А.А., Куфтаркова Е.А., Миронова Н.В. Условия произрастания *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и запасы макрофитов в бухте Казачья (Черное море) // Раст. ресурсы. – 1987. – Т. 23. – Вып. 4. – С. 520 – 531.
6. Калугина-Гутник А.А., Миронова Н.В. Сезонная динамика роста красной водоросли *Gracilaria verrucosa* в Черном море // Биология моря. – 1987. – № 4. – С. 74 – 76.
7. Миронова Н.В. Морфо-биологическая характеристика и распространение *Gracilaria verrucosa* (Huds.) в Черном море // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 48 – 52.
8. Миронова Н.В. Морфо-биологическая характеристика и распространение *Gracilaria dura* (Ag.) J. Ag. в Черном море // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 63 – 67.
9. Миронова Н.В. Экологические особенности грацилярии (обзор) // Наукові записки Тернопілл. Держ. пед. ун-т. Сер. Біологія. – 2001. – №4 (15). – С. 87 – 88.
10. Силкин В.А., Миронова Н.В. Динамика продукционных и морфометрических показателей талломов грацилярии в культуре // Альгология. – 2005. – Т. 15, №1. – С. 14 – 27.
11. Способ выращивания красной водоросли грацилярии в Черном море. А.с. 1620063 СССР, МКИ А 01 G 33/00. /А.А. Калугина-Гутник, Н.В. Миронова (СССР). – №4242016; Заявл. 11.05.87; Оpubл. 15.01.91, Бюл. №2. – 2 с.
12. Способ культивирования черноморской красной водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. А.с. 1634708 СССР, МКИ А 01G 33/00. /Б.Н. Беляев, А.А. Калугина-Гутник, Н.В. Миронова, А.В. Пархоменко, В.В. Сысоев (СССР). – №4307284; Заявл. 15.09.87; Оpubл. 15.03.91, Бюл. №10. – 6 с.
13. Спосіб культивування чорноморської водорості *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. А.с. №93007772/13 Україна, МКИ 15У 6А 01 G 33/00. /Б.М. Беляев, Н.В. Миронова (Україна); Заявл. 29.11.93; Оpubл. 07.07.97, Бюл. №5. – 2 с.

14. Миронова Н.В. Анатомо-морфологическая характеристика грацилярии Черного моря // III Всесоюз. совещ. по мор. альгологии - макрофитобентосу: Тез. докл. (Севастополь, окт. 1979 г.). - К: Наук. думка. - 1979. - С. 93 - 95.
15. Миронова Н.В. Структура фитоценозов и ценопопуляций прикрепленной формы грацилярии в районе Севастополя // Биологические ресурсы водоемов в условиях антропогенного воздействия. - К. - 1985. - С. 18 - 19.
16. Миронова Н.В., Силкин В.А., Беляев Б.Н. Морфологические характеристики *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в условиях управляемого культивирования // Перший з'їзд гідроекологічного тов-ва України: Тез. доп. (Київ, 16-19 лист. 1993 р.) - К. - 1994. - С. 242.
17. Миронова Н.В. Таксономическая структура грацилярии в Черном море // Матеріали XI з'їзду Укр. Ботан. Тов-ва (Харків, 25-27 верес. 2001 р.). - Харків. - 2001. - С.249 - 250.
18. Миронова Н.В. Выращивание черноморской грацилярии в экспериментальных условиях // Актуальные проблемы современной альгологии: Материалы III Междунар. конф. (Харьков, 20-23 апр. 2005 г.). - Харьков. - 2005. - С. 101 - 102.

АННОТАЦИИ

Миронова Н.В. Экология, фитоценология и культивирование черноморских водорослей рода *Gracilaria*. Севастополь. – Рукопись.

Диссертация на соискание научной степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.17 – гидробиология. – Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь, 2005.

Впервые проведена ревизия рода грацилярия в Черном море и восстановлено существование двух видов черноморских водорослей: *G. verrucosa* (Huds.) Papenf. и *G. dura* (Ag.) J.Ag. Выявлена изменчивость анатомо-морфологических признаков у шести форм двух видов грацилярии в зависимости от условий местообитания. Прослежена сезонная динамика структурно-функциональных показателей фитоценозов с участием грацилярии. На основе данных размерно-весовой структуры ценопопуляций выявлена смена генераций видов и форм грацилярии в природных условиях. Оценены запасы крупнейших скоплений грацилярии в Черном море.

Показана возможность культивирования *G. verrucosa* f. *procerrima*, изучены особенности роста, продукции и формирования талломов при различных условиях выращивания.

Ключевые слова: грацилярия, анатомо-морфометрические показатели, фитоценоз, культивирование, рост, продукция, Черное море.

Миронова Н.В. Екологія, фітоценологія і культивування чорноморських водоростей роду *Gracilaria*. Севастополь. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за фахом 03.00.17 – гідробіологія. – Інститут біології південних морів НАН України, Севастополь, 2005.

Вперше здійснено ревізію роду грацилярія в Чорному морі і поновлено існування двох видів чорноморських водоростей: *G. verrucosa* (Huds.) Papenf. і *G. dura* (Ag.) J. Ag. Виявлено мінливість анатомо-морфологічних ознак у шести форм двох видів грацилярії в залежності від умов місцеперебування. Простежено сезонну динаміку структурно-функціональних показників фітоценозів за наявності грацилярії. На основі розмірно-вагової структури ценопопуляцій виявлена зміна генерацій видів і форм грацилярії в природних умовах. Оцінено запаси найбільших скупчень грацилярії в Чорному морі. Показано можливість культивування *G. verrucosa* f. *procerrima*, вивчені особливості росту, продукції і формування таломів в різних умовах вирощування.

Ключові слова: грацилярія, анатомо-морфометричні показники, фітоценоз, культивування, ріст, продукція, Чорне море.

Mironova N.V. Ecology, phytocenology and cultivation of the Black Sea seaweed genus *Gracilaria*. - Sevastopol. - Manuscript.

The dissertation work to obtain a degree of Candidate of Biological Sciences on speciality 03.00.17 - hydrobiology. - Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine, Sevastopol, 2005.

For the first time, an audit of *Gracilaria* in the Black Sea was conducted. The existence of two species of the Black Sea *Gracilaria*, e.g., *G. verrucosa* (Huds.) Papenf. and *G. dura* (Ag.) J. Ag. was confirmed. Six forms of these two species were found. These forms varied seasonally in the anatomical - morphological attributes. Variation was based on habitat conditions. Biomass of the *Gracilaria* phytocenosis were tracked by season also. Based on the data of the size-weight structure and the cenopopulation changes, the species and forms of *Gracilaria* were revealed. Stocks of the largest growths of *Gracilaria* in the Black Sea were analyzed. The opportunity to cultivate *G. verrucosa* f. *procerrima* was shown. Features of growth, production, and the formation of the thallus were investigated under various conditions of cultivation.

Key words: *Gracilaria*, anatomical-morphological parameters, phytocenosis, cultivation, growth, production, Black Sea.