

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР ЮЖНЫЙ
НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

На правах рукописи



СТЕПАНЬЯН ОЛЕГ ВЛАДИМИРОВИЧ

**ВЛИЯНИЕ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА МАКРОФИТЫ
БАРЕНЦЕВА, ЧЕРНОГО, АЗОВСКОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ В
УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ**

Специальность 03.02.10 - гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник
Воскобойников Григорий Михайлович

Ростов-на-Дону – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	17
1.1 Физико-географическая характеристика районов исследований: влияние климатических изменений и уровни загрязнения.....	17
1.1.1 Баренцево море.....	17
1.1.2 Черное море.....	22
1.1.3 Азовское море.....	36
1.1.4 Каспийское море.....	44
1.2 Влияние нефтяного загрязнения на макроводоросли (теоретические и практические аспекты).....	57
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	78
ГЛАВА 3 НАТУРНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ.....	97
3.1 Макрофитобентос крупных портовых акваторий: деградация в условиях хозяйственной деятельности и климатических изменений.....	97
3.1.1 Новороссийская бухта.....	97
3.1.2 Кольский залив.....	110
3.2 Влияние разлива мазута на макрофиты и прибрежно-водные растения в Керченском проливе (ноябрь 2007 г.).....	117
ГЛАВА 4 ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ВЛИЯНИЮ НЕФТИ НА МАКРОВОДОРОСЛИ БАРЕНЦЕВА И ЧЕРНОГО МОРЕЙ.....	123
4.1 Влияние нефти на ранние стадии развития водорослей Баренцева моря.....	123
4.1.1 Влияние эмульсии нефти.....	123
4.1.2 Влияние пленки нефти.....	129
4.2 Влияние нефти на основные функциональные параметры макроводорослей Баренцева моря.....	134

4.3 Воздействие пленки нефти на макроводоросли Баренцева моря.....	139
4.4 Оценка устойчивости макроводорослей из загрязненных мест обитания к нефтяному воздействию.....	144
4.5 Воздействие нефти на ранние стадии развития водорослей Черного моря.....	150
ГЛАВА 5 МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ РЕАКЦИИ МАКРОФИТОБЕНТОСА ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ЗАГРЯЗНЕНИИ.....	157
5.1 Оценка устойчивости водорослей Баренцева моря к нефтяным разливам.....	157
5.2 Устойчивость макрофитов Азовского моря при возможных разливах нефти.....	161
5.2.1 Оценка вероятности загрязнения береговой линии Азовского моря.....	161
5.2.2 Оценка устойчивости прибрежно-водных растений и макрофитов к разливам нефти.....	161
5.3 Пространственное распределение водной и прибрежно–водной растительности северной части Каспийского моря.....	167
ГЛАВА 6 МАКРОФИТЫ В ПРОИЗВОДСТВЕННОМ ЭКОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ НЕФТЕГАЗОВЫХ КОМПАНИЙ.....	174
6.1 Современная пространственная динамика макрофитов-эндемиков Азовского и Черного морей.....	176
6.2 Влияние изменений климата на промысловые макрофиты южных морей России.....	181
6.3 Макрофиты южных морей России – индикаторы устойчивого развития.....	185
6.4 Новый подход к определению уязвимых зон морского побережья.....	187

6.5 Прогноз состояния макрофитобентоса эстуарных экосистем южных морей России.....	190
6.6 Чувствительность фитоценозов северных и южных морей России к воздействию нефтяного загрязнения.....	191
ГЛАВА 7 КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ СХЕМА РЕАКЦИИ СООБЩЕСТВ МАКРОФИТОВ К ВОЗДЕЙСТВИЮ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ.....	194
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	199
ВЫВОДЫ.....	202
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	205

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Макрофиты являются важными компонентами прибрежных морских экосистем, формирующие высокопродуктивные сообщества, которые служат биотопами для многочисленных видов рыб и беспозвоночных и, в конечном счете, определяют уровень вторичной продуктивности прибрежных районов. В северных и южных морях России макроводоросли и морские травы образуют до 60% первичной продукции [37, 39]. Часть видов (фукусовые и ламинариевые водоросли, цистозира, филлофора, морская трава zostера) являются важными промысловыми объектами. Видовой состав подводных фитосообществ, пространственное и вертикальное распределение, особенности экологии и физиологии отдельных видов определяются океанологическими факторами, на которых значительное влияние оказывают климатические изменения, и антропогенным воздействием. Поэтому макроводоросли являются хорошими биомаркерами климатических и антропогенных изменений [493].

Используя методологические подходы, разработанные отечественными и зарубежными океанологами и экологами, для концепции Больших морских экосистем (БМЭ) [200, 522], можно достаточно четко установить взаимосвязь влияния климата и загрязнения на биологическое разнообразие и распределение макрофитов. Выявив указанные закономерности можно построить прогностические модели «поведения» фитоценозов и дать рекомендации по оптимальному управлению биоресурсами и контролю над ними, что существенным образом может влиять на социально-экономическую ситуацию конкретных прибрежных территорий российского Севера и Юга.

В настоящее время одна из глобальных экологических проблем – это нефтяное загрязнение вод Мирового Океана. Еще 20–30 лет назад основными источниками поступления антропогенных углеводородов в морскую среду были сбросы балластных и технических вод судами, катастрофы судов и нефтяных

танкеров, речной сток, атмосферный перенос. Последние 20 лет, как во всем мире, так и в России, бурно развивается морская нефтегазовая индустрия, которая становится дополнительным источником поступления углеводородов в морскую среду. Крупные месторождения расположены не только на шельфе краевых морей, но и во внутренних морях России (Каспийское, Азовское, Черное моря). Практически весь российский шельф перспективен для добычи нефтеуглеводородов [279, 273]. Разработка месторождений нефти и газа уже производится на шельфе Западной Арктики, Северного Каспия, Сахалина. Нефть транспортируется с месторождений танкерами или посредством донных трубопроводов, которые доставляют ее к береговым нефтеналивным хранилищам. По данным С.А. Патиной [272, 273], большая часть углеводородов нефти поступает в морскую среду при танкерной перевозке, в два раза меньше при транспортировке по трубопроводам, непосредственно на промысле теряется наименьшее количество нефти. Чаще всего возникают небольшие утечки, которые быстро ликвидируются, но именно они создают повышенный фон углеводородов в воде и донных осадках в местах добычи. Крупные катастрофы, с разливами более 30 тыс. т нефти, происходят относительно редко, не более 1–3 в год, но им принадлежит существенный вклад в общий объем антропогенных потоков углеводородов в Мировом океане.

Интерес к проблеме влияния разливов нефти на природные биоценозы возник около 100 лет назад, но первые обзорные работы появились после крупных катастроф – крушения танкера “Торри Каньон” возле берегов Великобритании в 1967 г. [253, 254, 498] и танкера “Амоко Кадиз” в 1978 г. возле атлантического побережья Франции [499]. Выводы, полученные в результате исследований, были различны: от минимальных последствий до катастрофических изменений и полной деградации для прибрежных экосистем. Но практически всегда оценка изменялась в зависимости от типа анализируемой экосистемы. Наиболее общепринятой является классификация, в которой прибрежные морские сообщества ранжированы по степени устойчивости к действию нефти и времени восстановления сообществ после катастроф [483]: наименее уязвимыми являются

сообщества, формирующиеся на скалистой литорали, промежуточное положение занимают сообщества песчаных и галечных пляжей и тропических рифов; сообщества соленых маршей, прибрежных болот и мангровых лесов наиболее чувствительны к воздействию нефти и нефтепродуктов.

Макроводоросли – это фототрофные организмы, для которых одним из основных показателей функциональной активности является интенсивность фотосинтеза и дыхания. Поэтому в большинстве работ российских и зарубежных исследователей внимание сосредотачивалось на воздействии нефтетоксикантов на фотосинтетический аппарат и скорость роста водорослей.

За прошедший более чем 50-ти летний период, исследования по выяснению действия нефтетоксикантов на макрофиты, проводились в нескольких направлениях:

- 1) феноменологический подход: натурные наблюдения с описанием ущерба от разливов нефти,
- 2) анализ изменений морфо-функциональных показателей макроводорослей в естественных условиях,
- 3) экспериментальные эколого-токсикологические исследования реакций макроводорослей на нефтетоксиканты,
- 4) влияние нефтяных разливов на структуру популяций макрофитов.

Такое деление направлений исследований условно, но оно отражает динамику накопления знаний по данному вопросу с середины 1950-х гг. и до настоящего времени.

Активное хозяйственное освоение шельфа происходит на фоне глобальных климатических изменений. Причем эти изменения для огромной территории России носят разнонаправленный характер. Для европейской части нашей страны характерна фаза потепления, продолжающаяся с начала 2010-х гг. Однако, потепление не единственный фактор, оказывающий воздействие на морскую биоту, в том числе сообщества макрофитов. Для южных морей России характерны колебания солености и уровня водоемов, изменения прозрачности воды. Для каждого водоема имеется свой комплекс ведущих абиотических

факторов, определяющих функционирование прибрежных экосистем. Так, если для Каспийского – это уровень моря и его соленость, то для Баренцева моря – температура, гидродинамика, соленость, а в районах архипелагов Шпицберген, Земля Франца-Иосифа и Новая Земля, а иногда и в Кольском заливе, важное значение для существования литоральных фитоценозов приобретает ледовитость.

Необходимо учитывать циклический характер изменений в природной среде. Это предоставляет возможность проводить сравнительный анализ современных трансформаций и позволяет с некоторой долей условности, но вычленить действие фактора загрязнения. Отметим, что выявление факторов среды циклической природы отдельная научная задача в океанологии и гидробиологии. В настоящее время имеются достаточно полные многолетние (около 150 лет) ряды достоверных наблюдений за температурой и соленостью морей европейской части России, менее длинные ряды наблюдений (50–70 лет) за прозрачностью (мутностью) вод и отрывочные данные по гидрохимическим параметрам водной среды (в том числе по содержанию углеводородов нефти в морской воде и донных осадках) – в основном за последние 30–40 лет. Еще более сложная задача – это выявление многолетних изменений видового разнообразия и популяционных показателей макрофитобентоса на фоне климатических изменений и антропогенного воздействия для исследованных нами морских акваторий. Многолетние ряды наблюдений (в значительной степени фрагментированные) имеются только для крупных портовых акваторий, например, южной части Кольского залива, Новороссийской и Севастопольской бухт, или для акваторий, где проводился активный промысел водных биоресурсов (Филлофорное поле Зернова). Для других прибрежных участков морей такие данные или отсутствуют, или имеют «разрывы» в наблюдениях в десятки лет. Например, для некоторых участков побережья Баренцева моря, повторные альгологические исследования были проведены только в середине 2000-х – начале 2010-х гг., через 100–150 лет от первых описаний фитобентоса; масштабные исследования в южных морях России осуществлялись в конце 1960 – начале 1970

гг., позднее подобных исследований, «одномоментных» по времени, охватывающих значительные акватории по площади и глубине, не было.

Степень разработанности темы исследования. Прибрежные экосистемы являются переходными между морскими и наземными. В прибрежных экосистемах (особенно в эстуарных зонах заливов и бухт) может отмечаться значительный градиент факторов среды (солености, прозрачности вод, состава грунтов, содержания органического вещества, pH и т.д.), что обуславливает соответствующие изменения видовой, пространственной, размерной структуры растительных и животных сообществ, а также их функциональных характеристик [268, 390]. Такие экосистемы являются важными зонами взаимодействия континентальных и морских вод, в которых осуществляется обмен веществом и энергией, в то же время такие экосистемы подвержены значительной антропогенной нагрузке, поскольку именно здесь находятся крупные урбанизированные территории, портовые акватории, наблюдается наиболее напряженный трафик морских перевозок.

Изучение первичных продуцентов, в т.ч. макрофитов, эстуарных и прибрежных экосистем – одно из приоритетных направлений в мировой океанологии и гидробиологии. Макрофиты (макроводоросли и травы) – ключевой компонент прибрежных и эстуарных экосистем Мирового океана, играющий основную роль в потоках вещества и энергии. В значительной степени на подводные растительные сообщества воздействуют абиотические и антропогенные факторы, что отражается на всех трофических уровнях эстуарных экосистем и определяет биологическую продуктивность водоемов или успех хозяйственной деятельности. Особенно важно исследовать отклик макрофитов на нефтяное загрязнение, поскольку уровни содержания нефтепродуктов на большей части акватории южных морей России и некоторых участках Баренцева моря (Кольский залив, Печерское море) значительно превышают ПДК (предельно допустимая концентрация). В последние годы в России произошел ряд разливов нефтепродуктов, крупнейший из которых – в Керченском проливе в ноябре 2007 г.

Несмотря на большое количество работ по различным аспектам экологии и биологии фитобентоса южных морей России, исследованиям реакции фитоценозов на современные изменения климата посвящены немногочисленные публикации. Количественные данные по фитобентосу морей юга России, пространственно-временной динамике его изменений достаточно отрывочны и зачастую противоречивы.

Таким образом, комплексная оценка влияния климатических изменений и антропогенного воздействия (нефтяного загрязнения) на состояние фитоценозов как важнейших первичных продуцентов в наиболее продуктивной прибрежной зоне морей является актуальной задачей.

Объект исследования - макрофиты северных и южных морей России на разных уровнях организации: организменном, популяционном, сообществ.

Предмет изучения – отклик сообществ макрофитов (морские макроводоросли и травы) на нефтяное загрязнение и климатические изменения.

Цель исследования – на основе натурных наблюдений, экспериментальных данных и математического моделирования выявить основные причины трансформации сообществ макрофитобентоса северных и южных морей России в ответ на нефтяное загрязнение и изменения климата и дать прогнозную оценку дальнейшего развития растительных сообществ в условиях роста загрязнения и динамики климатических изменений.

Постановка конкретных задач:

- выявить пространственные и временные изменения сообществ макрофитов северных и южных морей России при климатических изменениях и воздействии хронического нефтяного загрязнения;
- в экспериментальных условиях изучить устойчивость макрофитов на разных стадиях развития к нефтяному загрязнению;
- адаптировать математические модели к их использованию при изучении динамики пространственного распределения макрофитобентоса при изменении факторов окружающей среды и нефтяном загрязнении;

– методически обосновать возможность применения макроводорослей в экологическом мониторинге нефтегазовых компаний;

–разработать концептуальную схему устойчивости макрофитобентоса арктических и южных морей России к нефтяному загрязнению.

Методологические основы исследования. Используя методологические подходы, разработанные отечественными и зарубежными океанологами и гидробиологами для концепции Больших морских экосистем (БМЭ) [200, 522], можно определить влияние климата и загрязнения на биологическое разнообразие и распределение макрофитов, затем, построив прогностические модели «поведения» фитоценозов, оптимизировать управление биоресурсами, что существенным образом может влиять на социально-экономическую ситуацию конкретных прибрежных территорий российского Севера и Юга. Подход к изучению и управлению БМЭ опирается на пять блоков с условными названиями: “биопродуктивность”, “рыболовство”, “загрязнение морской среды и “здоровье” экосистемы”, “социально-экономическая ситуация” и “правовой режим и организация управления”. В работе нами оценивалось влияние на фитобентос (в том числе промысловые виды) изменений климата и антропогенной деятельности. В настоящее время существует ряд подходов к определению уязвимых зон морского побережья, в том числе на основе оценки состояния сообществ макроводорослей [400–403]. При этом основное внимание уделяется видовому составу, биомассе и численности макрофитов, на основе этих показателей проводится оконтуривание ключевых водорослевых сообществ. Нами предложен и использован более качественный подход к определению уязвимых зон морского побережья, в котором указанные выше параметры дополняются: 1) оценкой физиологического и функционального состояния макрофитов для каждого сезона (выявление периодов интенсивного роста, сроков и стадии размножения и зрелости), 2) определением порога устойчивости доминирующих, средообразующих и массовых видов. Также данный подход предлагает использование прогностических моделей разлива нефти («поведения» нефтяного пятна) для конкретных районов, выявление ответной реакции сообществ на

загрязнение и подготовку временного прогноза реакции сообществ макрофитов при разливах нефти.

Таксономическая и количественная обработка проб осуществлена автором по общепринятым определителям, методикам и руководствам, учтены современные таксономические изменения. Экспериментальные исследования проводили по общей методологии, предложенной для исследования водорослей (на ранних стадиях развития) арктических и умеренных морей [45, 173]. При математическом моделировании использовали пространственно-детализированные модели динамики водной и прибрежно-водной растительности для северных и южных морей [14–16].

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Изменения океанографических факторов влияют на устойчивость фитоценозов к негативному антропогенному воздействию (нефтяному загрязнению), повышая или понижая уязвимость отдельных компонентов водорослевых сообществ.
2. Среди всех исследованных прибрежных акваторий трансформация фитоценозов наиболее выражена в крупных портовых акваториях: Новороссийской бухте Черного моря и Кольском заливе Баренцева моря, что связано с совместным влиянием климатических изменений и загрязнением морской среды нефтепродуктами.
3. Крупнейший в новейшей российской истории разлив нефтепродуктов (мазута) в Керченском проливе в ноябре 2007 г. не оказал значительного влияния на функционирование сообществ макрофитов.
4. Макроводоросли разных таксономических групп отличаются степенью устойчивости к воздействию нефти и нефтепродуктов: наиболее устойчивы – фукусовые и ламинариевые, менее – ульвовые, бангиевые, церамиевые и пальмариевые. Водоросли на ранних стадиях развития максимально чувствительны к действию нефти и ее производных.
5. Водоросли из загрязненных мест обитания более устойчивы к нефтяному воздействию, чем макрофиты чистых мест.

6. Концептуальная схема устойчивости фитобентоса арктических и южных морей России к нефтяному загрязнению и адаптированные математические модели позволяют прогнозировать долговременные изменения фитоценозов и ущерб водным биоресурсам при антропогенной нагрузке и изменении климата.

Научная новизна. На основе собственных исследований и анализа литературных данных описаны трансформации сообществ макрофитов в Новороссийской бухте Черного моря и Кольском заливе Баренцева моря, вызванные климатическими изменениями и хозяйственной деятельностью, в том числе нефтяным загрязнением. Впервые экспериментально определена устойчивость различных систематических групп макрофитов к действию нефти и нефтепродуктов; устойчивость снижается в ряду: бурые (фукусовые, ламинариевые) → зеленые (ульвовые) → красные (бангиевые, церамиевые, пальмариевые) водоросли. Построены математические модели отклика водной растительности Баренцева, Азовского, Каспийского (северной части) морей на изменение факторов среды и нефтяное загрязнение. Впервые дан прогноз изменений состояния макрофитобентоса северных и южных морей России при сохранении имеющихся тенденций изменения климата и загрязнения, что необходимо при проведении эколого-инженерных мероприятий при комплексном освоении морского шельфа. Предложена концептуальная схема чувствительности (реакции) фитоценозов северных и южных морей России к воздействию нефтепродуктов, которая позволяет ранжировать вероятные негативные воздействия и показывает отклик фитосообществ.

Теоретическое и практическое значение. Сформулированы современные представления о влиянии нефтяного загрязнения на макрофиты. Предложены теоретические основы концептуальной схемы устойчивости фитобентоса арктических и южных морей России к нефтяному загрязнению. Адаптированные математические модели позволяют прогнозировать долговременные изменения и более точно произвести оценку ущерба водным биоресурсам при антропогенной нагрузке. Разработана концептуальная схема чувствительности сообществ

макрофитов северных и южных морей России к нефтяному загрязнению выявляющая и описывающая сходные реакции макрофитов различных широт. Результаты работы могут быть использованы для экологического мониторинга и прогнозирования, при разработке мероприятий по реабилитации водных ресурсов и их охране. Результаты разработок применяются в практической работе российских компаний (ООО «ФРЭКОМ», ООО «Новый формат», ООО «Событие»).

Личный вклад соискателя. Автор принимал непосредственное участие в экспедиционном сборе и экспериментальных работах, обработке и анализе фактического материала. Научные идеи, обоснования, постановка научных задач, методические разработки принадлежат автору, что подтверждается самостоятельностью большинства публикаций.

Степень достоверности и апробация результатов. Фактическим материалом диссертации являются полевые и экспериментальные данные, полученные автором по стандартным и апробированным методикам. Полученный материал репрезентативен и согласуется с литературными данными. Выводы диссертации, отраженные в заключении, отвечают поставленным целям и задачам. Результаты исследований были представлены на международных и российских научных конференциях: конференциях молодых ученых ММБИ (Мурманск, 2001, 2002, 2004, 2005, 2007); Всероссийской конференции по водным растениям «Гидрботаника» (Борок, 2000, 2005); 8-го съезда гидробиологического общества РАН (Калининград, 2001); международной научной конференции «Проблемы сохранения экосистем и рационального использования биоресурсов Азово–Черноморского бассейна» (Ростов-на-Дону, 2001); I Всероссийской школы по морской биологии «Современные проблемы биологии и экологии морей» (Ростов-на-Дону, 2001); международной конференции «Современные проблемы океанографии шельфовых морей» (Ростов-на-Дону, 2002); Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича (Мурманск, 2002); международных конференций «Нефть и газ арктического шельфа» (Мурманск, 2004, 2006); международной

конференции «Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных)» (Азов, 2006); международной научной конференции «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем» (Ростов-на-Дону, 2007); Всероссийской научно-технической конференции «Современное состояние и проблемы навигации и океанографии» (Санкт-Петербург, 2007); международной научной конференции «Современные проблемы морской инженерной экологии (изыскания, ОВОС, социально-экономические аспекты)» (Ростов-на-Дону, 2008); международной научной конференции и VII Школы по морской биологии «Современные проблемы альгологии» (Ростов-на-Дону, 2008); международной научно-практической конференции «Перифитон и обрастание: теория и практика» (Санкт-Петербург, 2008); Всероссийской конференции по результатам реализации Программ фундаментальных исследований Президиума РАН "Фундаментальные проблемы океанологии: физика, геология, биология, экология" (Москва, 2008); 6-й международной конференции по проблеме нефтегазоносности Черного, Азовского и Каспийского морей (Геленджик, 2009); международной научной конференции «Изучение и освоение морских и наземных экосистем в условиях арктического и аридного климата» (Ростов-на-Дону, 2011); международной научной конференции «Экологическая безопасность приморских регионов (порты, берегозащита, рекреация, марикультура)» (Ростов-на-Дону, 2011); XV международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России» (Махачкала, 2013); международной научной конференции «Арктическое морское природопользование в XXI веке – современный баланс научных традиций и инноваций (80-летие ММБИ КНЦ РАН)» (Мурманск, 2015); международных научных конференциях, посвященных памяти член-корр. РАН Д.Г. Матишова (Ростов-на-Дону, 2016, 2017, 2018, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 статья в рецензируемых российских и международных изданиях, входящих в список ВАК, из них 11 статей в изданиях индексируемых Scopus и WoS.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и выводов. Текст изложен на 265 странице, содержит 35 рисунков, 13 таблиц. Список литературы содержит 545 наименований, в том числе 120 на иностранных языках.

Благодарность. Автор выражает благодарность научному консультанту профессору д.б.н. Г.М. Воскобойникову. Автор благодарен академику Г.Г. Матишову за многолетнюю поддержку исследований. Автор признателен д.г.н. С.В. Бердникову, к.т.н. В.В. Кулыгину, к.г.н. В.В. Сапрыгину без помощи которых результаты по математическому моделированию были бы невозможны. Полевые работы проведены при поддержке д.б.н. П.Р. Макаревича, д.б.н. Е.В. Шошиной, к.б.н. И.В. Рыжик, к.б.н. Н.И. Булышевой, к.б.н. И.В. Шохина, к.б.н. Г.В. Ковалёвой, Е.С. Матишовой. Автор признателен за ценные консультации в разные годы со стороны академика В.Н. Егорова (ИнБЮМ РАН), д.б.н. М.В. Макарова (ММБИ КНЦ РАН), д.б.н. В.В. Громова (ММБИ КНЦ РАН), д.б.н. А.Н. Камнева (ИО РАН), д.б.н. В.Н. Никитиной (СПбГУ), д.г.н. А.А. Шавыкина (ММБИ КНЦ РАН), к.б.н. Н.В. Евсеевой (ВНИРО), к.б.н. С.Е. Садогурского (НБСИ РАН). Особую благодарность выражаю ушедшим коллегам, чьи советы и наставления сыграли важную роль в работе – д.б.н. Л.Л. Кузнецову†, к.б.н. А.Р. Болтачёву†, к.б.н. Е.И. Блиновой†. Автор глубоко признателен чл.-корр. РАН Д.Г. Матишову† за поддержку исследований в течение многих лет.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Физико-географическая характеристика районов исследований: влияние климатических изменений и уровни загрязнения

1.1.1 Баренцево море

Баренцево море – окраинное море Северного Ледовитого океана, расположенное между северным берегом Европы и архипелагами Шпицберген, Земля Франца-Иосифа и Новая Земля. В южной части сообщается с Карским морем проливом Карские ворота, с Белым – проливами Горло и Воронка. Берега преимущественно фьордовые, высокие, скалистые, сильно изрезанные, восточнее п-ова Канин – низкие и слабо изрезанные. Площадь моря составляет 1424 млн. км², объем – 316 тыс. км³, средняя глубина – 222 м, наибольшая – 600 м. Годовой речной сток равен около 163 км³/год. Климат морской полярный. Море находится под сильным влиянием теплых струй течения Гольфстрим, поэтому южная и западная его части практически не замерзают. Температура поверхностного слоя воды зимой составляет от 0°С до -1,8°С, летом на юге 8–9°С, в центральной части 3–5°С, на севере около 0 °С. Вертикальное распределение температуры зависит от затока атлантических вод, интенсивности зимнего охлаждения и рельефа дна. В юго-западной части моря температура плавно понижается ко дну. На северо-востоке моря зимой температура понижается до горизонта 100–200 м, а затем снова повышается ко дну. Летом термоклин опускается до глубины 25–50 м. В слое 50–100 м температура воды может повышаться, а затем ко дну понижаться. Между горизонтами 50 и 100 м располагается холодный промежуточный слой.

Баренцево море представляет собой шельфовый мелководный водоем, средняя глубина которого 230 м. Наиболее мелководна юго-восточная часть – Печорское море. Максимальные глубины, около 400 м, находятся в Центральном желобе - впадине, расположенной в центральной части Баренцева моря. От

Арктического бассейна и соседних арктических морей водоем отделен архипелагами. С западной части Баренцева моря происходит свободный водообмен с другими морями, а подводные желоба определяют направленность основных ветвей течений в южной и северной частях моря.

В настоящее время Баренцево море принято считать большой морской экосистемой (БМЭ) [522]. Поступающая теплая атлантическая вода формирует климатические условия водной среды бассейна, а также обуславливает многолетние циклы колебаний температуры и солености (Рисунок 1). Атлантические воды приносят биогенные элементы и загрязнители, а также обеспечивают устойчивое проникновение бореальных видов пелагических организмов: микро-, мезо- и макропланктона, включая личинки рыб и донных беспозвоночных. Адвекция атлантических вод создает предпосылки высокой биологической продуктивности баренцевоморской БМЭ. Зимняя вертикальная конвекция определяет благоприятный режим вентиляции водной толщи и обеспечивает кислородом глубинные слои [522]. Важным системообразующим компонентом является ледовый покров, определяющий сезонность сукцессии пелагических биоценозов на акватории открытого моря.

В результате обтекания глубинными атлантическими водами подводных возвышенностей над ними образуются сверхохлажденные зоны, характерные для банок Баренцева моря. Соленость морской воды составляет на юго-западе моря составляет 35‰, на севере – 32–33‰. Вертикальное распределение солености характеризуется ее увеличением от 34‰ на поверхности до 35.1‰ у дна. Сезонные изменения вертикального хода солености выражены довольно слабо. Глубина проникновения вертикальной зимней циркуляции составляет 50–75 м. Выделяются водные массы: поверхностные атлантические воды с повышенными температурой и соленостью; поверхностные арктические воды с пониженными температурой и соленостью; прибрежные воды, поступающие из Белого моря, Норвежского моря и с материковым стоком. Последние воды характеризуются летом высокой температурой и низкой соленостью, а зимой низкими показателями температуры и солености. Общий характер поверхностной

циркуляции – циклонический. Важным функциональным звеном баренцевоморской БМЭ является взаимодействие генетически разнородных водных масс, что образует фронтальные разделы различного пространственно-временного масштаба. Наиболее значим и экологически важен так называемый полярный фронт и полярная фронтальная зона (ПФЗ), относящаяся к типу квазистационарных климатических фронтов. В зоне полярного фронта за счет гидродинамических процессов поддерживается высокая биопродуктивность, создается кормовая база для крупных популяций морских птиц и млекопитающих. На участках дна в районе ПФЗ повышены биопродуктивность и обилие донной фауны [200].

Приливы в Баренцевом море полусуточные, достигают высоты более 6 м. В некоторых районах хорошо выражены сгонно-нагонные колебания уровня моря, особенно у Кольского побережья (до 3 м) и Шпицбергена (до 1 м).

Баренцево море относится к ледовитым морям, но при этом никогда полностью не сковывается льдом. Повсеместно могут образовываться льды местного происхождения. В течение года лед сохраняется в ряде районов, прилегающих к Новой Земле, Земле Франца-Иосифа и Шпицбергену. Мощность ледяного покрова редко превышает 1 м. Припай в море развит слабо, однако в северной части моря преобладают плавучие льды, в том числе айсберги.

Антропогенное загрязнение морской среды в Баренцевом море обусловлено, главным образом, транскеаническими переносами и речным стоком. Существенными и постоянно возрастающими негативными факторами, являются сбросы с морского транспорта и утечки при добыче нефти и газа на шельфе. Отметим, что в настоящее время Баренцево море считается относительно чистой морской акваторией. Концентрации поллютантов (нефтепродукты и некоторые тяжелые металлы) в воде и донных осадках, превышающие ПДК, периодически отмечаются на участках полярного гидрофронта и прибрежной зоне [200].

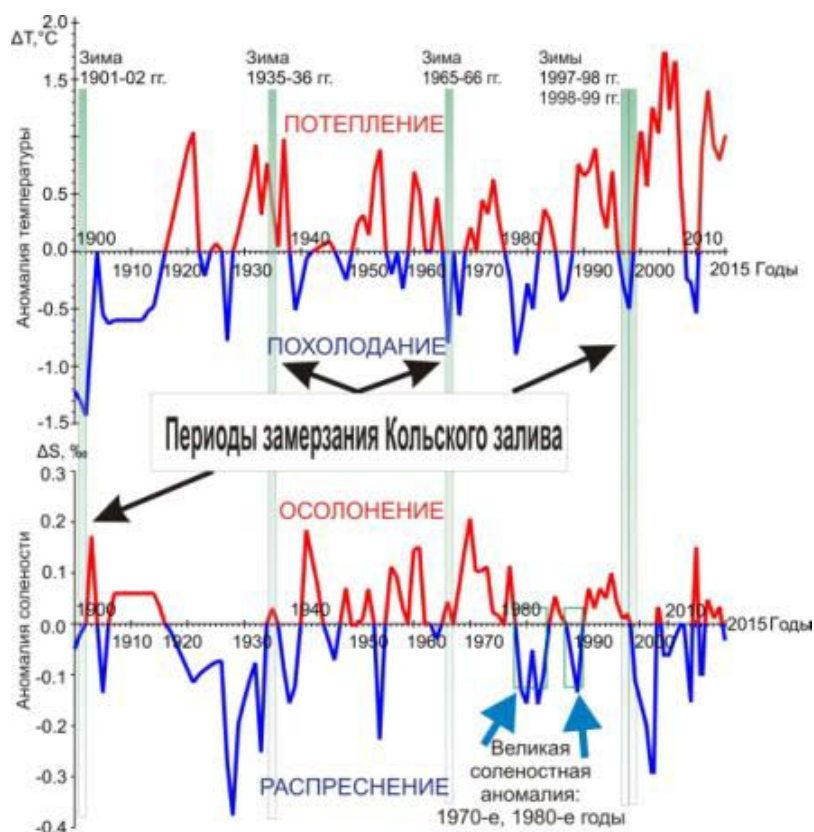


Рисунок 1 Вековой ход температуры и солёности в Баренцевом море, слой 0-50 м (по: [200])

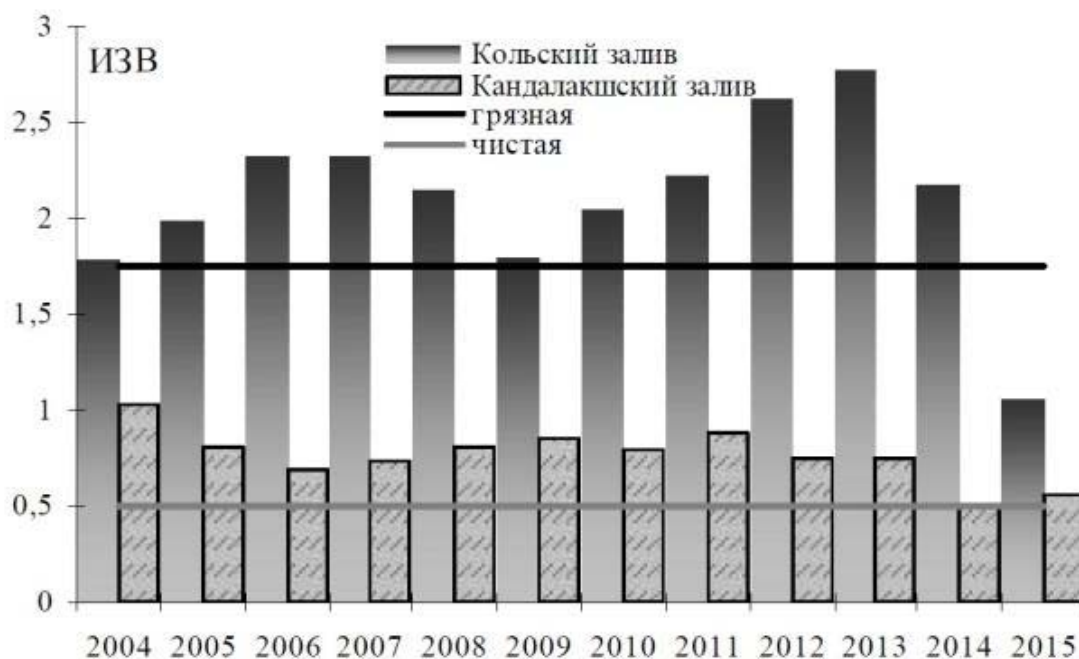


Рисунок 2 Динамика индекса загрязнения вод прибрежных районов (акватория портов) Баренцева и Белого морей (по: [83])

Наиболее загрязненный участок Баренцева моря – это Кольский залив [200]. В Кольский залив осуществляется сброс производственных и хозяйственно-бытовых сточных вод предприятий и флота, расположенных на его берегах. Основными предприятиями, сбрасывающими сточные воды, являются: ГОУП «Мурманскводоканал», МУП «Североморскводоканал», ОАО «Мурманский морской рыбный порт», ОАО «Водоканал» (г. Полярный), АО «82 СРЗ» МО РФ (Рисунок 2).

Например, в 2009 г. нефтяные углеводороды присутствовали в водах залива в растворенном виде и в виде пленки на поверхности. Концентрация углеводородов нефти изменялась от 0,05 до 0,17 мг/л (1,0–3,4 ПДК). В 2013 г. уровень загрязнения был выше среднего уровня [82]. В торговом порту концентрация нефтепродуктов в течение года была выше предельно допустимого уровня (от 0,07 до 0,83 мг/дм³, достигая 16 ПДК. Содержание нефтяных углеводородов в отдельных районах Кольского залива в июне в поверхностном горизонте достигало 2 ПДК, на остальных станциях было ниже минимально определяемого уровня. В 2015 г. уровень загрязнения Кольского залива снизился, но при этом концентрация растворенных нефтепродуктов в порту была выше предельно допустимого уровня, изменяясь от 0,027 до 0,544 мг/дм³ (более 10 ПДК) [83]. По результатам наблюдений в 2015 г. индекс загрязненности вод в Кольском заливе в районе морского порта характеризуется III классом качества вод – умеренно загрязненные [83].

1.1.2 Черное море

Черное море – крупный внутриконтинентальный водоем, соединяющийся Керченским проливом с Азовским морем и проливом Босфор со Средиземным морем. Современный уровень Черного моря установился 5–6 тыс. лет назад, во время последнего соединения со Средиземным морем. Площадь моря – более 420 тыс. км². Средняя глубина водоема 1310 м, максимальная – 2210 м. В северо-западной части моря береговая линия широкая и пологие, зачастую заболоченная, в этой части моря выходят дельты Днепра и Дуная. В восточной, южной и северной части моря вплотную к береговой линии подступают горные массивы Кавказа и Крыма, что определяет слабую изрезанность и незначительную ширину береговой зоны (до нескольких десятков метров).

Годовой поверхностный сток в море превышает 310 км³, и почти 80% этого объема приходится на Дунай и Днепр. Величина пресного стока существенно ниже общего объема воды в море – 555 тыс. км³, но в тоже время пресный сток определяет пониженную соленость черноморской воды в сравнении с Мировым океаном (18‰ в поверхностном слое и 22‰ для большей части толщи воды). Климат Черного моря – континентальный, южная часть моря находится в субтропической зоне. Среднегодовая температура воды не превышает 9 °С. В зимний период в северо-западной части моря температура воды может опускаться ниже 0 °С, что сопровождается активным образованием льда. Летом поверхностный слой воды (до термоклина) прогревается до 25–30 °С. Глубже сезонного термоклина на глубине около 100 м, располагаются холодные промежуточные воды с неизменной температурой не более 8 °С. У дна температура может повышаться до 9,2 °С, что связано с геотермальными проявлениями. В Черном море выделяют поверхностные, промежуточные и глубинные воды. В поверхностном слое выделяются два крупных центральных круговорота в восточной и западной частях моря. В Черном море существует постоянный галоклин на глубине около 100 м, где соленость изменяется с 18 до 22‰.

Приливы в Черном море незначительные и их максимальная величина не превышает 10 см. Сгонно-нагонные явления обычны в осенне-зимний период и диапазон изменений уровня может достигать 2 м (северо-западная часть моря, побережье Крыма). В осенне-зимний период для Черного моря отмечены волны высотой до 12 м. Одно- и многоузловые сейши, отмеченные в бухтах (например, Новороссийская, Геленджикская), имеют период от нескольких минут до 2 ч и амплитуду 40–50 см [197].

Рельеф дна определяется узким шельфом (до 8 км) и значительно расчлененным материковым склоном. Бровка шельфа приходится на глубину 110–120 м. Переход к материковому склону обычно резкий, при этом уклон может достигать 20°. В восточной и южной частях Черного моря развита система каньонов, распространяющихся до глубин 1400–1800 м. Подводные каньоны приуроченных, главным образом, к устьям причерноморских рек.

Динамика вод в прибрежной зоне обусловлена центральным циклоническим общечерноморским течением (ОЧТ) и его локальными струями. ОЧТ прижато к материковому склону шириной 40–80 км, состоит из множества струй с различной скоростью на поверхности от 0,4 до 0,5 м/с. Границы между струями ОЧТ слабо выражены, т.к. ОЧТ сильно зависит от синоптических условий в конкретный сезон года.

Минимальная температура поверхностного слоя воды (около 6,0 °C) в прибрежной зоне отмечена в феврале. С марта начинается прогрев поверхностного слоя и уже к апрелю поверхностная температура достигает 10–11 °C. В мае–июне продолжается быстрый прогрев черноморских вод. Максимальные температуры воды отмечены в августе и могут превышать 25°C. С октября в результате выхолаживания вод могут установиться зимние температуры поверхностного слоя.

В российских водах на участке от Анапы до Сочи имеются районы с пониженной соленостью во все сезоны года, обычно они приурочены к местам впадения рек или разгрузке подземных вод. Минимальные значения солености поверхностного слоя черноморских вод приходится на март и апрель, изменяясь

от 16,4‰ в районе Сочи до 18,0‰ около берегов Анапы. Максимальные значения солености для указанных районов отмечается в октябре–ноябре, составляя от 16,92‰ в прибрежье Сочи и 18,26‰ возле Анапы.

В Черном море образование льда незначительное. Участки моря, где образуется лёд, находятся у одесского и румынского берегов и северной части п-ва Крым. Море практически всегда безо льда. В холодные зимы (2006 и 2012 гг.) северо-западная часть моря сковывалась льдом. Ледообразование обычно начинается в декабре и продолжается до начала марта. В суровые зимы толщина льда может достигать значений более 0,5 м, но обычно не превышает 10 см.

Гидрохимическая характеристика российских вод Черного моря приведена в [213]. Ниже представлены данные из указанной работы, полученные с участием автора работы. Распределение концентрации аммонийного иона в верхнем горизонте вод северо-восточной части Черного моря весьма неравномерно и содержит значительные пространственные градиенты (Рисунок 6). На наш взгляд, подобное явление может быть следствием апвеллинга. Отметим также существенное повышение концентрации аммония на горизонте 150 м и глубже. Концентрация нитрат-иона в водах Черного моря многократно ниже, чем в водах Азовского и варьирует в диапазоне 0,12–5,5 мкгN/л. Подобно нитрит-иону в глубинном распределении нитрат-иона отмечены повышенные концентрации на глубинах 50–150 м. В водах Черного моря распределение форм азота по глубине имеет важную особенность – значительный рост доли минерального азота (до 47%) за счет увеличения концентрации аммония с приближением к сероводородной зоне. В фотической зоне моря (до глубины 50 м) отмечается обычное для продукционного слоя состояние вод – доля минеральных форм варьирует в пределах 1,4–5,9%. В поверхностном слое вод Черного моря содержание NO_2^- заметно ниже, чем в Азовском, в среднем составляя 0,46 мкгN/л, что свидетельствует о более низкой активности продуцентов в Черном море. На глубинах 50 и 150 м отмечены повышенные концентрации нитрит-иона

– выше 1 мкгN/л, что может быть связано с активностью фитопланктона на этих горизонтах.

В поверхностном горизонте вод Черного моря отмечены низкие концентрации фосфора (0–3 мкгP/л) [213]. На глубине 100 м концентрация фосфора существенно повышена и далее увеличивается с глубиной, что, вероятно, связано с накоплением оседающего органического вещества и последующей бактериальной минерализацией в анаэробной зоне. В фотической зоне вод Черного моря отмечено аналогичное распределение между формами фосфора – около 1,0 мкгP/л минеральной формы и 9,0 мкгP/л органической. Глубинное распределение форм фосфора свидетельствует, что в анаэробной зоне Черного моря происходит активная деструкция органического вещества и регенерация минеральных форм биогенных элементов. О степени деструкции органического вещества можно судить по соотношению форм фосфора: подавляющая часть общего фосфора относится к минеральной форме, доля органической невелика. Таким образом, на глубинах 100 м и ниже черноморские воды содержат существенный запас минерального фосфора, перенос которого в фотическую зону возможен при апвеллинге.

В поверхностном горизонте вод северо-восточной части Черного моря распределение кремния весьма неравномерное и варьирует в пределах 1,8–53 мкгSi/л (среднее 27,6 мкгSi/л) [213]. Неравномерность распределения кремния может быть следствием глубинного подъема вод или вегетации диатомовых водорослей. Вертикальное распределение кремния аналогично распределению аммония и фосфора, его концентрация значительно увеличивается с глубиной (Рисунок 3).

По последним оценкам экспертов ЕС (<http://www.blackseascene.net>, <http://www.blacksea-commission.org>) – основной загрязнитель Черного моря – это нефть и нефтепродукты. Роль остальных загрязняющих веществ (пестицидов, радионуклидов, поверхностно-активных веществ) для морской экосистемы носит локальный характер и не оказывает значимого воздействия на ее

функционирование. Наибольшие концентрации нефтепродуктов в течение года характерны для акватории Черного моря в районах Новороссийска и Туапсе (0,015–4,90 мг/л), где имеются крупные нефтяные порты и наиболее напряженный трафик морских перевозок нефти (Таблица 1) [216, 217]. Курортные акватории Анапы и Геленджика значительно чище в весенний период (менее 0,68 мг/л); летом и осенью концентрация углеводородов нефти возрастает в два и более раза. В Абхазии выявлены относительно низкие уровни загрязнения, но активное судоходство, рыбный промысел и трансграничный перенос из Грузии приводят к увеличению уровня загрязнения (до 0,292 мг/л), особенно в весенний период [216, 217]. Отметим, что уровень загрязнения углеводородами нефти выше допустимых концентраций на всей обследованной акватории от Нижнего Дона и Керченского пролива и до Анапы и Сухума.

Рост содержания углеводородов нефти в водах Азовского и Черного морей – негативный тренд последних лет [216, 217, 256, 257].

Многолетние наблюдения, проведенные группой специалистов под руководством И.А. Немировской [257], показали, что концентрации нефтепродуктов в водной толще северо-восточного побережья Черного моря изменялись в широком диапазоне – от <0,015 до 4,90 мг/л. При этом имеется четко выраженная сезонная динамика изменений содержания нефтепродуктов в морской воде.

По нашим данным [216, 217], весной 2013 г. содержание нефтепродуктов в водах российской части Черного моря составило 0,04–0,07 мг/л. Наиболее загрязненными оказались воды Республики Абхазия, где были зарегистрированы концентрации нефтепродуктов 0,04–0,29 мг/л. Вероятно, это связано как с трансграничным переносом со стороны Грузии (нефтяной порт Батуми), так и с возможным сбросом отработанных технических вод с украинских и турецких судов, осуществляющих весенний лов хамсы в пределах узкой шельфовой зоны в это время года.

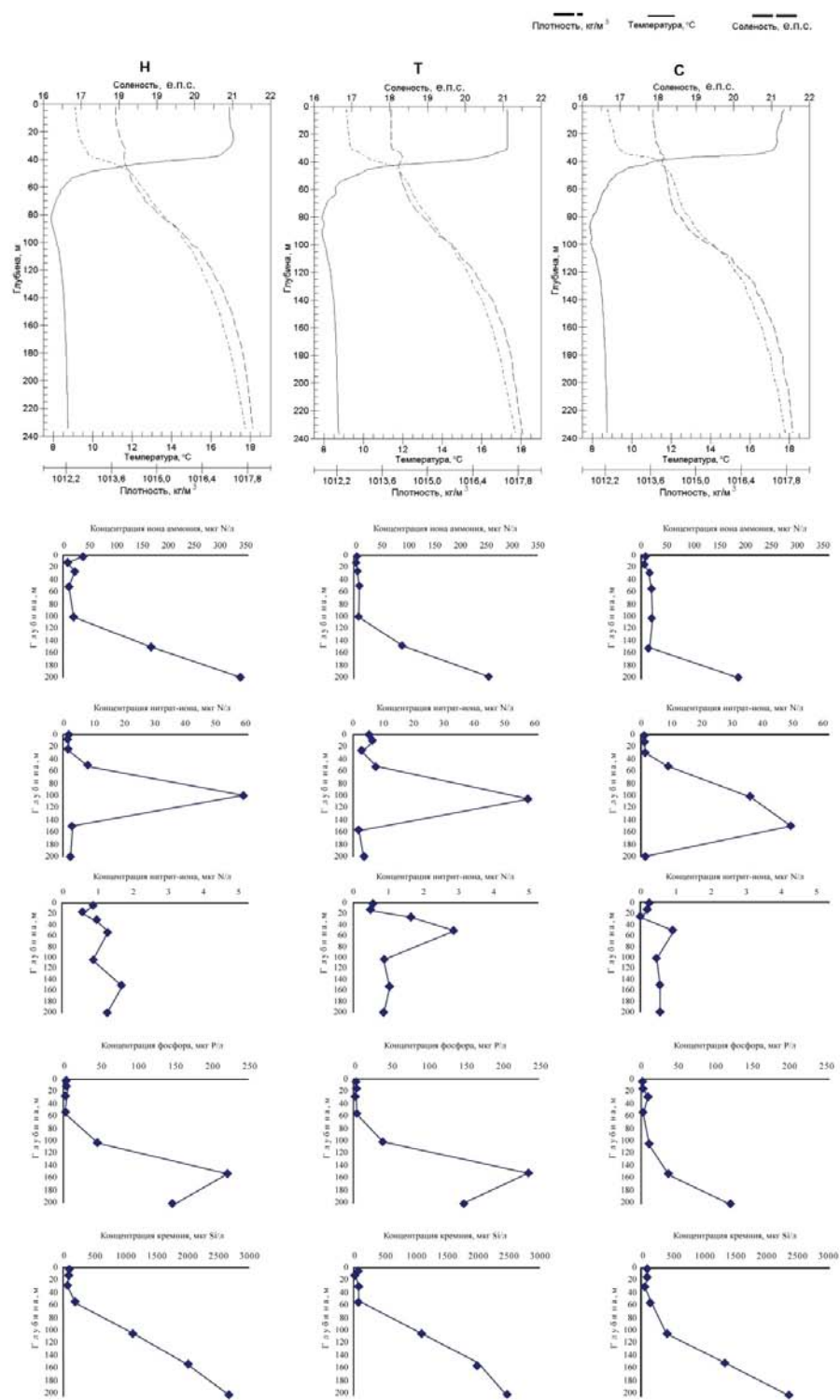


Рисунок 3 Глубоководные вертикальные гидролого-гидрохимические профили в районах Новороссийска (Н), Туапсе (Т) и Сухума (С) (по: [213])

Таблица 1 – Среднее содержание нефтепродуктов в воде (мг/л) (по: [216, 217] с дополнениями)

Год, месяц	Район										
	Нижний Дон	Устье Дона	Азовское море		Керченский пролив	Черное море					
			Таганрогский залив	собственно море		Анапа	Новороссийск	Геленджик	Туапсе	Пицунда	Сухум
2013, июль	0,144	0,074	0,079	0,220	0,789	0,080	0,853	0,334	0,767	0,122	0,055
	0,046-0,240	0,020-0,234	0,02-0,178	0,036-0,343	0,506-1,337	-	-	-	-	-	-
2013, ноябрь	-	0,055	0,120	0,090	0,224	0,092	0,123	0,078	0,165	0,084	0,170
	-	0,044-0,136	0,096-0,270	0,044-0,195	0,148-0,699	-	-	-	0,093-0,328	-	0,087-0,280
2014, февраль	-	0,168	0,392	0,251	-	-	-	-	-	-	-
	-	0,117-0,217	0,064-0,802	0,204-0,299	-	-	-	-	-	-	-
2014, март	0,098***	0,070	0,140	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,067-0,163	0,020-0,105	0,068-0,274	-	-	-	-	-	-	-	-
2014, апрель	0,112***	0,093	0,252	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,078-0,142	0,044-0,137	0,071-0,452	-	-	-	-	-	-	-	-
2014, июнь	-	0,086	0,206	0,213	0,264	0,069	0,452	0,119	0,253	-	-
	-	0,072-0,109	0,056-0,385	0,109-0,289	0,154-0,325	0,045-0,094	0,109-0,796	0,085-0,154	0,089-0,418	-	-
2014, июль-август	-	0,062	0,168	0,052	0,215	0,062	0,202	0,183	0,114	-	-
	-	0,026-0,134	0,071-0,511	0,039-0,066	0,046-0,228	0,029-0,073	0,194-0,215	0,109-0,289	0,098-0,144	-	-
2014, сентябрь	-	0,074	0,114	0,067	0,142	0,057	0,211	0,187	0,132	0,103	0,095
	-	0,041-0,105	0,089-0,123	0,058-0,074	0,076-0,184	-	-	-	-	-	-
2014, ноябрь	0,138***	0,106	0,205	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,094-0,192	0,078-0,134	0,095-0,378	-	-	-	-	-	-	-	-
2015, май	0,942***	1,433	0,858	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,738-1,997	0,310-3,419	0,030-2,322	-	-	-	-	-	-	-	-
2015, июнь	-	0,069	0,243	0,182	0,322	0,149	0,595	0,416	-	-	-
	-	0,025-0,105	0,204-0,309	0,084-0,349	0,095-0,584	0,130-0,169	0,315-0,876	0,187-0,646	-	-	-
2015, август	-	0,074	0,255	0,206	0,115	0,087	0,232	0,159	-	0,263	0,281
	-	0,028-0,213	0,221-0,289	0,061-0,324	0,102-0,145	0,069-0,098	0,144-0,298	0,128-0,143	-	0,195-0,332	0,187-0,376
2015, ноябрь	0,089***	0,042	0,103	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,061-0,134	0,026-0,068	0,065-0,131	-	-	-	-	-	-	-	-
2015, декабрь	-	0,050	0,169	0,204	0,177	-	-	-	-	-	-
	-	0,026-0,087	0,150-0,192	0,103-0,556	0,130-0,224	-	-	-	-	-	-
2016, февраль	-	0,132	0,257	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	0,040-0,359	0,076-0,587	-	-	-	-	-	-	-	-
2016, апрель	0,767	0,530	1,710	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,167-2,257	0,061-1,788	1,526-2,013	-	-	-	-	-	-	-	-
2016, август	0,324	1,171	0,220	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,098-0,720	0,106-7,629	0,082-0,693	-	-	-	-	-	-	-	-
2016, сентябрь-октябрь	0,781	0,557	2,382	0,775	-	-	-	-	-	-	-
	0,425-1,007	0,058-3,342	0,059-25,355	0,037-3,618	-	-	-	-	-	-	-
2016, декабрь	-	0,145	15,763	1,597	0,636	0,104	3,288	1,105	2,408	0,698	2,015
	-	0,046-0,187	2,164-23,392	0,104-2,628	0,142-1,162	-	-	-	-	-	-
2017, январь-февраль	-	0,324	0,283	0,096	-	-	-	-	-	-	-
	-	0,061-0,740	0,138-0,513	0,066-0,118	-	-	-	-	-	-	-
2017, май	0,295	0,123	0,251	-	-	-	-	-	-	-	-
	0,144-0,356	0,043-0,203	0,069-0,627	-	-	-	-	-	-	-	-
2017, июнь	0,321	0,218	0,537	0,078	0,335	-	-	-	-	-	-
	0,195-0,486	0,024-0,531	0,051-2,734	0,008-0,118	0,155-0,516	-	-	-	-	-	-

* в скобках указано минимальное/максимальное значение концентрации углеводов нефти

В летний период максимальные концентрации нефтепродуктов в водах российской части Черного моря наблюдали в припортовых акваториях Новороссийска (0,85 мг/л) и Туапсе (0,77 мг/л), минимальные – в районе Геленджика и в водах Абхазии (Таблица 1). В осенний период (ноябрь) отмечено повсеместное снижение уровня загрязнения. Наиболее чистыми были акватории в районе Геленджика и Анапы, в также воды Абхазии. В районе Новороссийска и Туапсе отмечено снижение уровня нефтепродуктов в воде в 5–6 раз в сравнении с летним периодом, но полученные значения соответствовали 2–3 ПДК.

Наибольшие концентрации нефтепродуктов в течение года характерны для районов Новороссийска и Туапсе (0,05–4,90 мг/л), где наиболее напряженный трафик морских перевозок нефти [216, 217]. Курортные акватории Анапы и Геленджика значительно чище в весенний период (менее 0,68 мг/л); летом и осенью концентрация углеводородов нефти возрастает в два и более раза. В Абхазии выявлены низкие уровни загрязнения, но активное судоходство, рыбный промысел и трансграничный перенос из Грузии приводят к увеличению уровня загрязнения (до 0,29 мг/л), особенно в весенний период. Отметим, что уровень загрязнения углеводородами нефти выше допустимых концентраций на всей обследованной акватории от Нижнего Дона и Керченского пролива и до Анапы и Сухума. Уровень нефтяного загрязнения Азовского моря в зимний период (до 0,80 мг/л) значительно выше, чем летом [216, 217].

Новороссийская бухта – крупнейшая бухта Черного моря, представляющая собой удлинённый залив, в кутовой части которого впадает река Цемес. Для Новороссийской бухты характерны относительно небольшие глубины, в то же время они позволяют осуществлять круглогодичное судоходство и работу морского порта.

По рельефу дна, гидрологическим и гидробиологическим условиям Новороссийскую бухту подразделяют на три района [246]: порт, средняя часть и открытая часть бухты. Акватория порта, площадью около 3 км², находится в вершине бухты. Этот район с небольшими глубинами (7–10 м), низкой прозрачностью воды (до 5 м) и слабым водообменом. Препятствием водообмену с

открытой частью бухты, служат портовые сооружения в первую очередь восточный и западный молы. Остальная часть бухты характеризуется более интенсивным водообменном, большими глубинами (от 17 до 35 м) и прозрачностью воды до 15 м. Общая площадь бухты – 53,86 км². Восточный берег, являющийся частью Маркхотского хребта, характеризуется высокой прибойностью, в отличие от более пологого западного берега. Возле восточного берега расположены цементные заводы, нефтетерминалы, перегрузочные комплексы, инфраструктура военного и торгового флота. К западному берегу бухты примыкает городская застройка, расположены коллекторы городской и ливневой канализации.

Течения в Новороссийской бухте зависят от ветрового режима, который определяет направление и скорость поверхностного течения. При сгонных ветрах нарушается циклоническая система течений и устанавливается обратное течение, при котором у берегов на поверхность выходят глубинные воды [22]. Господствующие ветры – северо-восточные (более 26% повторяемости). Северо-восточный ветер отличается наибольшей устойчивостью и силой. Метеоявление «бора», отмечаемое в акватории бухты преимущественно в зимний сезон, наблюдается в среднем 47 дней в году при скорости ветра более 20 м/с [267]. Летом преобладает штилевая погода, при которой создаются благоприятные условия для устойчивой вертикальной стратификации вод бухты. Наибольшие скорости течений отмечаются у восточного берега (в среднем 11 см/с, максимум – 25 см/с), при этом максимальные – у мыса Дооб (до 33 см/с) [267]. В районе порта и у западного берега течения слабые (в среднем 8 см/с) [267]. Циркуляция вод в бухте отмечается и при штилях. В этом случае поверхностное течение идет практически поперек бухты от восточного к западному берегу. Аналогичный круговорот, но в обратном направлении, зарождается при западных и юго-западных ветрах, при этом в бухту затягиваются поверхностные воды открытого моря. При юго-восточных и южных ветрах происходит наибольший нагон поверхностных вод открытого моря в бухту. Северо-западные ветра, которые

«выгоняют» воду из бухты и способствуют ее самоочищению, наблюдаются относительно редко.

Для Новороссийской бухты О.Г. Мироновым [234] выделено семь типов осадков: 1) черный алевритово-пелитовый ил с запахом нефтепродуктов и сероводорода, располагается в кутовой части бухты; 2) темный прибрежный илистый песок, отмеченный локально в Галацкой бухте на глубинах до 10 м; 3) алевритовый ил средней части бухты, занимающий наиболее обширную площадь на глубинах до 25 м; 4) крупный песок с ракушей, расположенный между скалами в средней части бухты на глубине от 10 до 20 м; 5) чистый прибрежный песок у выхода из бухты; 6) чистый илистый песок у выхода из бухты; 7) глубоководный алевритовый ил, расположенный у выхода бухты на глубинах от 20 до 40 м.

Среднегодовая температура морской воды у поверхности достигает $14,4^{\circ}\text{C}$, в придонном слое – $11,2^{\circ}\text{C}$. В течение года значения температуры воды на поверхности моря изменяются от $7\text{--}9^{\circ}\text{C}$ в феврале-марте до $26\text{--}29,3^{\circ}\text{C}$ в августе, годовая амплитуда колебаний температуры воды поверхностного слоя воды достигает 20°C . Соленость морской воды в Новороссийской бухте изменяется от 17,6 до 18,2‰. Значительное опреснение воды (до 13‰) наблюдается в кутовой части бухты в месте впадения реки Цемес.

Характеристика гидрохимического режима приведена на основе фондовых материалов ЮНЦ РАН (съёмка 2011 г.). Взвешенное вещество в пределах акватории порта характеризуется заметно повышенными концентрациями; максимум – 14,5 мг/л зарегистрирован в июне, что значительно превышает фоновое значение – 0,6 мг/л в этот же период. Высокие концентрации взвешенного вещества в прибрежной (прибойной) зоне – естественное явление, усиленное в данном случае влиянием хозяйственной деятельности: пыление при погрузочно-разгрузочных операциях, просыпание, поступление с прибрежной территории через эоловый перенос, взмучивание донных отложений при движении судов и т.д. Распределение концентрации взвешенного вещества по акватории порта неравномерное в течение года: июнь – 5,4, июль – 1,7, сентябрь – 5,0 мг/л. Низкое содержание взвешенного вещества (менее 1,0 мг/л) отмечено в

центральной части бухты. Концентрация водородных ионов (pH) варьировала в пределах – от 8,11 до 8,70 единиц. Средняя концентрация растворённого кислорода в поверхностном слое воды составляла 9,73 мг/л, насыщенность вод кислородом превышала 100%, при этом максимальное насыщение кислородом (158%) вод бухты отмечено в июле. В придонном слое в летний период были отмечены заморенные явления, насыщенность кислородом была менее 50%. Биохимическое потребление кислорода (БПК₅) в июне при умеренной насыщенности вод кислородом составляло в среднем 2,7 мгО₂/л; в июле в период массового цветения водорослей и пресыщении вод кислородом БПК₅ возрастало вдвое до 5,9 мгО₂/л. В сентябре, при невысокой концентрации кислорода, БПК₅ снижалось до 1,82 мгО₂/л. Средняя концентрация органического углерода составляла 7,7 мгС/л, изменяясь в диапазоне от 4,9 до 12,6 мгС/л. Высокие концентрации органического углерода обусловлены поступлением загрязнённых вод, поступающих с поверхностным стоком.

Концентрации минерального фосфора зарегистрированы на низком уровне, в том числе на пределе обнаружения, что расценивается нами как следствие интенсивных продукционных процессов. В среднем концентрация фосфатов составляла 6,7 мкг/л, максимальные концентрации составляли десятки мкг/л, наибольшее – 83 мкг/л, что не превышает норматив рыбохозяйственного ПДК (150 мкг/л). Концентрации общего фосфора (среднее значение 37 мкг/л) распределены довольно неравномерно, в июне на одной из станций отмечены аномально высокие концентрации общего фосфора (407 мкг/л), имеющих, скорее всего, техногенное происхождение. В июне концентрации нитритного азота удерживались на уровне первых единиц мкг/л. На станции расположенной недалеко от места впадения реки Цемес концентрация нитритного азота повышалась до 23 мкг/л. Максимально высокая концентрация нитрита, скорее всего, техногенного происхождения составляла 128 мкг/л, почти вдвое выше ПДК. Концентрации нитратного азота – на уровне десятков мкг/л. В июле и частично в сентябре режим биогенных элементов существенно изменился в связи с массовым цветением водорослей – концентрации нитрит- и нитрат-ионов

снизились до аналитического нуля, общего азота остались на уровне миллиграммовых концентраций. Концентрации аммонийного азота при неравномерном распределении по акватории варьировали от 10 до 90 мкг/л в июне, от 10 до 236 мкг/л в июле, в сентябре на большей части станций снизились до нуля. Превышения ПДК не зарегистрировано. Содержание кремния при средней концентрации за весь период исследований 170 мкг/л варьировали от 50 до 870 мкг/л с явным снижением в осенний период. Важно отметить его минимальные концентрации в фоновой точке и максимальные на одной из станций, что явно свидетельствует о терригенном происхождении его запасов в акватории порта. Мочевина в природных водах является эндогенным компонентом, продуктом метаболизма водных организмов. С другой стороны, она может поступать в природные воды со сточными водами промышленных и сельскохозяйственных предприятий. Средняя концентрация мочевины за весь период исследований составляла 63 мкг/л. В июне значимые концентрации обнаружены лишь на нескольких станциях с максимумом 19 мкг/л. Наибольшие концентрации обнаружены на отдельных станциях в период массового цветения водорослей в июле – 266 мкг/л и в сентябре – до 200 мкг/л. Распределение концентраций по акватории порта довольно неравномерное и не превышает ПДК (80 мг/л).

Новороссийский порт – крупнейший на Черном море транспортный узел, пропускная способность которого свыше 6 тыс. судов и 120 млн. т. груза в год. Важнейшие составляющие грузооборота – нефть и нефтепродукты (80%), черные и цветные металлы, химические соединения и т.п. Дноуглубление, перемещения грунта, создание акваторий ограниченного водообмена (для стоянки маломерных судов), принимают все большие масштабы, являясь частью генеральной схемы реконструкции Новороссийской бухты. Это приводит к повышению загрязнения прибрежных вод и негативному влиянию на биоценозы. По полученным результатам определения сероводорода в поверхностном слое воды, значимых концентраций сероводорода, тиосульфата и серы элементной не зарегистрировано. Таким образом, зон сероводородного заражения,

захватывающего всю толщу вод не обнаружено. После восстановления аэрации вод сероводород и другие восстановленные формы серы довольно быстро исчезают. Сероводород в донных отложениях порта обнаруживается почти повсеместно. Отметим, что тонкий верхний слой донного грунта в порту имеет бурую окраску верхнего слоя, что характерно для окисленных форм металлов, в частности, железа, и только глубже 1–3 см располагаются слои чёрного цвета с характерным сероводородным запахом. Это свидетельствует об относительно хорошей аэрируемости водной толщи в акватории порта вплоть до нижних горизонтов. В июне превышение ПДК (100 мкг/л) не зарегистрировано. В июле превышение ПДК отмечено на станциях в районе выпуска сточных вод. В июне опасных концентраций метана не зарегистрировано, но максимальное значение (36,4 мл/л) приурочено к одной из станций в порту и в 3 раза превышает ПДК. Нефтепродукты в водной среде по среднему значению за весь период наблюдений почти 5-кратно превышают ПДК за счёт весьма высоких концентраций на отдельных станциях. В июне 60-кратное превышение ПДК отмечено на одной из станций, в июле – 20-кратное превышение, в сентябре 50-кратное превышение ПДК. В портовой акватории в июне отмечено 2-кратное превышение ПДК по железу, в июле и сентябре 3-кратное превышение ПДК. В июне и июле зарегистрировано 5-ти кратное повышение ПДК по марганцу, меди, свинцу при этом в сентябре превышений предельных концентраций не отмечено. По цинку и кадмию на большинстве станций выявлены умеренные уровни загрязнения. Максимальные превышения ПДК отмечены на некоторых станциях для ртути до 12 раз в июне, до 8 раз в июле и до 6 раз в сентябре. Показатели концентрации лабильных сульфидов пространственно распределены весьма неравномерно, значения варьируют в широком диапазоне – от 3,7 до 192 мг/г (например, в июне). Тем не менее, средние значения концентраций для каждого сезона наблюдений отличаются несущественно – 47,6 (июнь), 49,5 (июль), 55,3 (август) мг/кг. Концентрация сульфидов в фоновой точке в центре бухты втрое ниже среднего значения в июне и сентябре и нулевая в июле. Результаты, полученные на одних и тех же станциях, но в разные сезоны наблюдений, имеют сходный порядок

значений концентраций. Распределение содержания нефтепродуктов в донных отложениях неравномерное и наблюдается в широком диапазоне концентраций – от 0,13 до 1,61 мг/кг, т.е. более чем на порядок. Средние концентрации для каждого периода наблюдений довольно близки друг к другу в июне 0,94, в июле 0,88, в августе 0,98 мг/кг, отражая стабильный уровень загрязнения. Как и в распределении сульфидов, минимальные концентрации нефтепродуктов приурочены к центральной части бухты. Накопление фенолов в донных отложениях имеет более однородный характер и варьирует за весь период наблюдений от 0,5 до 2,7 мкг/г. В отличие от нефтепродуктов и сульфидов наибольший уровень загрязнения фенолами проявляется на станциях, подверженных влиянию пресного стока. Концентрация железа в донных отложениях варьирует в довольно широком диапазоне от 1,7 до 34,2 мкг/г. Средние концентрации по сезонам распределены в последовательности 17,4 (июнь), 19,0 (июль) и 14,0 (август) мкг/г. На фоновом участке накопление железа в донных осадках варьирует от 10 до 18 мкг/г. Наибольшие концентрации железа в донных осадках отмечены в восточной части бухты и превышают 30 мкг/г. Концентрации марганца в июне и сентябре варьировали в небольшом диапазоне от 0,15 до 1,0 мкг/г, в июле уровень содержания марганца увеличился на некоторых станциях до 4 мкг/г. Средние концентрации марганца в донных отложениях изменялись по сезонам незначительно: от 0,47 в июне и 0,45 в сентябре до 0,87 мкг/г в июле. Наибольшая концентрация меди в донных отложениях отмечена на одной из станций в июле и сентябре – до 30 мкг/г, при этом в фоновом районе концентрация меди не превышала 12 мкг/г. Наименьшие концентрации меди (от 10 до 15 мкг/г) отмечены для июня. Анализ фондовых материалов ЮНЦ РАН, позволяет говорить об относительно высоком загрязнении донных отложений (на отдельных участках) нефтепродуктами и тяжелыми металлами.

1.1.3 Азовское море

Границы Азовского моря определены географическими координатами: 47°17' с.ш. и 39°49' в.д. на северо-востоке, 39°18' в.д. на западе, на юге Керченский пролив (45°17' с.ш.) между мысами Такиль и Панагия. Площадь моря (без залива Сиваш и лиманов восточного побережья) – 39100 км², объем воды около 290 км³ при среднемноголетнем уровне. Азовское море – самый мелководный водоем среди морей России: средняя глубина Азовского моря не превышает 7 м, максимальная глубина – 14,4 м. Наибольшая длина Азовского моря составляет 380 км, наибольшая ширина – 200 км. Северо-восточная часть моря представляет собой остатки палеорула р. Дон, в настоящее время это мелководный и распресненный Таганрогский залив. В западной части моря находится Арабатская стрелка, сложенная рыхлыми грунтами, и отделяющая собственно море от залива Сиваш. Для последнего характерен своеобразный гидрохимический режим. Водообмен между ними осуществляется в ограниченном объеме через несколько узких проливов естественного или антропогенного происхождения. В юго-западной части моря расположены крупные заливы – Арабатский и Казантипский, на юго-востоке моря расположен Темрюкский залив, к востоку от которого находится лиманно-плавневая система проток р. Кубань. Северный и южный берег Азовского моря высокий и обрывистый (высота берегов может достигать отметок более 20 м), западный и восточный – низменный и заболоченный.

Рельеф дна Азовского моря отличается зачаточной выравненностью и плавным увеличением глубины от берега к центру моря. В тоже время, подводные возвышения в западной (банки Морская и Арабатская) и восточной частях моря (банка Железинская) играют важную роль в гидрологии водоема, определяя сложную схему течений и динамику наносов [189]. Для большей части собственно моря характерно обширное мелководье с глубинами 5–7 м. Это так называемая «аккумулятивная равнина Панова» [183]. Южное побережье моря отличается крутым уклоном с глубинами до 11–12 м.

Поверхностный пресный сток в Азовское море до 95% обеспечивается реками Дон и Кубань, остальную часть стока составляют малые реки: Берда, Кальмиус, Миус, Ея, Обиточная и др. Средний годовой сток реки Дон составляет $24,4 \text{ км}^3$, Кубани – $11,6 \text{ км}^3$, рек северного Приазовья – $2,1 \text{ км}^3$ [57].

Сток Дона и Кубани зарегулирован несколькими водохранилищами, крупнейшие из которых – Цимлянское и Краснодарское. Сезонное распределение поверхностного стока неравномерно: доля весеннего стока составляет около 40%, а летнего – 20% [57]. Из Азовского моря ежегодно в среднем вытекает $49,2 \text{ км}^3$ азовской воды, а поступает $33,8 \text{ км}^3$ черноморской воды, средний результирующий сток воды не превышает 15 км^3 в год [57].

Для северной части Азовского моря характерен холодный зимний период и сухой, жаркий летний сезон. Для южных районов моря эти же сезоны более мягкие и влажные. Крупномасштабные синоптические процессы оказывают ключевое влияние на сезонные изменения погоды на Азовском море [54]. Зимой и осенью преобладают ветры северо-восточных и восточных направлений, которые могут усиливаться до штормовых, часто сопровождающихся резким похолоданием. Весной и летом ветры неустойчивы по скоростям и направлениям. Летом ветры над акваторией Азовского моря характеризуются незначительными скоростями, возможен полный штиль. В январе среднемесячная температура воздуха над акваторией моря обычно выше 0°C , но не превышает $2\text{--}3^\circ\text{C}$, в июле равна $23\text{--}25^\circ\text{C}$ [189].

Общий характер циркуляции вод моря обусловлен главным образом действием ветров, которые вызывают дрейфовые течения во всей толще Азовского моря, что создает повышение уровня у берегов, связанное с возникновением компенсационных потоков. В предустьевых районах Дона и Кубани прослеживаются стоковые течения обусловленные действием речной струи. В мелководном прибрежье, особенно в устьевой области р. Дон характерны сгонно-нагонные колебания уровня, достигающие интервала до 5 м [189, 195]. Приливы в Азовском море отсутствуют. Для Азовского моря характерны

одноузловые сейши с суточным периодом, но к катастрофическим явлениям в прибрежной зоне приводит возникновение многоузловых сейш [197].

Для Азовского моря характерно волнение поверхности моря, обусловленное ветровой активностью. В холодную часть года преобладающие северо-восточные и восточные ветры вызывают волнение значительной силы, с высотой волн до 3 м. При западных и юго-западных ветрах формируются крупные волны высотой 1,5 м и более по всей акватории моря. В мелководном Азовском море часто отмечается гомотермия, когда отсутствуют градиенты температуры и водная толща равномерно перемещана. Однако в большую часть года отмечается стратификация вод: температура воды в весенне-осенний период у поверхности выше, чем в придонном слое, в зимний период может наблюдаться обратная картина. В теплый период в штилевых условиях разница температуры воды у поверхности и у дна (например, в прикерченском районе) может достигать 9°C. При осеннем и зимнем выхолаживании поверхностных вод и при резком весеннем прогреве в Азовском море отмечается конвективное перемешивание, при этом осолонение поверхностных вод при льдообразовании, а летом – при испарении может усиливать конвекцию, которая охватывает всю толщу воды [57]. Вертикальная температурная стратификация и горизонтальные градиенты азовоморских вод в большинстве случаев сравнительно невелики (Рисунок 9).

По данным приведенным в [189] весной (апрель) температура воды в поверхностном слое находится преимущественно в интервале 8–10°C, в придонном – в основном в пределах от 7 до 9 °C. Температурный градиент по горизонтали ориентирован по направлению от восточных районов моря к его центральной части и в среднем для всего моря равен 0,05 °C/км. К лету (июль, август) температура воды возрастает на 15–18 °C, составляя в среднем около 23–24 °C [189]. Пространственное распределение температуры в горизонтальном отношении почти однородно. К осени (октябрь) температура воды понижается на 8–12 °C [189]. В придонном слое вследствие сильного перемешивания характер изменений температуры вод почти такой же, как и в поверхностном. Разница между температурами вод в поверхностном и придонном слоях не превышает 1°C.

Средние вертикальные градиенты как в мелководных (4–6 м), так и в приглубых (10–12 м) районах составляют не более 0,12–0,13 °С/м. В зимний период, когда происходит наибольшее охлаждение вод, пространственное распределение температуры воды сравнительно однородно. Средние величины температуры воды изменяются от –0,1 до +0,3 °С на севере моря и в Таганрогском заливе до 1–3 °С в южной части моря [189].

В суровые зимы (например, 2003, 2006, 2012 гг.) отмечаются отрицательные значения температуры (до –1,0 °С) вод на большей части моря, что сопровождается активным льдообразованием [189].

Пространственное распределение солености характеризуется наличием значительных горизонтальных и вертикальных градиентов. Наиболее часто они отмечаются во фронтальных зонах вблизи Керченского пролива, а также эстуарных зонах рек Дона и Кубани. Обычно соленость моря в среднем составляет около 11–12‰ [189] (Рисунок 10), в последние несколько лет соленость моря выросла и достигла 14,5‰ [194, 196]. Сезонные колебания солености могут достигать достигают 1–3‰. Конвективное перемешивание определяется осенним охлаждением поверхности воды до температуры ее наибольшей плотности. Осолонение при льдообразовании усиливает конвекцию, которая проникает до дна.

Увеличение солености в последние годы привело к ряду негативных явлений, связанных с интрузией соленых вод в Дельту Дона и реку Дон. Это явление на фоне участвовавших нагонных явлений существенно повлияло на функционирование пресноводной экосистемы Дельты Дона, которая в настоящее время значительно трансформировалась и приняла черты солоноватоводного водоема [194, 196].

Академик Г.Г. Матишов первым обратил внимание на увеличивающуюся частоту стихийных бедствий на юге России в начале XXI в [184]. Благодаря измерительным гидрологическим комплексам, расположенных в реке Дон (хут. Донской, с. Кагальник) и в Таганрогском заливе (гидропост «Взморье») зарегистрировано аномальное повышение солености в период нагонов в дельте

р. Дон в июне 2014 г., при этом, отмечено, что росту уровня воды предшествовал экстремальный сгон, при котором соленость воды была около 0,6‰ [206]. При максимальном уровне соленость воды повысилась до 5,0‰, а при падении уровня, значения солености снизились до 1,5‰. Но при этом, процесс распреснения занял несколько суток, что значительно сказалось на гидробионтах. Г.Г. Матишовым [206] установлено, что вода с соленостью 15–17‰ в азовский бассейн нагнетается при сильных штормовых циклонах на северо-востоке Чёрного моря, при этом типично азовские воды (11–14‰) вытесняются в Таганрогский залив и могут проникать в дельту Дона (Рисунок 4). Аналогичный процесс имел место при катастрофическом затоплении дельты Дона и побережья Таганрогского залива в сентябре 2014 г., когда амплитуда колебаний уровня воды превысила 4 м, а величина солености на водозаборе г. Азов достигла 6‰ [206].

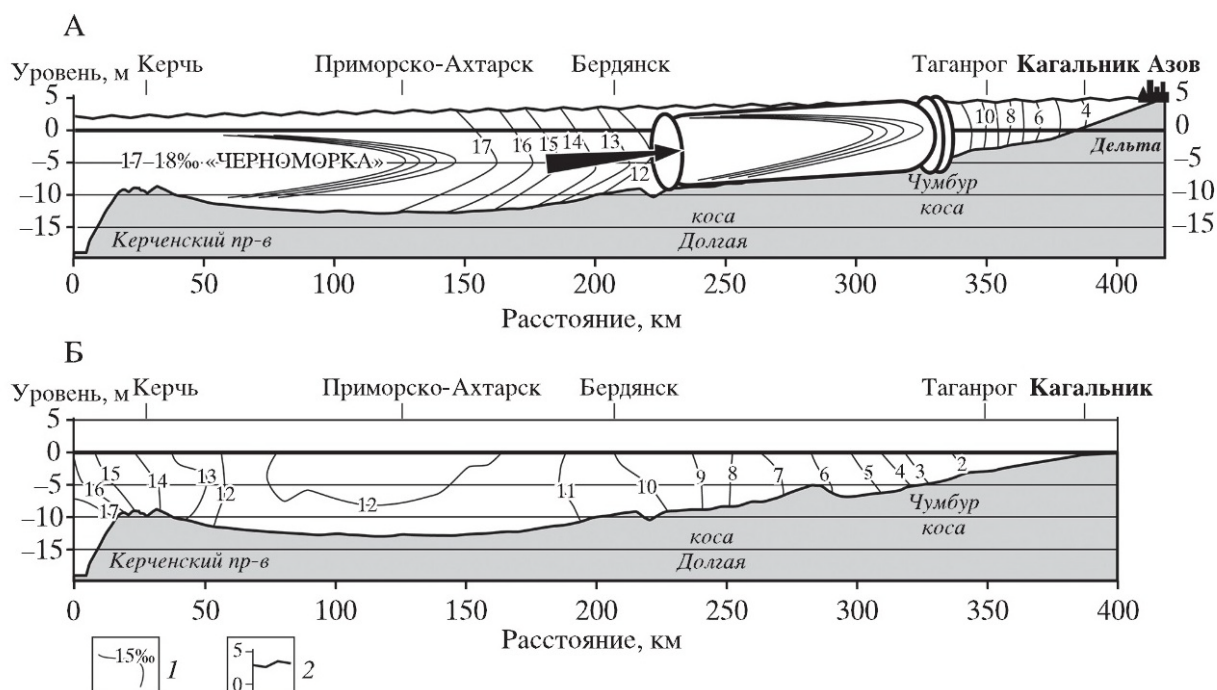


Рисунок 4 Принципиальная схема ураганной адвекции черноморских вод в Азовское море. А – в период нагонных явлений; Б – среднемноголетнее распределение солености в сентябре; 1 – соленость, ‰; 2 – уровень моря при нагоне, м (по: [206])

В Азовском море практически ежегодно образуются льдовый покров. В суровые зимы море начинает замерзать уже в ноябре, а полное очищение ото льда может продолжаться до апреля [189]. Максимального развития и наибольшей толщины (20–60 см в средние зимы и 80–90 см в суровые) лед достигает в феврале. По средним многолетним данным (на основе анализа спутниковых снимков и ледовых карт) льды занимают до 30% общей площади моря (Рисунок 10), в суровые зимы покрывают до 100% на протяжении 3–4 месяцев [190]. В начале XXI века отмечается усиление частоты проявления суровых зим на юге России, которые приводят к формированию ледового покрова на всей акватории Азовского моря, при этом толщина льда превышает 1 м, а высота торосов достигает 4 м, что характерно для арктических регионов [190].

Вековые изменения береговой линии обусловлены крупномасштабными климатическими процессами, следствиями которых являются возрастание засушливости климата или усиление его суровости, что может сопровождаться подъем уровня моря на 0,5–1 м [190]. Сильные штормы способствуют значительной перестройке берегов, существенно расширяя границы береговой зоны. Антропогенная деятельность существенным образом определяет состояние берегов и береговой зоны. Естественный ход береговых процессов нарушен не только из-за зарегулирования рек и, соответственно уменьшения поступления терригенного материала, но и из-за хаотичного и зачастую преступного освоения побережий: сельскохозяйственная деятельность (распашка прибрежной зоны), промышленное и курортное строительство, разработка песчано-ракушечного материала, создание заведомо бесполезных берегозащитных сооружений, что уже привело к активизации абразионных процессов, особенно восточной части моря и Таганрогского залива [189].

Для современных (новоазовских) осадков Азовского моря характерны илы (глинистые илы), смешанные осадки и пески (песчано-ракушечные) [189]. Глинистые илы в Таганрогском заливе и на открытом шельфе Азовского моря находятся на самой низкой глубинной ступени седиментации. Алевроиты распространены ограниченно, в чистом виде встречаются на нескольких участках

дна. Доминирующее положение (более 70% акватории) занимают глинисто-илистые осадки. Они широко распространены на аккумулятивной равнине Панова. Кроме центральной и южной частей шельфа серые и темно-серые илы локально накапливаются в лиманах и заливах, в ложбинах между банками.

Тонкодисперсный ил (фракция менее 0,01 мм) составляет 85% площади дна, залегая в Железинской ложбине и пологих впадинах на глубине 12–14 м [189]. Все илистые осадки содержат значительное число органических остатков, имеют признаки сероводородного заражения. Включения песчаных фракций составляют от 0,3 до 2,5%. Однако зачастую по мере приближения к побережью, примесь песка в осадках может достигать 7–17%. Зона песков (фракция 1,0–0,1 мм – более 50%) простирается на Азовском шельфе узким шлейфом в прибрежье на глубине до 2–6 м, а также на подводном береговом склоне кос Бирючья, Обиточная, Бердянская, Белосарайская, Кривая, Беглицкая, Очаковская, Чумбурская, Долгая, Камышеватская и др., сложенных кварцевым песком и детритом либо почти полностью ракушечным материалом.

Концентрации нефтепродуктов в воде Азовского моря в наблюдаемый период превышали 0,134 мг/л зимой, 0,20 мг/л весной и 0,11 мг/л летом (Таблица 1). Максимальные концентрации нефтепродуктов приурочены к восточной части Таганрогского залива. При этом концентрации нефтяных компонентов в придонном слое практически повсеместно превышают концентрации в поверхностном слое воды, как Таганрогского залива, так и собственно моря.

Наиболее высокие концентрации нефтепродуктов отмечены в акватории Керченского пролива и предпроливья, где интенсивны судоходство и хозяйственная деятельность непосредственно в акватории (перевалка грузов, рыболовство) и в прибрежной зоне с крупными портами Кавказ и Керчь. Крупнейшая за последние годы катастрофа произошла в Керченском проливе в ноябре 2007 г. По данным Г.Г. Матишова с коллегами [219, 220, 221], в первые дни катастрофы, концентрация нефтепродуктов в поверхностном горизонте достигала 2,5 мг/л, в водной толще до 0,22 мг/л. Через неделю уровня загрязнения

снизился, составив 0,94 мг/л у дна и 0,20 мг/л в поверхностном слое. Значительная часть нефти попала в мелководный Таманский залив, где на отдельных участках были отмечены концентрации нефтепродуктов до 0,41 мг/л, в тоже время, большая часть залива была чистой. Спустя месяц загрязненность вод пролива нефтепродуктами существенно снизилась, не превышая 0,24 мг/л. До конца 2008 г., содержание углеводородов нефти в морской воде постоянно снижалось, достигнув 0,05–0,10 мг/л [220, 221].

В течение 2013 г. концентрации нефтепродуктов в водах Керченского пролива варьировала в пределах 0,044–0,141 мг/л [216, 217]. В зимний период отмечены высокие уровни в Азовском море, при этом максимальные отмечены в западной части Таганрогского залива (до 0,802 мг/л), а минимальные в собственно море (до 0,299 мг/л). В остальные периоды они были существенно ниже. Это объясняется рядом причин. Несмотря на ледовый покров в Азовском море, устанавливающийся с декабря по март, интенсивность судоходства не снижается, по нашим наблюдениям, суточный грузопоток доходит до 30 судов (сухогрузы и танкеры) только из портов Азов и Ростов-на-Дону, порты Мариуполь и Ейск добавляют столько же судов, именно поэтому в западной части Таганрогского залива концентрация углеводородов нефти максимальная, достигая 16 ПДК. Наличие ледового покрова препятствует перемешиванию морских вод и нефтяные компоненты, попавшие в воду, остаются в поверхностном слое, поэтому в Азовском море, где пробы были отобраны на открытой воде, концентрация углеводородов нефти ниже, чем в подледных пробах, взятых по ходу движения судов. Другой причиной высоких концентраций нефтепродуктов в морской воде в зимний период могут быть низкие скорости биодеструкции углеводородов. Отметим, что при увеличении продолжительности зимнего периода и суровости зим, Азовское море будет оставаться подо льдом до 4-х месяцев, что отразится на морском грузопотоке [188]. В тоже время следует ожидать и роста загрязнения нефтепродуктами (при условии сохранения или увеличения интенсивности зимних морских перевозок) в течение более длительного времени, чем в настоящее время, что негативно скажется на морской биоте.

1.1.4 Каспийское море

Каспийское море – своеобразный водоем, сочетающий признаки моря и озера. Связь Каспийского моря с Черным морем (и Мировым океаном) прервалась около 10 миллионов лет назад. Для Каспийского моря в различные геологические периоды характерны резкие колебания уровня поверхности моря, обусловленные действием гидрометеорологических и геологических факторов. В настоящее время (с начала 2000-х гг.) уровень моря колеблется возле отметки –27 м. Для Каспийского моря характерен обширный водосборный бассейн, площадь которого превышает 3,5 млн. км² и определен, главным образом, бассейном р. Волги. По геоморфометрическим характеристикам Каспийское море – глубоководный (до 1025 м) водоем, площадью более 378 тыс. км² с обширной зоной на севере (Северный Каспий), являющейся остатком палерусла рек Волга и Урал. Каспийское море условно делится на три больших акватории примерно соотносящихся между собой: Северный (25% площади), Средний (36%) и Южный Каспий (39%). Протяжённость, в основном низменной, береговой линии оценивается с островами примерно до 7000 км. В северной части заболоченные берега изрезаны водными протоками и островами дельт рек Волги и Урала, отмечены многочисленные банки и острова, включая, самый крупный остров на Каспии – Чечень. В восточном побережье доминируют высокие обрывистые берега, примыкающие к полупустыням и пустыням и сложенные известковыми породами. Основной пресный сток в Каспийское море обеспечивают реки Волга, Терек, Сулак и Самур. Более 80% пресного стока приносят р. Волги, в среднем более 250 км³ в год.

Комплексное описание экосистемы Северного Каспия дано нами с коллегами в ряде работ [15, 192]. Ниже приведена характеристика Каспийского моря по указанным работам.

Термический режим Северного Каспия определяется воздействием климата окружающей суши. На формирование климата западного и восточного побережий Северного Каспия оказывают влияние прикаспийские степи и полупустыни. Это

сказывается и на различиях в температуре между его отдельными частями. Наибольший годовой размах среднемесячной температуры воздуха составляет 25–29°C в северо-западной и 30–32°C в северо-восточной частях, что в значительной степени обуславливается повышением континентальности климата с запада на восток.

Лето на Северном Каспии длится 3 месяца (июнь-август), воздух прогревается в этот период до 21–26°C, причём самыми тёплыми являются районы восточной части Северного Каспия. Зимой (декабрь-февраль) температура воздуха опускается до 2,3–8,0°C, причём в этот период наблюдается обратная тенденция, наиболее тёплые районы располагаются в западной части, в которых температура не опускается ниже -1,0, -2,0°C, а в районах восточной части температура ниже (-7,0, -8,0°C), что объясняется наличием льда, который увеличивает охлаждение воздуха над ним.

Характер ветров над Северным Каспием определяется как крупномасштабным влиянием циркуляции атмосферы, так и местными барикоциркуляционными и термическими условиями. Зимой циркуляция над Северным Каспием, восточным побережьем (за исключением крайнего юго-востока) в основном обусловлена влиянием западной и юго-западной периферий азиатского максимума, а также термическими различиями между морем и сушей. Весной, как и зимой, преобладающими ветрами над всем Северным Каспием являются юго-восточные и восточные.

Режим ветра в теплое время года может резко меняться. Вследствие частого воздействия азорского максимума происходит вынос воздушных масс из крайних северных широт континента в центральные районы. В этих условиях над акваторией моря преобладают северо-западные ветры. Осеннее распределение ветров по акватории моря в основном сходно с зимним.

На северо-западном побережье Каспия в годовом ходе средней скорости ветра отчетливо выделяются два максимума (в середине весны и осени -6,5 м/с и в конце осени-начале зимы - 6,7–6,8 м/с) и два минимума – в июле-августе (4,0–4,3 м/с) и в октябре-январе (5,0 м/с). Такой характер годового хода средних скоростей

ветра определяется изменением активности атмосферных процессов от зимы к лету. На северо-восточном побережье Каспия выделяются только один максимум в середине зимы (6,5 м/с) и два минимума в середине весны и середине лета (4,0 м/с). В годовом ходе средняя скорость ветра над северо-западной частью составляет 5,7 м/с, над северо-восточной – 5,2 м/с.

Средняя годовая влажность воздуха над Северным Каспием составляет около 76%, достигая в открытом море 80%. Близость пустынь к восточному побережью Северного Каспия способствуют большему высушиванию воздуха над прилегающими районами, поэтому среднегодовая влажность для восточных районов будет ниже влажности в западных районах – 73% и 78% соответственно. В зимний период относительная влажность мало меняется над районами Северного Каспия, разность не превышает 2–4%, составляя 80–84% для восточной части и 84–86% для западной. Самая высокая относительная влажность над районами Северного Каспия отмечается зимой 90% и 87% соответственно для западной и восточной частей.

В связи с весенним увеличением солнечной радиации наблюдается заметное понижение относительной влажности воздуха к апрелю от 79% в западной части до 72% в восточной. Наименьшая влажность отмечается летом (июнь-август) в период наибольшего прогрева воздуха и составляет для Северного Каспия 66%. Более низкие значения влажности (53–60%) отмечаются в крайних восточных районах Северного Каспия.

На протяжении всего года общая облачность над акваторией Северного Каспия составляет около 5 баллов, на западном побережье и прилегающих участках моря она достигает наибольших значений. На западном побережье Северного Каспия облачность наибольшая во все сезоны, что связано с циклонической деятельностью в этом районе.

Режим осадков на побережье северной части Каспийского моря в значительной мере зависит от взаимодействия различных по происхождению воздушных масс с рельефом побережья, термическая конвекция имеет значение лишь летом и только в узкой прибрежной полосе. Это определяет

неравномерность распределения осадков по акватории моря. Для Северного Каспия характерен континентальный тип годового хода осадков, т.е. преобладание осадков в теплый период года (апрель-октябрь), в который выпадает 1/3 годовой суммы осадков с максимумами в мае-июне (10 мм) и в сентябре. Это объясняется воздействием отрогов азорского антициклона, приносящего влагу с Атлантического океана. Годовая сумма осадков в среднем по районам составляет 177 мм. По годовому количеству осадков Северный Каспий – самая бедная область европейской части и наиболее засушливая.

Сток воды рек и поступающих с веществ, испытывает значительные колебания. В многолетних изменениях стока рек доминирующая роль принадлежит климатическому фактору, несмотря на начавшиеся во второй половине XX века значительные антропогенные изъятия вод [407]. В целом Северный Каспий поступает 85% всего стока рек, из них на Волгу приходится 80%, на Урал – 5%. Сток Терека распределяется между Северным и Средним Каспием в результате образования прорези в Аграханском полуострове. Зарегулирование стока обусловило значительное внутригодовое его перераспределение в дельтах и, прежде всего, изменения основных характеристик весенне-летнего половодья. В сезонном ходе речного стока выделяется максимум в мае-июне для Волги и Урала и в июне-июле для Терека, в период прохождения пика половодья, на эти месяцы приходится более 30% годового стока и минимум в сентябре-феврале и в октябре-марте соответственно для Волги с Уралом и Терека.

Течения играют важную роль в формировании гидрологического режима Северного Каспия, в значительной степени определяют пространственно-временные изменения солёности и мутности воды, адвекцию тепла, перенос и отложение наносов, формирование рельефа дна, перемещение планктона, особенности гидрохимического режима, процессы загрязнения вод и т.п. Течения в Северном Каспии определяются ветром, стоком Волги и Урала, распределением плотности воды, они зависят от глубины и рельефа дна.

Речной сток и распределение плотности воды формируют постоянные течения, а воздействие ветра – ветровые и градиентные. Результирующая циркуляцию вод Северного Каспия определяется следующими основными причинами, которые располагаются по степени своего значения в следующем порядке: 1) ветер, его поперечная неравномерность, 2) рельеф дна, создающий некоторую обособленность Северного Каспия, 3) конфигурация береговой линии, 4) различие температур вод отдельных частей моря, 5) сток рек, впадающих в море, особенно Волги.

Сток реки Волги в северной части моря делится на две ветви. Одна из них направлена вдоль северного берега на восток, сливается с водами реки Урал и образует замкнутый круговорот; другая проходит вдоль западного побережья на юг, севернее апшеронского полуострова, пересекая море, уходит к восточным берегам и вливается в воды, движущиеся на север. Таким образом, в северной части Каспия формируются воды, движущиеся против часовой стрелки [106].

С учетом сезонных изменений речного стока, можно выделить 4 типа циркуляции вод: зимний (ноябрь-февраль), весенний (март-апрель), для периода максимального стока рек (май-август) и осенний (сентябрь-октябрь). Они отличаются интенсивностью перемешивания вод между районами и формированием местных циркуляций.

Зимой, когда большая часть Северного Каспия покрыта льдом, преобладают стоковые течения подо льдом, формируемые Волгой и, в меньшей степени, Уралом. Перенос вод в восточном направлении через Кулалинский порог оказывается затруднительным, в результате чего формируется местный циклонический круговорот вокруг островов Кулалы.

Весной после таяния льда поток, поступающий из Среднего Каспия через 15 район, проникает до юго-восточного района Северного Каспия, а затем возвращается обратно под действием остаточных стоковых течений.

В период половодья усиливаются перенос вод от дельты Волги и Урала на юг в поверхностном слое и подток морских вод на север в придонном слое.

Осенью циркуляция в целом схожа с весенним типом циркуляции, отличия состоят в более интенсивном горизонтальном перемешивании между локальными районами, большим интенсивным перемешиванием районов, находящихся под влиянием сточных вод р. Волги и меньшим проникновением воды из буферного района.

Значительные межгодовые колебания уровня Каспийского моря являются одним из ведущих факторов, определяющих особенности гидрологического режима, прежде всего в его северной части. Вместе с тем, верификация компартментальной модели проведена для современного периода, когда уровень моря стабилизировался на отметках -26,5...-26,9 м. Поэтому, для модели в годовом цикле существенное значение имеет внутригодовой ход уровня, который был задан по данным наблюдений на акватории глубоководной южной части Северного Каспия в районах гидрометеостанций островов Тюлений и Кулалы.

Сезонный ход уровня Северного Каспия в основном определяется речным стоком. Максимальный объем поверхностного стока приходится на период с апреля по июнь и именно это обстоятельство обуславливает подъём уровня моря в весенне-летний период. В этот же период существенны и атмосферные осадки, выпадающие на акваторию Северного Каспия. Основное накопление воды происходит в июне-июле, поэтому в эти месяцы уровень Северного Каспия достигает максимальных годовых значений (+14,0 и +12,5 см). С июля-августа в связи с уменьшением речного притока и увеличением испарения с морской акватории уровень Северного Каспия постепенно понижается до зимнего минимума в ноябре и декабре (-12,5 и -14,5 см). В Северном Каспии размах годовых колебаний составляет в среднем 28,5 см и по сравнению с морем в целом немного больше, что связано с внутригодовыми колебаниями стока вод р. Волга.

Внутригодовое распределение стока взвешенных наносов в целом идентично распределению стока воды. При весеннем подъеме уровня быстро нарастают и расходы взвешенных наносов. В результате формируются экстремально большие расходы взвешенных наносов, при которых мутность воды возрастает до 23 кг/м^3

[240]. К межени расходы взвешенных наносов значительно уменьшаются и стабилизируются. Мутность потока в этот сезон снижается до 0,4–0,8 кг/с [240].

Результаты моделирования солёности Северного Каспия адекватны сезонной динамике и пространственному распределению этой характеристики гидрологического режима. Максимальные абсолютные отклонения расчетных значений солёности от величин, используемых для сравнения в качестве характеристик типовых полей солёности, характерны для распреснённых районов и составляют 2,2–8,3‰.

Дополнительной характеристикой, привлекаемой для проверки адекватности расчетных оценок межрайонного водообмена, является температурный режим. Значительная пространственно-временная изменчивость температуры воды в Северном Каспии - одна из характерных черт его гидрологического режима, определяемая в большей степени мелководностью, влиянием атмосферных процессов, чем взаимодействием речных и морских вод при их смешении. Поэтому температурный режим не является в такой же степени консервативной характеристикой как солёность.

Северный Каспий ежегодно покрывается устойчивым льдом. Результаты расчета макрохарактеристик ледового режима (толщина льда, доля площади, покрытая льдом) в целом адекватно имитируют динамику образования и таяния льда в соответствии с используемыми данными о температуре воздуха над данной акваторией. Образование льда начинается в ноябре с мелководных прибрежных районов, в декабре охватывает мористые районы, за исключением 8, 13, 15, 20 и 21 районов. В этих районах процесс ледообразования замедляется за счёт адвекции тёплых вод из Среднего Каспия. Площадь льда быстро нарастает, достигая максимума в январе, и также быстро убывает к апрелю. Для районов ответственности НК «ЛУКОЙЛ» (19–22), коэффициент влияния рек изменяется от 0,28 до 0,53, а влияние Среднего Каспия – от 0,54–0,79.

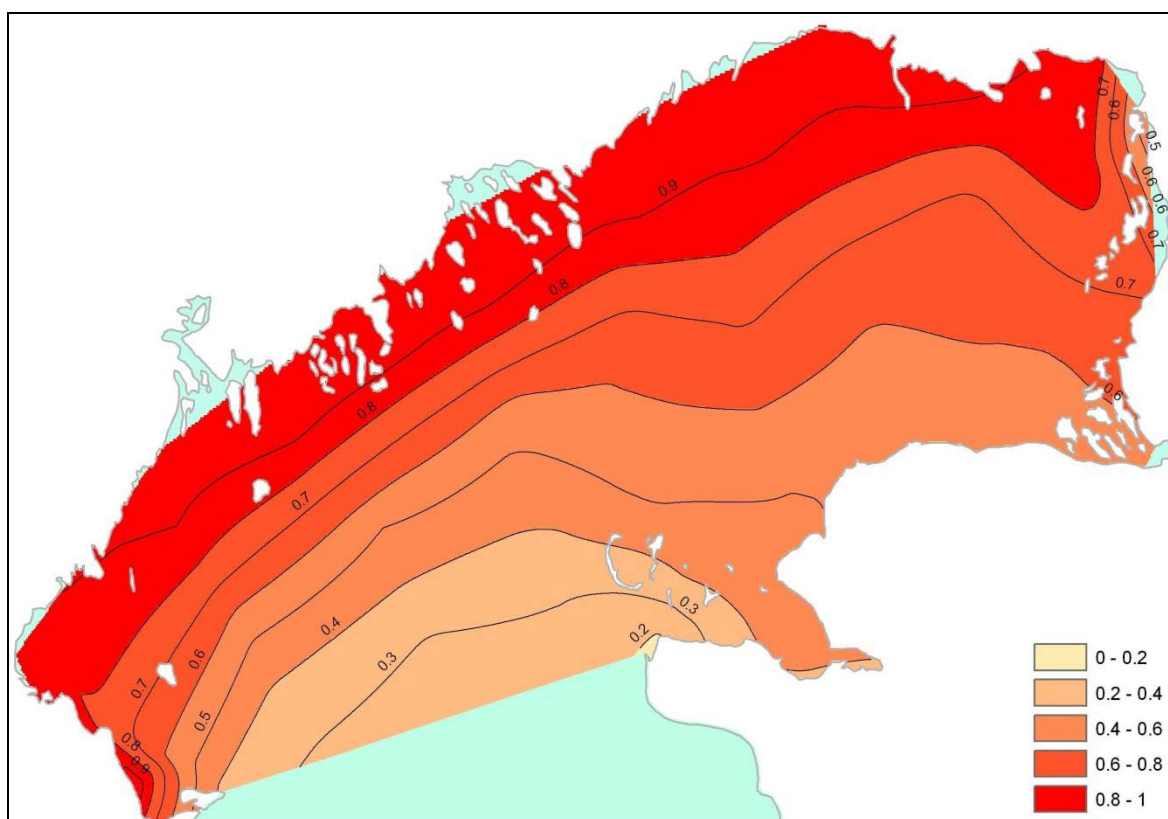


Рисунок 5 Расчетное распределение фактора влияния речного стока на формирование гидрохимического режима Северного Каспия (по: [192])

Сезонная динамика средних концентраций нефтеуглеводородов хорошо сопоставима с сезонной изменчивостью расчетной солености, которая в интегральной форме отражает влияние гидрологических факторов на формирование гидрохимического режима (Рисунки 5-6).

На основе сезонных значений факторов влияния выполнен расчет концентрации нефтеуглеводородов для условий конца 1980-х гг. при следующих предположениях относительно уровня загрязнения НУ речных и морских вод в этот период (Таблица 2). Предполагалось, что с речным стоком в Северный Каспий поступает примерно 60 тыс. т НУ для обоих сценариев (в среднем концентрация НУ в речной воде в этом случае равна 0,23 мг/л), однако в первом сценарии концентрация НУ в Среднем Каспии принята равной 0,08 мг/л, во втором сценарии – 0,3 мг/л (оба значения из диапазона наблюдаемых в этот период).

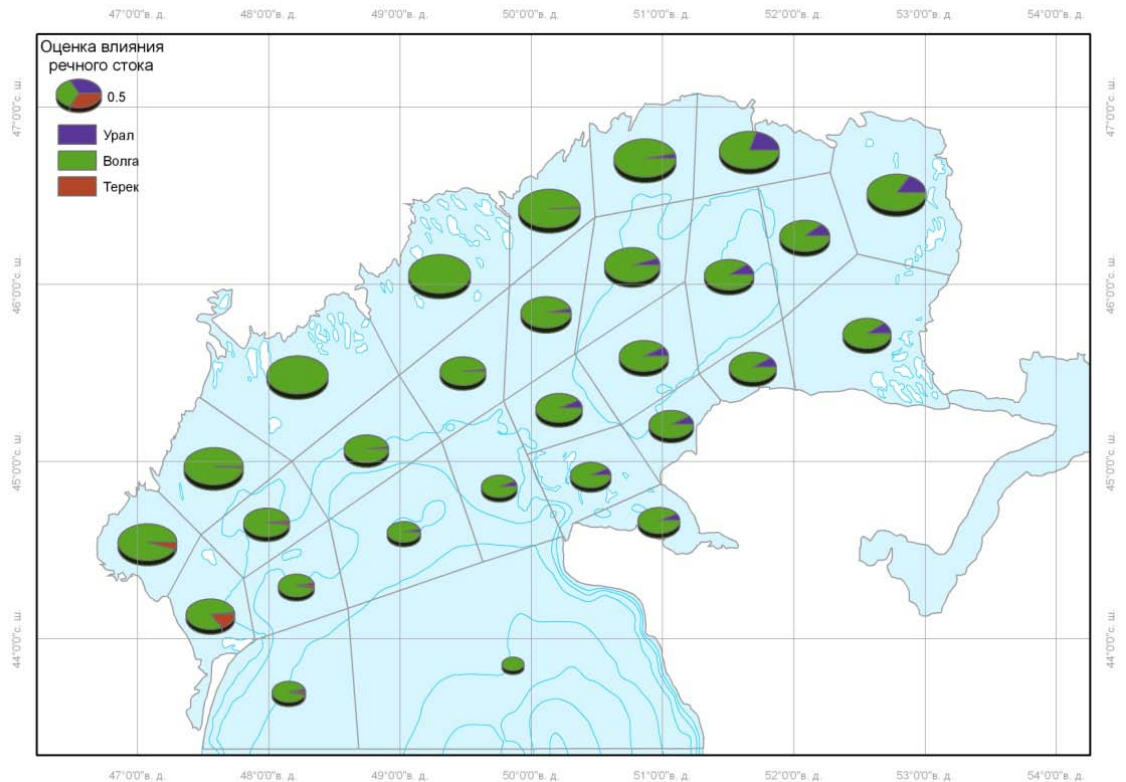


Рисунок 6 Вклад рек Волга, Урал и Терек в интегральный фактор влияния рек на формирование гидрохимического режима Северного Каспия (по: [192])

Отметим, что сходные оценки баланса нефтяных углеводородов получены в последние годы [258]. При этом отмечается важность учета поступления нефтяных углеводородов с флюидными потоками из осадков, вносящих значительный вклад в содержание углеводородов нефти в водной и осадочной толщах, что обуславливает региональную специфику распределении углеводородов и значительный диапазон их содержания воде и осадках даже на близкорасположенных участках моря [258].

В условиях малых глубин, что характерно для большей территории Северного Каспия, с увеличением скорости ветра возрастает, соответственно, и подвижность вод, что приводит к взмучиванию тонких фракций донных отложений и обогащению придонных слоев, а не редко и всей водной толщи взвешенным веществом. В безледный период года в среднем за месяц отмечается 11 случаев взмучивания грунта, при этом в 6 случаях, значения мутности воды превышают 50 г/м^3 .

На концентрацию взвеси в восточной части Северного Каспия оказывает влияние поступление эоловой пыли при сильных ветрах восточных румбов. Эоловый материал распределяется относительно равномерно по площади и наряду с процессом взмучивания обеспечивает довольно высокое содержание взвешенного вещества, особенно в весенний период.

Таблица 2 – Оценки вклада различных факторов в формирование уровня содержания нефтеуглеводородов в зоне ответственности НК «ЛУКОЙЛ» (по: [192]).

Месяц	Фактор влияния		Расчетная концентрация НУ, мг/л	
	Реки	Морские воды Среднего Каспия	из многоводный год	маловодный год
1	0,261	0,824	0,13	0,31
2	0,236	0,817	0,12	0,30
3	0,317	0,710	0,13	0,29
4	0,443	0,588	0,15	0,28
5	0,564	0,476	0,17	0,27
6	0,679	0,371	0,19	0,27
7	0,717	0,352	0,19	0,27
8	0,708	0,378	0,19	0,28
9	0,700	0,397	0,19	0,28
10	0,692	0,415	0,19	0,28
11	0,398	0,701	0,15	0,30
12	0,293	0,797	0,13	0,31

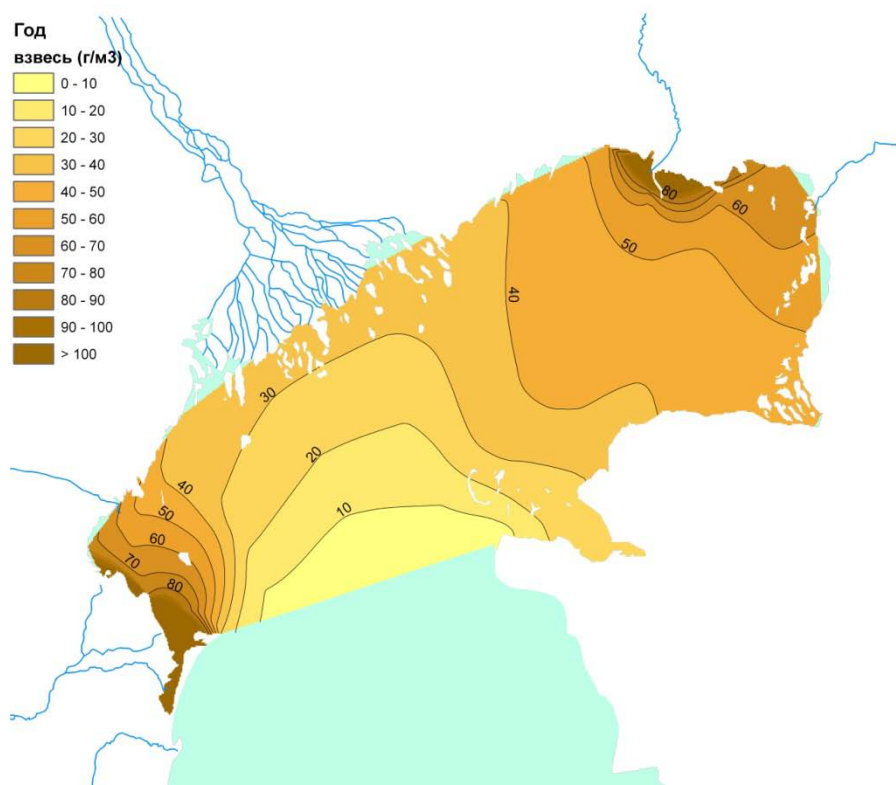


Рисунок 7 Расчетное распределение среднегодовой концентрации взвеси в Северном Каспии (по: [192])

На большей территории западной половины Северного Каспия, исключая предельтовую область Волги, содержание взвешенного материала находится в пределах 25-50 мг/л. В приморской области Волги осаждается в основном алевритовый материал, приносимый рекой. Пелитовый материал преимущественно переносится течениями в глубоководные области. От аванделы Волги количество взвесей в воде уменьшается до 10-20 мг/л по направлению к свалу глубин – к Среднему Каспию (Рисунок 7).

Экологическое состояние водных экосистем определяется разнообразием поступающих в них минеральных и органических соединений, а также возможностью таких соединений трансформироваться и аккумулироваться.

Одним из ведущих факторов, оказывающих воздействие на водные экосистемы, является химическое загрязнение. Токсические вещества содержатся не только в воде различных водоемов, но и аккумулируются в грунте. Поэтому

изучение токсикологического состояния водной среды и донных отложений имеет большое значение для обитания биоты, собственно водных организмов и для понимания процессов формирования запасов рыб.

При повышении уровня Каспия с 1978 по 1996 гг. более чем на 2 м объём моря увеличился на 932 км^3 , что привело к уменьшению количества токсических веществ в мелководной части Северного Каспия [122]. Наибольшее количество углеводородов в Северном Каспии отмечается в устьевых пространствах Волги, Урала и в восточном побережье, прилегающему к Тенгизскому нефтяному месторождению [123–125].

Распределение загрязняющих веществ по акватории Северного Каспия характеризовалось повышением их концентраций в предустьевых пространствах Волги и Урала, в зоне прохождения западной волжской струи и на свале глубин. В этой зоне происходит осаждение токсикантов, что при последующем перемешивании водных масс приводит к вторичному загрязнению морских вод.

Содержание нефтяных углеводородов в донных осадках дельты Волги в 1999 г. также снизилось – в 1,4 раза, составив в среднем 0,027 мг/г, что позволило классифицировать их как «умеренно загрязненные». Наибольшая интенсивность накопления НУ в грунтах отмечена на самых крупных водотоках – Кировском, Белинском, Главном банках (соответственно 0,035; 0,030; 0,032 мг/г) [122].

Прибрежная зона западной части Каспийского моря является местом аккумуляции токсичных веществ, поступающих сюда со сточными водами промышленных предприятий, сельскохозяйственных угодий, нефтегазодобывающей и перерабатывающей промышленности с водосборов рек, впадающих в море, и других источников. Характерной особенностью Каспия является также интенсивное проведение разведки и эксплуатации месторождений углеводородного сырья. В результате происходит постоянное насыщение вод загрязняющими веществами, что, естественно, не может не сказаться на состоянии биоресурсов моря.

В абсолютных показателях основное место принадлежит цинку и железу, в меньших количествах встречаются медь, никель, кобальт. В более поздних исследованиях (1980–1990-е гг.) было установлено, что железо присутствует в воде в значительно больших количествах, чем до этого времени, – от 90 до 630 мг/л. Такие концентрации металла в воде существенно превосходят их ПДК, что особенно характерно для прибрежных акваторий. Содержание меди в воде относительно 1970-х гг. увеличилось примерно в 2 раза, что также превосходит предельно-допустимый уровень. Количество никеля ниже ПДК, что характерно и для всех остальных элементов. Многолетняя динамика изменений содержания растворенных форм тяжелых металлов в воде и донных осадках рукавов дельты р. Волги и Северного Каспия свидетельствует о возрастании среднегодовых концентраций всех элементов [124].

Исследования, проведенные на водотоках Нижней Волги в 2003 г. [124] показали, что нефтяное загрязнение было зафиксировано на уровне 2002 г. и составляло в среднем 4,6 ПДК, при этом авторы указанной статьи делают вывод о высоком уровне загрязнения нефтепродуктами волжских вод. Сходные значения получены в 2015 г. специалистами Института океанологии РАН [258], однако делается вывод о снижении уровня нефтяного загрязнения в водах и донных отложениях р. Волги.

1.2 Влияние нефтяного загрязнения на макрофиты (теоретические и практические аспекты)

В настоящее время одна из глобальных экологических проблем – это нефтяное загрязнение морских вод Мирового Океана. Еще 20–30 лет назад основными источниками поступления антропогенных углеводородов в морскую среду были сбросы балластных и технических вод судами, катастрофы судов и нефтяных танкеров, речной сток, атмосферный перенос.

В последнее время, как во всем мире, так и в России бурно развивается, морская нефтегазовая индустрия, которая становится дополнительным источником поступления нефтеуглеводородов в морскую среду. Практически весь российский шельф перспективен для добычи нефтеуглеводородов [272, 273], разработка месторождений нефти и газа уже производится на шельфе Западной Арктики и у берегов Дальнего Востока. Крупные месторождения расположены не только на шельфе краевых морей, но и во внутренних морях России (Каспийское, Азовское, Черное моря). Разработка месторождений на морском шельфе сопровождается строительством буровых вышек и платформ, соединенных трубопроводами с плавучими и донными нефтеналивными хранилищами. Переработанная на промысле нефть, транспортируется с месторождений танкерами или посредством донных трубопроводов, которые доставляют нефть к береговым нефтеналивным хранилищам.

По данным С.А. Патина [272, 273], большая часть углеводородов нефти поступает в морскую среду при танкерной перевозке, в два раза меньше при транспортировке по трубопроводам, непосредственно на промысле теряется наименьшее количество нефти. Чаще всего возникают небольшие утечки, которые быстро ликвидируются, но именно они создают повышенный фон углеводородов в воде и донных осадках в местах добычи. Крупные катастрофы, с разливами более 30 тыс. т нефти, происходят относительно редко, не более 1–3 в год, но им принадлежит существенный вклад в общий объем антропогенных потоков углеводородов в море.

Попав в морскую воду, нефть или нефтепродукты, благодаря своей более низкой удельной плотности и более высокой вязкости, способны быстро растекаться по ее поверхности. Теоретически, нефть способна образовать мономолекулярную пленку на поверхности морской воды, но в реальной ситуации такого не происходит, минимальная толщина небольшого слика равна $1,5\text{--}10 \times 10^4$ мм, что соответствует $150\text{--}1000$ л/км² [254]. Меньшие количества нефти образуют разорванную пленку.

При растекании нефти происходят процессы выветривания и испарения легких фракций: нефть теряет до 50% своего состава, дизельное топливо – до 75%. Активно происходит процесс растворения нефти в морской воде, около 5% углеводородов переходит в раствор. Благодаря способности углеводородов сорбироваться на взвешях, большая часть оставшейся нефти образует эмульсии типа “нефть в воде” и “вода в нефти”, со средним диаметром капелек нефтяной эмульсии 0,5 мкм [254]. В результате вышеперечисленных процессов, через несколько часов (дней), в зависимости от типа нефти и влияния внешних факторов, слик будет иметь более высокую вязкость и температуру текучести, и это замедлит процесс растекания нефти по поверхности.

Как в виде пленок, так и в виде эмульсии, нефть легко соединяется с минеральными и органическими частицами, и, далее, сопровождает их в воде и в донных осадках [272, 273]. Консервативность парафиновых фракций позволяет углеводородам нефти в течение длительного времени накапливаться во взвешенном веществе, что, вероятно, создает значительные концентрации углеводородов во взвеси [272, 273]. Тяжелые фракции нефти, оседая на дно, способны стать локальными источниками загрязнения в течение длительного времени. Что чаще всего отмечается в крупных портах, аналогичный эффект имеет место в районах нефтепромыслов [56].

Находясь во взвеси, углеводороды формируют высоковязкие структурированные образования (“шоколадный мусс”, “смоляные шарики”, “смоляные комочки”), содержащие незначительную долю (до 15%) тяжелых

фракций [272, 273]. Такие формы нефти способны переноситься на значительные расстояния и преобладают в районах гидрохимических барьеров, вне этих зон распространены различные виды эмульсий. Отмечено, что испарившиеся низкомолекулярные соединения нефти могут быть перемещены на большие расстояния, вызывая довольно высокий уровень вторичного загрязнения в местах выпадения осадков [255].

Нефтяная пленка значительно снижает степень проникновения световой энергии вглубь воды, почти нулевая освещенность на глубине трех метров отмечена для мест с интенсивным нефтяным загрязнением [55]. При наличии пленки нефти на поверхности морской воды, существенно изменяется скорость проникновения кислорода в нижележащие слои водной массы. Исследования О.Г. Миронова [20] показали, что пленка дизельного топлива толщиной от 0,006 до 0,02 мм не оказывают влияние на газообмен через поверхность и только наличие пленки толщиной 0.1 мм сказывается на данном процессе. При увеличении толщины пленки с 0,5 до 2 мм скорость проникновения кислорода под пленку снижается в среднем на 40%. В значительной мере данный процесс зависит от температуры, например, при температуре 30 °С скорость газообмена в 1,22 раза больше, чем при 20°С при прочих равных условиях. Физико-химические свойства нефти также играют значительную роль в этом процессе – с увеличением вязкости пленки уменьшается газообмен в несколько раз.

Таким образом, при попадании нефти на поверхность морской воды происходит ряд взаимосвязанных процессов, приводящих к появлению различных форм нефти: пленочной, растворенной, эмульгированной, взвешенной, которые в течение некоторого времени могут оставаться стабильными, но в дальнейшем также подвергаются деструкции. На этом этапе в первую очередь начинает играть важнейшую роль биологическая трансформация нефти с помощью морских микроорганизмов.

При достижении береговой зоны нефть, в зависимости от состава, времени нахождения в воде, гидролого-гидрохимических и погодных условий,

представляет собой смесь веществ, значительно отличающихся по своим свойствам от первоначальных показателей. Обычно преобладают слики различной толщины, взвеси и эмульсии.

В течение последних 30 лет, был сделан ряд попыток определить степень воздействия крупных нефтяных разливов в различных частях мира на прибрежную флору и фауну.

Выводы, полученные в результате исследований, значительно колебались: от минимальных последствий до катастрофических изменений и полной деградации для прибрежных экосистем. Но практически всегда оценка изменялась в зависимости от типа анализируемой экосистемы. Наиболее общепринятой является классификация, в которой прибрежные морские сообщества ранжированы по степени устойчивости к действию нефти и времени восстановления сообществ после катастроф [483]. Согласно классификации наименее уязвимыми являются сообщества, формирующиеся на скалистой литорали, промежуточное положение занимают сообщества песчаных и галечных пляжей и тропических рифов. Сообщества соленых маршей, прибрежных болот и мангровых лесов наиболее чувствительны к воздействию нефти и нефтепродуктов.

Интерес к проблеме влияния разливов нефти на природные биоценозы возник достаточно давно, но первые обзорные работы появились после крупных катастроф – крушения танкера “Торри Каньон” возле берегов Великобритании в 1967 году [498] и танкера “Амоко Кадиз” в 1978 году возле атлантического побережья Франции [499].

За прошедший более чем 50-ти летний период, исследования по выяснению действия нефтетоксикантов на макроводоросли, проводились в нескольких направлениях:

- 1) феноменологический подход: натурные наблюдения с описанием ущерба от разливов нефти,
- 2) анализ изменений морфо-функциональных показателей макроводорослей в естественных условиях,

3) экспериментальные эколого-токсикологические исследования реакций макроводорослей на нефтетоксиканты.

Такое деление направлений исследований условно, но оно в некоторой степени отражает динамику накопления знаний по данному вопросу с середины 50-х годов и до настоящего времени.

Макроводоросли – это фототрофные организмы, для которых одним из основных показателей функциональной активности является интенсивность фотосинтеза. Поэтому в большинстве работ внимание сосредотачивалось на воздействии нефтетоксикантов на фотосинтетический аппарат.

Исследования фотосинтеза бурой водоросли *Macrocystis*, проведенные сразу же после крушения танкера «Tampico Maru», показали, что 0,1%¹ эмульсия дизельного топлива почти полностью подавляет фотосинтез в молодых частях растения в течение трех дней, 0,01% эмульсия снижает фотосинтез через 7 дней [443]. Сырая нефть вызывает необратимые изменения в течение 6–12 часов при концентрации 100 ppm, при концентрации 10 ppm такие же изменения наблюдались через четверо суток. Самым токсичным из исследованных веществ оказалось мазутное масло.

В результате натурных экспериментов в бухте Port Valdes сотрудниками Института морских исследований (Аляска) [523] было показано, что повышение температуры и освещенности вызывает подавление фотосинтеза макроводорослей при воздействии, как эмульсии нефти, так и ее пленки. У *Ulva intestinalis* интенсивность общего фотосинтеза, измеренного кислородным методом, составляла 20 мл O₂/г сух. веса в час, после действия эмульсии нефти в концентрации 10–12 ppm через четверо суток она снижалась до 1,5 мл O₂/г сух. веса в час, при этом скорость дыхания увеличивалась незначительно: с 2 мл O₂/г сух. веса в час до 3 мл O₂/г сух. веса в час [523]. *Fucus distichus* при воздействии эмульсии нефти в концентрациях 0,1%, 1%, 10%, 25%, 100% не снизил скорость фотосинтеза в течение четырех дней. В отличие от *Fucus distichus*, для *Costaria*

¹ Наиболее часто различными авторами используются следующие обозначения концентраций нефти и нефтепродуктов: 0,1%(объемная концентрация) $\cong$ 1 мл/л $\cong$ 1 г/л = 1000 мг/л = 1000000 мкг/л = 1000 ppm

costata, *Alaria tenuifolia*, *Saccharina latissima* отмечено два пика снижения скорости фотосинтеза. Максимальное значение фотосинтеза, величина которого превышает контрольные значения, зафиксировано при действии 0,1% и 10% эмульсии [523]. Исключение составила ламинария, у которой уровень фотосинтеза при таких же концентрациях эмульсии был ниже контрольных. Ингибирование фотосинтетической активности отмечено для *Cladophora simpsonii*, *Ulva fenestrata*, *Saccharina latissima* при действии нефти в концентрации равной 7 ppm. В то же время меньшие концентрации нефти (0,7 ppm) стимулировали фотосинтез *Ulva fenestrata* и *Alaria tenuifolia* на 80%, на 30% у *Costaria costata* (при концентрации нефти равной 0,007 ppm) [523].

Исследования, проведенные сотрудниками ММБИ и МГУ в 1970-х гг. [289, 391], позволили выявить зависимость фотосинтеза водорослей Баренцева моря от степени воздействия нефтепродуктов. Изучалось влияние дизельного топлива и машинного масла на функциональную активность *Fucus vesiculosus*, *Fucus serratus*, *Saccharina latissima*, *Palmaria palmata*. Было показано, что для фукусовых водорослей наиболее токсично дизельное топливо, для *Palmaria palmata* и *Saccharina latissima* – машинное масло. Предполагается, что степень токсичности нефтепродуктов на фотосинтез водорослей связана с морфологическими особенностями строения талломов макрофитов. При совместном влиянии нефтепродуктов наблюдается эффект антагонизма. Например, одновременная добавка нефтепродуктов снимает отрицательное влияние дизельного топлива на фотосинтетическую активность *Fucus serratus* [289, 391].

Различная чувствительность водорослей к нефти выявляется не только у систематически отдаленных групп макроводорослей, но и у близкородственных видов. Отмечено, что при сопоставлении данных, полученных в ходе наблюдений при разливах нефти в естественных условиях, возникает большой разброс в результатах и, зачастую, трудно сопоставить материалы различных исследователей и выявить видоспецифичность действия нефти и нефтепродуктов, поэтому предлагается вести исследования в лаборатории с чистыми культурами

[477]. Лабораторные эксперименты, проведенные на чистых культурах *Acrosiphonia sonderi*, *A. arcta* и *A. centralis* с водо-растворимой фракцией легкой нефти (Северное море) и более тяжелой аравийской нефтью, показали, что водо-растворимая фракция аравийской нефти понижает скорость фотосинтеза *A. sonderi* на 40% через 4 часа. Через шесть часов интенсивность фотосинтеза возрастала, что происходило в результате увеличения освещенности. Таким образом, при относительно высоких концентрациях нефти и интенсивности освещения ингибирования фотосинтеза не наблюдается.

Родственные виды *Acrosiphonia* реагируют на воздействие нефтетоксикантов различно [477]. Через 24 часа инкубации в среде с токсикантом фотосинтез *A. arcta* скачкообразно снижался до 40% от первоначального, скорость фотосинтеза *A. sonderi* уменьшалась без скачков на 48%, а у *A. centralis* всего лишь на 16%. На основе полученных данных делается вывод о том, что скорость фотосинтеза у макроводорослей под воздействие нефтетоксикантов снижается, но интенсивность процесса зависит от видовой принадлежности макрофитов [477].

Известно, что интенсивности фотосинтеза макроводорослей зависит от качественного и количественного содержания фотосинтетических пигментов. Достаточно давно было замечено, что при попадании нефти на талломы макроводорослей происходит их обесцвечивание [255]. Особенно часто такое явление наблюдается у красных водорослей с пластинчатым типом таллома, например у *Porphyra* [499]. Последующие эксперименты доказали, что это происходит в результате разрушения пигментного аппарата водорослей, в основном фикоэритрина и хлорофиллов [499], что позволило некоторым исследователям сделать вывод о чувствительности макроводорослей к нефти [255].

Интенсивность фотосинтеза красной водоросли *Phyllophora crispa* (= *Phyllophora nervosa*) при действии пленки нефти, плавающей на поверхности воды, уменьшается, пропорционально снижается количество пигментов — хлорофилла на 82,5% по сравнению с контролем, каротиноидов на 87%, ксантофиллов на 80%. Водо-растворимая часть нефти также сокращает

количество пигментов и уменьшает активность каталазы, фермента, ответственного за разложение токсичной для растительного организма перекиси водорода (H_2O_2), что приводит к накоплению в клетках продуктов перекисного окисления [425].

Последующие исследования [477] показали возможность восстановления пигментного аппарата макроводорослей и возобновление фотосинтетической функции после прекращения стрессового воздействия и создания оптимальных условий содержания водорослей, например, путем добавления биогенных веществ (N, P). Более токсичными, чем сырая нефть оказываются ароматические углеводороды группы бенз-(а)-пиренов, подавляющие функционирование фотосистемы II хлоропластов у сине-зеленых и зеленых водорослей [523].

В условиях, которые характерны для закрытых бухт, у макроводорослей, произрастающих на нефтяных пирсах, отмечается увеличение количества хлорофиллов «а» и «b», что может быть связано с компенсаторными изменениями пигментного аппарата водорослей в ответ на повышенную мутность воды или затенение талломов водорослей различного рода сооружениями [252].

Снижение фотосинтеза макроводорослей под действием нефти может быть связано с уменьшением фотосинтетической поверхности таллома. Налипая на таллом, нефть приводит к его утяжелению и обрыву под действие волн. Обычно, такому воздействию подвергаются макроводоросли, произрастающие на литорали и супралиторали, например, фукоиды. Интенсивность фотосинтеза у фукусовых водорослей наибольшая в апикальных участках «ветвей» таллома и наименьшая в «стволике» [388, 389], обрыв ветвей приводит к резкому снижению значений фотосинтеза таллома.

Процессы дыхания, в отличие от фотосинтеза, у фототрофных организмов в меньшей степени чувствительны к различным воздействиям. В условиях стресса у макроводорослей, как и у других живых организмов, интенсивность дыхания возрастает, но через некоторый промежуток времени, при продолжающемся стрессовом воздействии, может произойти ингибирование дыхательных процессов.

При налипании нефти на макроводоросли диффузия CO_2 внутрь таллома существенно затрудняется, что приводит к сбоям в функционировании процесса дыхания, например при работе цикла Кребса, транспорте электронов и др. [498].

Фотосинтез и дыхание функционально связаны с процессами роста макроводорослей. В большинстве исследований отмечается, что снижение скорости роста макрофитов происходит в результате увеличения концентрации токсиканта или времени, в течение которого водоросль подвергается токсическому воздействию. Обрыв частей таллома с налипшей нефтью также способствует снижению абсолютной скорости роста макрофитов и приводит к тому, что большая часть энергии тратится на регенерацию поврежденных частей таллома.

Разрушение таллома наиболее интенсивно происходит в молодых сегментах. Относительная скорость роста *Phyllophora crispa* (= *Phyllophora nervosa*), в присутствии нефтяной пленки, снижается в 3–3,5 раза, разрушение старых частей таллома ускоряется в 1–1,5 раза по сравнению с контролем. Однако минимальные концентрации нефти или нефтепродуктов способствуют накоплению сухих веществ и росту водорослей [425].

Предполагается, что низкие концентрации сырой нефти и ее низкомолекулярные компоненты способны стимулировать рост водорослей из-за наличия нафтеновых кислот, что не исключает регуляторной функции нефтеуглеводородов в качестве факторов роста [288].

Важнейшие функции макроводорослей – фотосинтез, дыхание, рост, регулируются не столько на организменном уровне, но в первую очередь на клеточном и субклеточных уровнях. В настоящее время, отсутствует четкое объяснение механизма проникновения углеводородов нефти в клетку макроскопических водорослей. Во многом, гипотетичны взгляды, объясняющие место локализации углеводородов в клетке и пути включения их в клеточный метаболизм.

Имеется несколько взглядов на механизмы действия нефтетоксикантов на макроводоросли. Прежде, чем попасть внутрь клетки, нефть сорбируется на клеточной стенке, причем, появление продуктов ее фотоокисления повышает степень токсичности [465, 479]. В то же время отмечено, что разрушение нефти происходит быстрее именно тогда, когда она сорбирована на поверхности клеток водорослей [320]. Проникая в клетку, нефтеуглеводороды разрушают плазмолемму, замещая мембранные липиды и увеличивая электропроводность мембраны клетки, что способствует выходу из нее электролитов и нарушению ионного баланса [507]. Проведенные исследования по влиянию авиационного топлива, дизельного топлива, машинного масла и керосина на проницаемость клеточных мембран макроводорослей показали, что увеличение проницаемости клеточной мембраны *Laminaria digitata* и происходит уже через час экспозиции в среде с токсикантом. Максимум наступает через 4 часа, в дальнейшем мембранная проницаемость увеличивается незначительно, это сопровождается позеленением высечек. Похожий эффект у бурых водорослей вызывают диспергенты нефти, а также воздействие формалина при хранении водорослей [507]. Для *Fucus serratus* показано незначительное изменение мембранного потенциала при действии дизельного топлива, остальные нефтепродукты не вызывали отклонений в величине мембранного потенциала в течение суток. Авторы исследования [507] связывают токсичность дизельного топлива с тем, что в его составе преобладают ароматические углеводороды, которые малочисленны в керосине и машинном масле, также важную роль играет то, что дизельное топливо имеет большую вязкость, чем другие исследованные нефтепродукты и это способствует более долгому контакту токсиканта с поверхностью водоросли.

Проникая внутрь клеток, нефтетоксиканты влияют на функциональную активность генетического аппарата и синтез белков макроводорослей [78, 451]. При действии эмульгированной ромашкинской нефти в концентрации 1 мл/л в течение трех суток происходило увеличение количества РНК и ДНК у *Ulva intestinalis* на 39% и 21% соответственно, в то время как у *Bryopsis plumosa* содержание РНК возрастало лишь на 8%. Одинаковая реакция на влияние

нефтетоксикантов зарегистрирована у красных водорослей *Grateluopia dichotoma* и *Callitamnion corymbosum*, у которых уровень РНК и ДНК снижается на 6% и 36% соответственно. Для вышеуказанных макроводорослей выявлено, что ДНК является более чувствительной к токсикантам нефти, чем РНК. Различное действие нефти на генетический аппарат водорослей отмечается и у близкородственных видов. Так у *Ceramium virgatum* происходит увеличение уровня ДНК на 11% при постоянном уровне РНК, а у *Ceramium ciliatum* содержание РНК снижается до 60% от контрольного значения, а ДНК не изменяется. По данному критерию, то есть по изменению уровней ДНК и РНК под влиянием нефтетоксикантов, И.М. Цымбал [392] разделяет исследованные черноморские макрофиты на 3 группы. Первая группа включает в себя *Polysiphonia opaca*, *Grateluopia dichotoma* и *Callitamnion corymbosum*, у этих водорослей происходит снижение содержания, как ДНК, так и РНК. Вторая группа объединяет *Ceramium ciliatum* и *Bryopsis plumosa*, у которых увеличивается количество РНК при постоянном уровне ДНК. В третьей группе находится *Cystoseira barbata* и *Scytosiphon lomentaria* у которых уровень ДНК снижается при неизменном количестве РНК. Два вида макроводорослей – *Ceramium virgatum* и *U. intestinalis* образуют обособленную группу: у *U. intestinalis* увеличивается содержание обеих нуклеиновых кислот, у *Ceramium virgatum* происходит увеличение содержания ДНК. Нефть вызывает не только снижение или увеличение уровня нуклеиновых кислот, но и деполимеризацию ДНК. Лабильная фракция ДНК *Polysiphonia opaca* и *Gr. dichotoma* является более чувствительной к действию нефти. Деполимеризация ДНК происходит в результате активации ферментативных систем, а не из-за непосредственного действия нефти на ДНК [392]. Однако при действии той же концентрации нефти (1 мл/л) деполимеризации суммарной ДНК у зеленой водоросли *Ulva rigida* не наблюдалось [392].

Показано, что при нефтяной интоксикации у бурых водорослей Баренцева моря достоверных отклонений в содержании белка по отношению к контролю не обнаружено [79]. Не обнаружено отклонений и в уровне свободных нуклеотидов у

Fucus vesiculosus, но достоверное снижение количества РНК при этом происходит. Для *Saccharina latissima* выявлена другая тенденция – снижение фонда свободных нуклеотидов не влечет за собой видимых количественных изменений со стороны нуклеиновых кислот. У водорослей, произрастающих в закрытых бухтах с хроническим загрязнением нефтепродуктами воды и донных осадков, наблюдается повышенное содержание белка, свободных нуклеотидов, РНК, липидов, углеводов [252]. Вышеуказанные изменения приводят к адаптивным перестройкам, направленных на получение энергии для репарации повреждений, о чем косвенно свидетельствует увеличением синтеза углеводов, обеспечивающих энергетические потребности [252].

Изменения в функциональной активности ДНК и РНК проявляются в появлении различного рода уродств, снижающих устойчивость, как отдельных растений, так и их популяций, по крайней мере, именно так объясняются результаты ряда исследований [131].

Проникая в цитоплазму клеток макрофитов, углеводороды нефти могут не только вызывать повреждение мембранного комплекса и структуры клеточного матрикса, но и накапливаться в клетках до определенного предела без видимых следов повреждения растения в целом. Такой эффект наблюдается преимущественно у тех макроводорослей, которые длительный период находятся в среде загрязненной нефтепродуктами [237]. В норме для морских макроводорослей отмечено наличие целого спектра углеводов, количество которых связано с морфологией талломов водорослей и имеет четкую сезонную динамику [545].

Обнаружено, что углеводородный состав в водорослях, которые произрастают в чистых и загрязненных местах, значительно отличается. Так, например, *S. corymbosum* из чистого места содержит только $n\text{-C}_{17}$, а в загрязненной пробе отмечено наличие не разветвленных алканов в диапазоне от C_{15} до C_{25} . Собственные углеводороды *U. intestinalis* представлены нормальными алканами C_{17} и C_{19} , а проба из нефтяного порта содержит парафины от C_{17} до C_{24} . Макроводоросли способны накапливать не свойственные углеводороды,

например, изопреноиды [237], вместе с тем, предполагается, что водоросли способны включать углеводороды нефти в собственный метаболизм [327].

Более 50 лет назад было установлено, что практически всегда ответные реакции сформировавшегося растительного организма на стрессовое воздействие значительно отличаются от отклика на ранних стадиях развития. Одно из положений «закона» толерантности Шелфорда постулирует, что период размножения организмов является обычно критическим, пределы толерантности для размножающихся особей, яиц, эмбрионов, проростков и личинок обычно меньше, чем для взрослых особей [268].

Попытка выявить такую же закономерность для черноморских макрофитов имеется в ряде работ [235, 236]. Однако, полученные результаты противоречивы, возможно, из-за того, что исследователи использовали для выявления данного эффекта водоросли различных видов на разных стадиях развития. Отмечается, что интенсивность фотосинтеза *C. barbata*, *U. intestinalis*, *Ulva lactuca* (= *Ulva rigida*) при действии 0,1% эмульсии ромашкинской нефти изменялась незначительно, за исключением красной водоросли *Polysiphonia elongata*, которая погибла на 3-е сутки экспозиции [235, 236]. При действии меньших концентраций эмульсии нефти (0,01–0,1%) происходит замедление скорости роста у проростков *Polysiphonia breviarticulata*, *P. opaca*, *Dictyota fasciola*. Действие эмульсии нефти на проростки макрофитов зависит от их видовой принадлежности и продолжительности воздействия [235, 236].

Эмульсия нефти вызывает гибель не только проростков, но и спор. Споры *Dictyota fasciola*, вскоре после прикрепления к субстрату, гибнут на стадии прорастания и образования нескольких клеток при действии нефти 0,1-1 мл/л. Аналогичный эффект отмечен для тетраспор *Polysiphonia opaca*, которые элиминировали (концентрация нефти – 1 мл/л), не успев разделиться на апикальную и базальную клетки. Отмечено, что первой погибает апикальная клетка проростка (концентрация нефти равна 0,1 мл/л) и это вызывает поперечные деления базальной клетки, продольные отсутствуют. Гибель клеток сопровождается необратимым плазмолизом, нарушением целостности клеточных

стенок, изменением структуры протоплазмы. *Polysiphonia* изменяет окраску с темно-красной на серую, а затем черную, теряет зернистость. У *Dictyota* и *Cystoseira* в результате плазмолиза образуются черные конкреции в клетках. Погибшие клетки теряют связь с субстратом и легко смываются водой [235, 236].

В ряде случаев наблюдается рост проростков *Polysiphonia* и *Dictyota* за счет деления боковых клеток. О.Г. Миронов и И.М. Цымбал [236] предполагают, что это, возможно, связано с общей адаптивной устойчивостью данных видов водорослей. Минимальные концентрации нефти оказывают стимулирующее действие на развитие проростков черноморских макроводорослей. Например, при воздействии 0,01% эмульсии нефти увеличивается скорость роста проростков цистозеры в 1,1 раза [20]. Концентрация нефти 0,1% не вызывает отклонений от контроля в развитии проростков цистозеры, но, как уже отмечалось выше, при такой же концентрации зарегистрированы лишь незначительные изменения в скорости фотосинтеза сформировавшегося спорофита. Таким образом, отклик бурой макроводоросли *C. barbata* на разных стадиях развития в условиях данного эксперимента идентичен, что, несколько, противоречит выводам вышеуказанных исследователей и не позволяет выявить достоверных отличий, которые могут возникнуть при действии нефти, как на ранние стадии развития, так и на более поздние.

Бурые водоросли выделяют в морскую воду ряд антрактантов мужских гамет, имеющих углеводородную природу [488]. Возможно, что углеводороды нефти и нефтепродуктов снижают степень распознавания гаметами яйцеклеток, путем воздействия на хеморецепторы жгутиков у зооспор и сперматозоидов водорослей. По крайней мере такой эффект наблюдается при действии керосина на морские и пресноводные бактерии [437]. Снижение функции хемотаксиса более чем в десять раз в течение одной минуты наблюдали у бактерий *Pseudomonas sp.* при действии керосина в объемной концентрации от 0,1 до 0,5%.

Ламинариевые и фукусовые водоросли являются более чувствительными к воздействиям нефти на репродуктивных стадиях образования или выхода гамет [424]. По данным этого автора, 2 мкг/л нефти блокируют оплодотворение у

фукуса, а зиготы ламинарии не прорастают при действии нефти в концентрации равной 20 мкг/л. Спорофиты ламинарии обладают более высоким уровнем толерантности к данному фактору, в отличие от зооспор и гаметофитов, подавление развития спорофитов происходит при концентрации нефти равной 200 мкг/л.

По мнению ряда авторов [483] мужские гаметофиты ламинарии более чувствительны к нефти, чем женские из-за меньших размеров и, соответственно, большей площади поверхности. Такая же повышенная чувствительность отмечается данными исследователями и для сперматозоидов фукуса. Исследователи объясняют такое действие нефти тем, что сперматозоиды фукуса и мужские гаметофиты ламинарии имеют меньший запас питательных веществ и более высокую скорость дыхания.

Данный вывод не согласуется с результатами ряда работ [509] в которых показано, что у бурой водоросли *Macrocystis pyrifera* наиболее чувствительными к действию сточных вод, содержащих нефтепродукты, являются женские гаметофиты и яйцеклетки. Выход сперматозоидов у ламинарии снижался на 40% при действии 0,01% раствора сточных вод [509].

Наиболее чувствительными у фукуса являются прорастающие зиготы и появляющиеся спорофиты *F. vesiculosus* [335, 531]. Причем двух–четырёхдневные спорофиты более чувствительны, чем пяти–семидневные. Полученные результаты, возможно, объясняются тем, что скорость фотосинтеза у антерозоидов и недельных проростков фукуса ниже, чем в яйцеклетках и прорастающих зиготах [492] и нефть, подавляя функционирование хлоропластов, приводит к гибели проростков на этой стадии развития.

Как известно, водоросли являются субстратом для своеобразного микроперифитового сообщества, ведущую роль в котором занимают диатомовые водоросли и микроорганизмы. Среди нескольких сотен штаммов бактерий, выделенных с пластины ламинарии, большинство представлено гетеротрофными формами, а также бактериями, расщепляющими как альгиновую кислоту, так и широкий спектр органических соединений, в том числе и

нефтепродукты [52]. Для черноморских водорослей выявлено, что максимальное количество бактерий, проявляющих липолитическую активность, т. е. способных разлагать жиры до низших кислот, приурочено к зеленым водорослям рода *Cladophora*, для других макрофитов соотношение липолитических и нелиполитических штаммов выражается как 1:1 [260]. Зеленые и красные макроводоросли способны быть «резервуаром» для морских дрожжей рода *Candida*, в то время как бурые водоросли (фукусовые и ламинариевые), выделяя ряд фенольных соединений, могут подавлять развитие дрожжей.

Аналогичные закономерности отмечены и для высших водных растений [242, 243]. Смешанные культуры бактерий способны более быстро утилизировать нефтяные углеводороды, при этом доминирующее влияние на этот процесс оказывает температура морской воды, содержание в ней кислорода, изменение уровня pH, наличие биогенов. Определенная связь этого процесса выявлена и для других факторов: химический состав окисляемого вещества, изменение в структуре микробного сообщества, появление продуктов распада и жизнедеятельности бактерий [71, 449]. В настоящее время имеется обоснованное объяснение механизма симбиотической связи для высших водных растений (тростник обыкновенный, рогоз широколистный и др.) и сопутствующей микрофлоры [296]. Существует тесная связь между экскреторной деятельностью высших водных растений и динамикой сопутствующей микрофлорой, которую можно регулировать путем дозированного внесения азота и фосфора. Ранее К.М. Хайловым [388, 389] было показано, что макрофиты способны выделять в морскую среду разнообразные экзометаболиты, подчас в довольно значительных количествах, что стимулирует или подавляет развитие фитопланктона и перифитона. Таким образом, макроводоросли создают вокруг себя определенную среду, формируя и контролируя видовой состав организмов, находящихся в ней, их динамику роста и численность, в том числе и нефтеокисляющих бактерий.

Исследования M.L. Wrabel и P. Peskol [544] подтверждают сложившуюся точку зрения на то, что имеется сложный механизм взаимодействия макроводорослей с микроорганизмами, в том числе и с нефтеокисляющими

бактериями. С одной стороны, макроводоросли представлены в качестве субстрата и формируют, путем выделения различных метаболитов, жизненное пространство вокруг себя, с другой, нефтеокисляющие бактерии, расщепляя углеводороды и включая их в свой метаболизм, также выделяют в окружающую среду определенный спектр веществ, которые в значительной степени способны стимулировать развитие макроводорослей.

В ходе экспериментов [544] показано, что микробиологическое сообщество, которое использует в качестве субстрата бурую водоросль *Fucus vesiculosus* способно в присутствии соединений азота и фосфора максимально утилизировать нефть и нефтепродукты, снижая в несколько раз токсический эффект на бурую водоросль. На основе этого предлагается использовать фукусовые водоросли для очистки морской воды, загрязненной нефтепродуктами, главным образом, вокруг нефтяных платформ, причем, добавлением азотно-фосфорных удобрений, возможно, будет контролировать скорость разложения нефти микроорганизмами в морской воде.

Описанное выше взаимодействие нефтяных углеводородов, макрофитов и микроперифитона в реальной природной обстановке не исчерпывает себя. Нефть, попадающая в прибрежную зону, влияет на всю экосистему, приводя к элиминации наименее резистентных видов. В целом, разнообразие растительного и животного мира прибрежных биотопов при нефтяном загрязнении заметно снижается, главенствующее положение занимают оппортунистические виды с преобладанием r-стратегии, поздне-сукцессионные виды с K-стратегией, вытесняются на некоторое время [483, 486].

Эмульгированная в морской воде нефть налипает на талломы фукусовых водорослей и порфиры, приводя к их утяжелению и обрыву. Однако, отмечается, что у макроводорослей, которые имеют слизистую поверхность, прилипание нефти не происходит [498], исключение составляют водоросли обросшие моллюсками. В исследованиях отмечается различная степень повреждения талломов макроводорослей под воздействием нефти. Водоросли литорали и сублиторали более подвержены действию растекающейся нефти, чем

глубоководные виды, в тоже время потери частей таллома в результате прилипания нефти (при кратковременных разливах) не превышают общих потерей биомассы во время зимних штормов [498]. Восстановление водорослевой растительности, в частности ламинариевых, на каменистых субстратах сходно с сукцессией для сообществ водорослей из чистых местообитаний [239].

Исследования [255], проведенные непосредственно после крушения танкера «Tampico Maru» возле берегов Калифорнии, показали, что одним из основных факторов, ограничивающих распространение бурой водоросли *Macrocystis pyrifera*, являлось выедание ее морским ежом *Strongylocentrotus*. Несмотря на то, что водоросль сама испытывала прямые повреждения из-за контакта с нефтяной пленкой, уже через 2–3 месяца стали массово появляться молодые спорофиты. Считается, что это происходит из-за значительного уменьшения количества менее резистентных к нефтяному воздействию фильтрующих моллюсков и гребешков, которые не могут изъять обычную долю спорового материала водорослей [255]. Однако основная причина заключается в массовой гибели растительоядных морских ежей. Второй причиной, приведшей к вспышке роста *M. pyrifera*, являлось то, что разрушенный танкер фактически представлял собой волнолом, что привело к созданию благоприятной гидродинамической обстановке в небольшой бухте. Диспергенты, применяемые при очистке побережья от нефти, являются более токсичными для макроводорослей, чем сама нефть [255]. Применение их на побережье Корнуэлла привело к исчезновению фукусовых водорослей, а также моллюска-блюдечка, что способствовало заселению этой части побережья зелеными водорослями (*U. intestinalis*, *U. compressa*, *U. lactuca* и *Colpomenia peregrina*), являющимися типичными r-стратегами. На следующий год “зеленая фаза” сменилась порослью молодых спорофитов фукусовых, которые стал активно уничтожать моллюск-блюдечка, не затрагивая, в то же время, оставшиеся взрослые талломы фукусов [255]. Отмечаются и другие эффекты. Например, при разливе нефти в результате крушения танкера Exxon Valdez в 1989 г. исчезли растительоядные беспозвоночные, что позволило развиваться эпифитным водорослям на *Fucus gardneri* и способствовать снижению биомассы

старших возрастных групп популяции в результате обрыва частей талломов под тяжестью эпифитов, в то время как молодые растения значительно пострадали непосредственно из-за действия нефти [525]. Для таких макроводорослей, как *Ascophyllum nodosum*, при контакте с нефтью отмечено снижение абсолютной скорости роста и повреждение талломов у взрослой части популяции. Одно-двухлетние растения практически всегда прикрыты талломами больших по размеру водорослей и не испытывают непосредственного влияния пленки нефти. После гибели крупных талломов, неограниченные конкуренцией за пространство и ресурсы одно-двухлетние талломы *A. nodosum* способны быстро восстановить исходные продукционные показатели популяции [525].

Подобные сукцессии отмечаются и для мест, имеющих постоянный сток нефтепродуктов в морскую воду. А.А. Калугина-Гутник [110] описывает изменения, которые произошли в Севастопольской бухте и в порту г. Одесса в период с 1930-х по 1970-е гг. При загрязнении прибрежных морских акваторий различными токсикантами, в том числе и нефтепродуктами, происходит смена доминирующих на сублиторали многолетних бурых водорослей *Cystoseira barbata* и *C. crinita* на однолетние сезонные виды водорослей родов *Ulva*, *Ceramium*, которые обладают более разветвленным талломом и, соответственно, большей площадью поверхности, что позволяет им эффективней осуществлять обменные процессы с окружающей средой [387]. В то же время такие фитоценозы менее продуктивны, чем сообщества цистозир [110], численность и биомасса зообентоса снижается в биотопах, создаваемых зелеными водорослями, в несколько раз, в сравнении с зарослями *Cystoseira* [324]. Аналогичные процессы отмечаются в Авачинской губе, на берегах которой расположен крупный промышленный центр г. Петропавловск-Камчатский: в 1990–2000-е гг. отмечено уменьшение пояса фукусовых и ламинариевых водорослей и замещение их эктокарповыми (*Laminariocolax*, *Pylaiella*) и зелеными нитчатыми (*Urospora*, *Ulothrix*) водорослями [131, 502].

В последние годы создаются плантации водорослей двойного назначения. Предлагаемая биотехнология основывается на апробированной технологии

выращивания ламинарии сахаристой и фукуса пузырчатого [52]. Главное преимущество предлагаемой технологии заключается в назначении плантации: во-первых, сбор, удержание и утилизация нефтяной пленки с поверхности воды; во-вторых, использование выращенной биомассы ламинариевых и фукусовых водорослей для получения продукции медицинского и лечебно-профилактического назначения.

Особую актуальность в связи с планируемыми мероприятиями по добыче нефти в шельфовой зоне, ее транспортировкой и береговой переработкой приобретают исследования по воздействию нефти и нефтепродуктов на морские прибрежные экосистемы, в том числе и на водоросли. Известно, что нефть является комплексным неспецифическим токсикантом, воздействующим на все стороны жизнедеятельности водорослей, начиная с субклеточного и клеточного уровня и заканчивая влиянием на популяционные и межвидовые взаимодействия организмов [327]. Ответная реакция макрофитов на высокие концентрации нефти и нефтепродуктов может выражаться в уменьшении видового разнообразия, проективного покрытия, в сокращении возрастного ряда, уменьшении скорости роста у взрослых особей и подавлении развития спор, гаметофитов, в падении интенсивности фотосинтеза. Изменения под влиянием малых концентраций нефти могут быть положительными для одних водорослей и иметь отрицательное значение для других.

Изучение ассоциаций морских макроводорослей и микроорганизмов (в т.ч. бактерий) привлекают все большее внимание исследователей во всем мире, фокусируясь на проблемах санитарной микробиологии и морской фитопатологии. Бактерии морской пелагиали Баренцева моря исследуются длительный период и их способность к разложению углеводов нефти известна с 1920-х гг. Но при этом, эпифитные углеводородокисляющие бактерии исследованы фрагментарно. В тоже время, в мировой научной литературе имеются сведения, что макроводоросли способны трансформировать углеводороды нефти до более простых органических соединений и использовать их в своем метаболизме, попутно снижая токсический эффект поллютантов. Один из механизмов такого

интересного явления связан с деятельностью эпифитных углеводородокисляющих бактерий. Было выявлено, что эпифитные бактерии принимают непосредственное участие в биодеструкции нефтяных углеводородов, а ассоциация бактерий и *F. vesiculosus* может вносить значимый вклад в процессы естественного очищения арктических вод от нефтепродуктов [52, 146, 321, 322].

Исследования реакции макрофитобентоса на загрязнение воды позволили использовать макрофиты как индикатор качества морских вод. Н.В. Морозова-Водяницкая (1930) предложила список водорослей – руководящих форм, которые могут быть использованы при биологическом анализе воды, что было применено в 1960–1980-х гг. для объяснения изменений в фитобентосе [26, 60, 61, 110]. В 1970–2000-х гг. проводились наблюдения за динамикой донной растительности в районе Севастопольской бухты и южного берега Крыма, были предложены системы оценки сапробности по макроводорослям и микроперифитону Черного моря [37, 110, 301–303]. Показано эффективное использование макроводорослей в биомониторинге загрязнения тяжелыми металлами вод Черного моря [13, 116, 118, 380]. Отметим, что водоросли могут быть эффективными средством мониторинга нефтяного загрязнения [174, 328, 348].

В настоящее время активно разрабатываются методология и подходы к оценке интегральной уязвимости морских акваторий и прибрежных зон к нефтяному загрязнению [259, 401–404, 483]. Отметим, что детальная оценка уязвимости фитобентоса Баренцева моря к разливам нефти выполнена только для Кольского залива [401–404], для остальной части Баренцева моря опубликованные данные отсутствуют. В ММБИ на основе ГИС-технологий и спутникового мониторинга развивается новое направление исследований связанное с определением зон экологической уязвимости. Один из основных компонентов, по которым проводится оценка уязвимости – это морские макроводоросли. Для Кольского залива разработана серия интерактивных карт распределения макрофитобентоса и влияние реальных и моделируемых нефтяных разливов на прибрежные экосистемы [157, 401–404].

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб фитобентоса с целью определения видового состава фитоценозов, границ его распространения и условий обитания водной растительности производили в экспедициях, проведенных в Новороссийской бухте Черного моря (июнь-июль 1995–2015 гг.), Кольского залива Баренцева моря (июль-август 2000–2002 гг.), Керченском проливе (2003, 2004, 2005, 2007 (июль, ноябрь, декабрь), 2008 (февраль, апрель, июль, сентябрь), 2011 гг.). Для качественной и количественной оценки распределения водорослей использовали стандартные гидробиологические методы: гидробиологические разрезы (до глубины 10 м) и пробные площадки (рамка 0,25 м²). Видовую принадлежность водорослей определяли на месте или в процессе камеральной обработки фиксированных проб по классическим определителям [30, 98, 269]. В данной работе видовые названия представлены с учетом современных таксономических изменений (www.algaebase.org). Для оценки видового разнообразия применялся индекс Шеннона [253].

Подготовка эмульсии нефти и нефтепродуктов

В экспериментах использовали концентрации нефти и нефтепродуктов (дизельное топливо, бензин), в несколько раз превышающие ПДК для рыбохозяйственных водоемов и характерные для загрязненных черноморских и баренцевоморских акваторий в современный период (5–50 мг/л в районе морских портов, 500 мг/л при залповых выбросах при авариях, например, в Керченском проливе в ноябре 2007 г).

В экспериментах с макрофитами Черного моря использовали малосмолистую, сернистую, парафиновую, с высоким выходом светлых фракций сырую нефть Ромашкинского месторождения (Республика Татарстан), которая транспортируется через порты Черного моря. В экспериментах с макрофитами Баренцева моря использовали малосмолистую, малосернистую, парафиновую, с высоким выходом светлых фракций сырую нефть Песчаноозерского

месторождения (Архангельская область, о. Колгуев), которая в основном транспортируется морским транспортом в страны Европы и другие регионы.

Эмульсию сырой нефти в морской воде получали следующим образом: в склянку с притертой крышкой наливали 400 мл отфильтрованной морской воды (Баренцево море: соленость 32-33‰, $t_{\text{воды}}$ $8,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$, Черное море: соленость 18‰, $t_{\text{воды}}$ $18,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$,) и добавляли нефть, получая объемные концентрации нефти в морской воде – 5, 10, 20, 30 мг/л для нефти. Смесь в течение 30 мин встряхивали на электрокачалке с частотой такта 3,6 качаний в секунду при температуре воздуха $9,0^{\circ}\text{C}$ в «северных» и $20,0^{\circ}\text{C}$ в «южных» экспериментах). Аналогично готовили эмульсию летнего судового дизельного топлива (концентрации 5, 10, 15 мг/л) и бензина с октановым числом 92 (концентрации 5, 20, 30, 50 мг/л). В ходе предварительных экспериментов было установлено, что максимальный объем нефти (сумма водорастворимой и эмульгированной фракций), который может быть эмульгирован без образования пленки на поверхности воды, при указанных условиях равен для нефти – 30 мг/л, для дизельного топлива – 15 мг/л, для бензина – 50 мг/л, что составило максимальные концентрации, используемые в экспериментах. Для экспериментов брали только свежеприготовленную смесь.

При исследовании уровня нефтяного загрязнения южных морей определение общего содержания нефтепродуктов в морской воде проводили стандартным методом с экстракцией тетрахлорметаном, выделением углеводородных фракций методом колоночной хроматографии и ИК-регистрацией на концентратомере КН-2м (аналитическая лаборатория ЮНЦ РАН, оператор к.х.н. В.М. Харьковский).

Ранние стадии водорослей Черного моря

Исследование влияния нефти и нефтепродуктов на ранние стадии водорослей Черного моря были проведены в мае 2008 г., в период активного размножения и роста водорослей. Материалом для работы послужили двух-трехдневные проростки массовых видов черноморских макрофитов – представители разных таксономических групп водорослей: красных (*Ceramium virgatum*, *Polysiphonia* sp.), зеленых (*Ulva intestinalis*) и бурых (*Cystoseira barbata*). У *C. barbata* измеряли длину ризоида проростка, у *U. intestinalis* и *C. virgatum* – число клеток в

нитевидном проростке, его длину и ширину, у *Polysiphonia* sp. – образование апикальных отростков. Для всех водорослей отмечали морфологические признаки: изменение окраски, наличие чужеродных конкреций внутри клеток, плазмолиз содержимого клеток. Выборка состояла из 30 проростков каждого вида водорослей.

Для расчета относительной скорости роста использовали формулу относительной скорости роста [444].

Морскую воду, которая использовалась для получения культур водорослей и в экспериментах, фильтровали и стерилизовали в течение суток при 60°C. До добавления эмульсии нефти смену воды производили через 2 сут, после добавления среду не меняли.

Получение эмульсии сырой нефти в морской воде производили следующим образом: в склянку с притертой крышкой наливали 400 мл отфильтрованной морской воды (соленость 17–18‰, $t_{\text{воды}} 18,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$) и добавляли нефть, получая объемные концентрации нефти в морской воде – 10, 50, 500 мг/л. Смесь в течение 30 мин встряхивали на электрокачалке с частотой такта 3,6 качаний в секунду при температуре воздуха $9,0^{\circ}\text{C}$. В ходе предварительных экспериментов было установлено, что максимальный объем нефти (сумма водорастворимой и эмульгированной фракций), который может быть эмульгирован без образования пленки на поверхности воды, при указанных условиях равен 50 мг/л. В приготовленной смеси морской воды и нефти в концентрации 500 мг/л отмечено образование пленки на поверхности воды. Для экспериментов брали только свежеприготовленную смесь.

Статистическая обработка материала – построение таблиц и графиков, расчет средних, стандартного отклонения, стандартной ошибки и коэффициента вариации проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными на уровне значимости $p \leq 0,05$. Для визуализации данных использовали графики диаграмм размаха («ящик с усами»), изображающие одномерное распределение вероятностей. На графиках показаны средние значения и стандартное отклонение.

Ранние стадии водорослей Баренцева моря

В экспериментах использовали бурые (*Saccharina latissima*, *Fucus vesiculosus*) и зеленые (*Ulva prolifera*) водоросли, доминирующие на литорали и верхней сублиторали губы Зеленецкой (Баренцево море, 69°07' с.ш., 36°05' в.д.). Экспериментальная работа проводилась в лаборатории альгологии Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (пос. Дальние Зеленцы) в июне-октябре 2002 г.

В работе использовали сырую нефть Песчаноозерского месторождения (Архангельская область, о. Колгуев). Песчаноозерская нефть – малосмолистая, малосернистая, парафиновая, с высоким выходом светлых фракций.

Морскую воду, которая использовалась для получения культур водорослей и в экспериментах, фильтровали и стерилизовали в течение суток при 60 °С. До добавления эмульсии нефти смену воды производили через 2 сут, после добавления среду не меняли.

Стимулирование выхода яйцеклеток и антерозоидов из рецептакул *F. vesiculosus* осуществляли, освещая участки талломов фукуса с рецептакулами галогеновой лампой высокой мощности (100 Вт/м²), предварительно, выдержав их в полной темноте в течение двух часов.

Выделение зооспор и прорастивание гаметофитов *Saccharina latissima* проводили по методике В.Н. Макарова [170]. Получение, культивирование и экспериментальные работы с эмбриоспорами, гаметофитами, спорофитами ламинарии, зиготами и ювенильными проростками фукуса проводили в термостатированной комнате в условиях максимально приближенных к естественным ($T_{\text{воздуха}} - 9 \pm 1$ °С, $T_{\text{воды}} - 8 \pm 1$ °С, фотопериод – 24 часа, освещенность – 100 Вт/м²).

Наблюдения за развитием исследуемых объектов проводили через 2–3 сут. Материал фиксировали по методу Кларка (этиловый спирт 96% – 3 части + ледяная уксусная кислота – 1 часть) по одному стеклу из каждой серии экспериментов, стекла промывали дистиллированной водой и окрашивали слабым раствором гематоксилина. Затем изготавливали постоянные препараты на основе

глицерин-желатиновой смеси. Получение и обработку фотоизображений водорослей осуществляли с помощью программно-аппаратного комплекса (микроскоп ЕС БИМАМ Р-11-1, цветная цифровая видеокамера JVC ТК-С1381).

Для исследования влияния пленки нефти на ранние стадии развития водорослей на дно воронки Бюхнера, прикрепленной к колбе Бунзена, соединенной с вакуумным насосом, помещали предметные стекла с проростками и заливали морской водой. После добавления нефти воду быстро спускали, так чтобы пленка нефти равномерно покрывала размещенные объекты. Толщину пленки нефти рассчитывали.

У *S. latissima* анализировали степень подвижности и тип движения зооспор, рост и развитие эмбриоспор, гаметофитов и ранних спорофитов; у *F. vesiculosus* – степень подвижности и тип движения антерозоидов, развитие зигот и рост проростков; для *U. prolifera* – развитие зигот и рост проростков.

Время наблюдения за подвижными спорами и антерозоидами в эксперименте и контроле составляла 10 мин.

Указанные параметры изучали с использованием микроскопа «ЛОМО МИКМЕД-1» с помощью окуляр-микрометра.

Для расчета скорости роста проростков использовалась формула относительной скорости роста [444].

Выборка при подсчете равнялась 70–100 объектов в каждой концентрации токсиканта и в контрольных сериях. Эксперименты проводили в течение 10–14 сут.

Соленость морской воды определяли с помощью денсиметра для морской воды при температуре воды равной 17°C. Освещенность рассчитывалась по показаниям спектрорадиометра-пиранометра.

Контроль (без добавления токсикантов) был поставлен в аналогичных условиях, одновременно с проведением экспериментов.

Талломы водорослей Баренцева моря

Проведено сравнение литоральных сообществ водорослей из чистых мест и мест, подвергнутых антропогенному загрязнению в начале 2000-х гг., когда эффект потепления для вод Кольского залива еще не был столь выраженным [200]. Пробы были собраны в нескольких точках Кольского залива, на разном удалении от открытого моря и отличающихся по уровню загрязнения: 1) в кутовой части залива, (наибольший уровень загрязнения) 2) в районе пос. Абрам-мыс и 3) пос. Белокаменка (средний уровень), 4) на выходе из Кольского залива около г. Полярный – Пала-губа (наименьший уровень загрязнения) [82, 83]. Для сравнительного анализа полученных результатов были отобраны пробы водорослей в губе Зеленецкой (чистый район, слабо затронутый хозяйственной деятельностью). При обработке материала анализировались следующие параметры: *на уровне сообществ* оценивался видовой состав и количественные характеристики (общая биомасса растений и биомасса доминирующих видов, проективное покрытие, общая численность растений); *на уровне популяций* – на примере четырех доминирующих видов фукусовых (*Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*) изучалась возрастная, размерная и весовая структура поселений; *на уровне организма* измерялись следующие морфофункциональные показатели: длина (L), сырая и сухая масса (W), площадь поверхности (S), удельная поверхность (S/W). Возраст *Fucus vesiculosus* определяли по числу дихотомических ветвлений, считая, что за год формируется два дихотомических ветвления на центральной оси слоевища .

В экспериментальной работе были использованы массовые виды макроводорослей Баренцева моря: бурые (*Saccharina latissima*, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*) и красные (*Porphyra umbilicalis*, *Palmaria palmata*). Водоросли собирали на литорали и верхней сублиторали губы Зеленецкой (69°07' с.ш., 36°05' в.д.) в июле-августе 2002–2003 гг. Эксперименты проводили в лаборатории альгологии ММБИ КНЦ РАН (пос. Дальние Зеленцы).

Изучение влияния нефти на относительную скорость роста макроводорослей.

В эксперименте использовали высечки из интеркалярной зоны роста сахарины большой (возраст – 0+), апикальные участки талломов фукуса пузырчатого и фукуса двустороннего (возраст – 1+) и аскофиллума (возраст – 2+), пролификации пальмари и целые талломы порфиры (длина 10–12 см). Предварительно, в течение 3 сут, части талломов водорослей адаптировали к условиям термостатированной комнаты. Затем, определив сырую массу всего материала и сухую массу из части выборки водорослей, талломы или их части помещали по 20 экз. в химические стаканы объемом 400–600 мл и заливали 300–400 мл эмульсии нефти. Для исключения эффекта взаимного затенения содержимое стаканов периодически перемешивали (2–3 раза в сутки), обеспечивая равномерное распределение водорослей на дне емкостей. Длительность эксперимента составила 10 сут. Затем проводили повторные измерения вышеуказанных параметров. Для расчета относительной скорости роста (RGR) использовали формулу [444].

Изучение влияния нефти на интенсивность фотосинтеза и дыхания макроводорослей. Часть талломов водорослей или их частей ($n = 10$ для контроля и каждой концентрации эмульсии нефти) из предыдущего эксперимента использовали для определения видимого фотосинтеза и темнового дыхания. До начала эксперимента и после 10-ти суточной экспозиции в среде с углеводородами нефти с помощью йодометрического метода Винклера измеряли уровень видимого фотосинтеза и темнового дыхания макроводорослей. Интенсивность фотосинтеза определяли как разность между видимым фотосинтезом и дыханием. Количество кислорода, выделенного водорослями, пересчитывали на грамм сухой массы, т.к. этот параметр, по результатам наших предварительных экспериментов, оказался наименее изменяемым во времени (по сравнению с сырой биомассой или площадью поверхности таллома водорослей).

Эксперименты проводили в термостатированной комнате при температуре воздуха $9,0 \pm 1,0^\circ\text{C}$, фотопериоде 24 ч, освещенности 100 Вт/м^2 . Температура

морской воды составляла $8,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$. Эксперименты осуществляли в двух повторностях, каждое измерение – в трех аналитических повторностях.

Влияние пленки нефти на водоросли Баренцева моря

Полевые эксперименты были проведены на литорали губы Зеленецкой (Баренцево море, $69^{\circ}07'$ с.ш., $36^{\circ}05'$ в.д.). В работе использовали сырую нефть Песчаноозерского месторождения (Архангельская область, о. Колгуев). Проведение острых экспериментов в мезокосмах – широко распространенная мировая практика. В работе применен методический подход, использованный для исследования влияния нефтяного загрязнения на макроводоросли в заливе Баффина у берегов Гренландии [447].

Было проведено два эксперимента – первый имитировал условия, возникающие при «полной» воде, когда пленка нефти (слик) плавает по поверхности воды, не соприкасаясь с водорослями; второй позволил исследовать реакцию макрофитов литоральных ванн, которые при отливе «накрывает» пленка нефти. Предполагалось, что использованные концентрации нефти вызовут острую ответную реакцию организмов на воздействие.

Для первого эксперимента на литорали отбирали целые талломы *Saccharina latissima* (0+), *Fucus distichus* L. (1+) и *Fucus vesiculosus* L. (1+), *Ascophyllum nodosum* (2+). Водоросли в течение 3-х суток адаптировали к условиям окружающей среды. Объем выборки составил по 20 экз. каждого вида. Перед опытом с использованием йодометрического метода Винклера измеряли фотосинтез и дыхание каждого вида водорослей. Полученные значения были приняты за контроль. Для эксперимента использовали плавающую емкость, состоящую из легкого пластикового ящика с открытым жестким сетчатым дном, в который помещали полиэтиленовый вкладыш. Водоросли фиксировали на дне, прикрепив к грузу, положение водорослей в водной толще было естественным, при этом они не контактировали с поверхностью воды и пленкой нефти. Конструкцию фиксировали в воде таким образом, чтобы она была притоплена, но ее борта находились выше уровня воды (во время прилива и отлива), заплеск

морской воды исключался. Отбор водорослей для измерения интенсивности фотосинтеза и дыхания производили через каждые 3 часа в светлое время суток. Морскую воду перед опытом фильтровали через многослойный ватный и бумажный фильтры. Объем морской воды в емкости составил 17 л, площадь поверхности воды – $0,155 \text{ м}^2$, соленость – 33‰. Объем прилитой нефти равнялся 200 мл, концентрация нефти составляла 1,2%. Пленка нефти равномерно покрывала всю поверхность воды в емкости.

Для второго эксперимента были выбраны небольшие литоральные ванны на скалистом мысе Пробный. Эксперимент проводили в фазу отлива в ваннах с куртинами *F. vesiculosus* и *A. nodosum* возраста 1+. Из литоральных ванн вручную удаляли беспозвоночных. На поверхность воды в экспериментальной ванне вносили нефть 1% от объема. Экспозиция составила 2 часа. После экспозиции, из-под пленки нефти отбирали пробы воды на содержание кислорода и измерения суммарной продукции фитопланктона, перифитона и водорослей. Макроводоросли экспонировали в литровых склянках в течение часа, далее определяли их сырой и сухой вес.

В ходе экспериментов измеряли температуру морской воды и освещенность. Аналитические измерения осуществляли в трех повторностях.

Влияние нефти на фукусовые водоросли Баренцева моря

В экспериментах использовали водоросли *F. vesiculosus* возрастом (1+), собранные на загрязненном участке литорали в порту г. Мурманска (эксперимент 1) и губе Зеленецкой (эксперимент 2). Акватория порта Мурманск относится к загрязненной, с высоким содержанием тяжелых металлов, углеводородов нефти; губа Зеленецкая, расположенная в 150 км к востоку от Мурманска, – чистая акватория, не испытывающая техногенного воздействия [82, 83].

Исследуемые физиологические параметры водорослей – относительная скорость роста водорослей, фотосинтез и дыхание. Для расчета относительной скорости роста (RGR) использовали формулу [444]. Часть талломов водорослей или их частей ($n = 10$ для контроля и каждой концентрации эмульсии нефти) из

предыдущего эксперимента использовали для определения видимого фотосинтеза и темнового дыхания. До начала эксперимента и после 10-ти суточной экспозиции в среде с углеводородами нефти с помощью йодометрического метода Винклера измеряли уровень видимого фотосинтеза и темнового дыхания макроводорослей. Интенсивность фотосинтеза определяли как разность между видимым фотосинтезом и дыханием. Количество кислорода, выделенного водорослями, пересчитывали на грамм сухой массы водорослей. Эксперименты осуществляли в термостатированной комнате при температуре воздуха $9,0 \pm 1,0^\circ\text{C}$, фотопериоде 24 ч, освещенности 100 Вт/м^2 . Температура морской воды составляла $8,0 \pm 1,0^\circ\text{C}$.

Эксперименты проводили в двух повторностях, каждое измерение – в трех аналитических повторностях. В работе использовали сырую нефть Песчаноозерского месторождения (Архангельская область, о. Колгуев), летнее судовое дизельное топливо, бензин с октановым числом 92. Песчаноозерская нефть – малосмолистая, малосернистая, парафиновая, с высоким выходом светлых фракций.

Методология и методика модельных математических экспериментов

Баренцево море

Для оценки возможного загрязнения прибрежной зоны Баренцева моря в результате аварийных ситуаций при транспортировке сырой нефти была использована усовершенствованная технология (автор П.В. Бирюков) прогнозирования распространения и эволюции нефти в морской среде [349]. Для определения риска загрязнения акватории и береговой зоны были подготовлены сценарии аварийных разливов в точках, расположенных через 25 км вдоль основных морских путей в Баренцевом море [400]. Расчеты выполнялись для каждого месяца в период август 2008 г. – июль 2009 г. Каждый численный эксперимент представлял собой залповый сброс нефти в объеме 10 000 т в одной из выделенных точек в первые числа соответствующего месяца. Растекание нефти и формирование начального пятна (слика) контролировалось толщиной пленки. В результате вычислительного эксперимента выполнялось деление пятна (слика) на

100 микропятен, каждое из которых или рассеивалось в водной толще, или достигало береговой линии и кромки льда, или покидало границы акватории Баренцева моря.

Гидрометеорологические условия, сопутствующие нефтеразливам, задавались при моделировании сценариями изменения во времени полей течений и ветра, а также ледовой обстановки [349]. В качестве полей поверхностных течений на весь период расчета для Баренцева моря были использованы результаты гидродинамической модели TOPAZ-4 (<http://topaz.nersc.no>). Поля скорости ветра в приземном слое были сформированы по данным реанализа NCEP/NCAR Reanalysis. В качестве сценариев ледовой обстановки в Баренцевом море использовали данные Национального ледового центра НОАА США, представляющие собой карты распространения льда в северном полушарии на основе спутниковых наблюдений.

Азовское море

Для оценки видового разнообразия и распределения прибрежно-водных и водных растений использован полевой ботанический материал, собранный в 2005–2012 гг. в Азовском море, в т.ч. в российском побережье Керченского п-ва, включая количественные и качественные пробы из рейсов НИС «Денеб», НИС «Профессор Панов». При нормировании степени устойчивости сообществ растений использовали принятые в подобных работах [400, 404] балльные оценки от 1 до 3, где 1 – малоустойчивые сообщества, 2 – устойчивые сообщества, 3 – высокоустойчивые сообщества. При оценке устойчивости учитывали видовой состав фитосообществ, их проективное покрытие и биомассу, степень устойчивости к нефти.

Для оценки риска загрязнения береговой зоны Азовского моря была использована система прогнозирования «EX-MARE» и входящая в нее математическая модель распространения нефти в морской среде [352]. Были подготовлены сценарии аварийных разливов в точках, расположенных вдоль основных морских путей транспортировки грузов в Азовского море. Весь

транспортный путь был разделен на 81 участок. Для каждого из участков пути был проведен расчет индекса опасности разлива нефти I_{os} , измеряемого в условных баллах (от 0 до 100), и пропорционального количеству судов, перевозящих нефтепродукты по указанному участку. В расчете использовались маршруты из следующих портов: Ростов-на-Дону (транзит), Ейск, Мариуполь, Бердянск, Геничеськ, Приморско-Ахтарск, Таганрог и Темрюк. На основе индекса опасности нефтеразливов и информации о повторяемости ветровых ситуаций в различные сезоны [57] проводились модельные эксперименты для оценки возможного загрязнения береговой линии Азовского моря.

В ходе моделирования был проведен ряд залповых сбросов нефтепродуктов (объемом 1000 т) из каждой точки маршрута транспортировки нефти в Азовском море. Всего было проведено 648 экспериментов, что обусловлено использованием 81 точки сброса и 8 направлений ветра по основным румбам. Растекание нефти и формирование начального пятна (слика) контролировалось толщиной пленки. В дальнейшем выполнялось его деление на 100 микропятен, каждое из которых, в результате вычислительного эксперимента, или рассеивалось в водной толще, или достигало береговой линии, или покидало границы акватории Азовского моря. В результате каждого модельного эксперимента оценивалась территория загрязнения нефтью береговой зоны.

Северный Каспий

Для анализа многолетней динамики водной и прибрежно-водной растительности Каспийского моря использовали методы математического моделирования, совмещенные с ГИС-технологиями. Предложены две пространственно-детализированные математические модели динамики сообществ – водных (*Stuckenia pectinata* и *Zostera noltei*) и прибрежно-водных (*Phragmites australis*) растений. Подробная методология проведения математических экспериментов опубликована в работе [14].

В пределах устьевой области Волги выделяли три зоны: дельту, островную зону и авандельту (Рисунок 8). Наиболее динамичной является островная зона,

которая располагается ниже устья дельтовых протоков и, в основном, занята слабо проточными, мелководными водоемами. Суша в этой зоне представлена в основном косами и островами. Ширина островной зоны существенно зависит от уровня Каспия. В 1930–1940-е гг. ее ширина не превышала 20–40 км, при низком положении уровня достигала 70–90 км. Авандельта Волги – обширная мелководная акватория Северного Каспия, площадь более 1 млн. га, в которой хорошо развита водная растительность. Понижение уровня моря способствует выдвижению дельты в сторону моря, расширению островной зоны и перемещению границы авандельты в юго-восточную часть. При самом низком положении уровня Каспийского моря в период 1960–1985 гг. границы между этими зонами соответствовали изобатам – минус 29 и минус 30 м, соответственно.

Основу прибрежно-водной растительности (ПВР) устьевой области Волги образует тростник обыкновенный (*Phragmites australis*). До 1930-х гг. ПВР занимала узкую (0,5–3,0 км) полосу вдоль морского края дельты, затем в течение последующих двадцати лет по мере снижения уровня моря происходило расширение этой области. Количественные оценки динамики зарастания островной и морской частей дельты Волги основаны на данных авианаблюдений (Таблица 3) в период относительно стабильного положения уровня моря (1963–1966 гг.) и резкого его снижения к 1978 г. для ряда районов дельты [87]. В начале 1960-х гг. только относительно небольшая площадь мелководий на морском краю дельты (10-20%) была занята ПВР. Снижение уровня воды до отметки минус 29 м, резкое уменьшение глубин и затухание динамической активности вод привели к бурному развитию растительности и в авандельте. К концу рассматриваемого периода акватория, занятая растительностью в отдельных районах превышала 90% площади, а ширина растительного покрова достигала 50 км. В период снижения уровня Каспийского моря, осушенные площади бывшего морского дна в восточной части Северного Каспия практически полностью превратились в солончаки, на которых максимальное развитие получили только солевыносливые низкорослые растения. Увеличение уровня Каспийского моря и объема речного стока в 1995–2005 гг. привели к тому, что ранее частично пересыхающие реки

теперь достигают Каспийского моря и здесь начинают восстанавливаться собственные дельты. Увлажненные прибрежные территории активно зарастают прибрежно-водной растительностью. В тоже время развитие растительности в восточной части Северного Каспия все еще ограничено из-за засоления прибрежных почв.

В Северном Каспии введена сеточная область с ячейками размером 2,5 км по долготе и 2 км по широте (Рисунок 14) и проведена оцифровка карты глубин (высот) [14]. Таким образом, в каждой расчетной ячейке (i,j) рассматриваемой области получено абсолютное значение уровня H_{ij} относительно уровня Балтийского моря (м). Для рассматриваемой задачи учитываются только ячейки, в которых $(-32 \text{ м}) < H_{ij} < (-25 \text{ м})$.

Относительные значения уровня (высоты) $h_{ij}(t)$ в расчетный год t определяются разницей между оцифрованными значениями и текущим положением уровня Каспийского моря ($H(t)$):

$$h_{ij}(t) = H_{ij} - H(t).$$

Состояние ПВР описывается одной переменной – долей площади ($P_{ij}(t)$), которую она занимает в каждой ячейке в текущем году t . Динамика этой переменной определяется уравнением (1):

$$dP_{ij}/dt = (a(P_{ij}, h_{ij}, S_{ij}) - b)P_{ij}. \quad (1)$$

где a , b – скорости увеличения и сокращения площади ПВР (1/год), соответственно.

Предполагается, что для ячеек, находящихся под водой, скорость развития растительности определяется глубиной и соленостью воды, а для ячеек суши – их высотой над уровнем моря (2):

$$a = a_{\max} P^*(h_{ij}(t)) / (P^*(h_{ij}(t)) + P_{ij}(t)) f(S_{ij}), \text{ если } h_{ij}(t) < 0. \quad (2)$$

$$a = a_{\max} P^*(h_{ij}(t)) / (P^*(h_{ij}(t)) + P_{ij}(t)), \text{ если } h_{ij}(t) > 0.$$

Здесь $f(S_{ij})$ – функция влияния солености ($0 < f(S_{ij}) < 1$, $f(S_{ij})$ уменьшается с ростом S_{ij}), $P^*(h_{ij}(t))$ – параметр, определяющий предельное развитие ПВР в зависимости от текущего значения уровня (высоты) $h_{ij}(t)$, $a_{\max}$ – максимальная

скорость зарастания. Если величина $h_{ij}(t)$ стабильна в течение длительного времени ($h_{ij}(t)=h^*$), то площадь ПВР достигает предельного значения (3):

$$P_{пр}=P^*(h^*)(a/b-1). \quad (3)$$

Это позволяет для участков с относительно постоянным, но разным уровнем, сделать оценки величины P^* .

Зависимость $P^*(h)$ унимодальная, равна нулю за пределами диапазона (-1.5м, -2 м) и максимальные значения принимает в интервале оптимальных для развития ПРВ глубин (0, -0.5 м). При выполнении расчетов $P^*(h)$ была задана таблично (в промежуточных значениях используется линейная интерполяция):

$$\begin{aligned} P^*(h < -1,5 \text{ м}) &= 0; P^*(h = -1 \text{ м}) = 35\%; P^*(h = -0,5 \text{ м}) = 35\%; P^*(h = 0 \text{ м}) = 60\%; \\ P^*(h = -0,2 \text{ м}) &= 100\%; P^*(h = -0,5 \text{ м}) = 90\%; P^*(h = -1,0 \text{ м}) = 50\%; \\ P^*(h = -1,5 \text{ м}) &= 20\%; P^*(h > -2,0 \text{ м}) = 0 \%. \end{aligned} \quad (4)$$

Для нормального развития тростника обыкновенного оптимальной является вода соленостью 0–0,3 г/л, хотя рост возможен и в воде с содержанием солей до 5–6 (25) г/л. Увеличение солености приводит к подавлению ростовой функции прибрежно-водных растений, снижению их высот, уменьшению диаметра стеблей. Например, при солености 5–6 г/л, происходит уменьшение в 2 раза диаметра стеблей, падение биомассы до 1 кг сыр. веса/м², снижение высоты побегов до 0,5–1,5 м [12, 150, 292].

Интегральная функция влияния солености $f(S)$ была задана таблично (5):

$$\begin{aligned} f(S > 7\text{‰}) &= 0; f(S = 5\text{‰}) = 0.1; f(S = 4\text{‰}) = 0.5; \\ f(S = 3\text{‰}) &= 0.6; f(S = 1\text{‰}) = 0.7; f(S \leq 1\text{‰}) = 1.0. \end{aligned} \quad (5)$$

Для выполнения расчетов применяется разностный аналог (1) с годовым шагом по времени (6):

$$P_{ij}(t+1/2) = P_{ij}(t) (1 + a); P_{ij}(t+1) = P_{ij}(t+1/2)/(1+b). \quad (6)$$

Здесь годовой интервал разделен на два периода: весенне-летний, когда растительность развивается и ее площадь увеличивается, и осенне-зимний, когда площадь ПВР сокращается. Предполагается также, что растительность появляется в данной ячейке, если в соседних ячейках уже есть ПВР.

Расчет динамики ПВР проводился для периода 1930–2010 гг. по рассмотренной выше математической модели [14]. В 1930 г. для ячеек, соответствующих береговой линии (примерно соответствует изобате минус 26,0 м), была задана площадь, занятая ПВР (5%). По мере изменения уровня Каспийского моря и, соответственно, глубин (высот) рассчитывалась площадь ПВР в остальных ячейках, при этом, предполагалось, что растительность появляется в свободной ячейке, если в соседних ячейках уже есть ПВР. При расчетах для параметров, определяющих темпы расширения и сокращения площади ПВР, были заданы следующие значения: $a_{\max} = 8,0 \text{ год}^{-1}$, $b = 4,2 \text{ год}^{-1}$.

По результатам расчетов строились карты распределения ПВР, для сопоставления расчетных и наблюдаемых значений проводилось осреднение полученных результатов по районам наблюдений, а также в пределах выделенных зон устьевой области Волги (дельты, островной зоны и аванделты).

Для изучения пространственной динамики водной растительности (*Stuckenia pectinata* и *Zostera noltei*) использовалась динамическая модель, совмещенная с ГИС. Для решения поставленных задач предложен способ объединения ГИС и динамических экологических моделей (ДЭМ). ГИС является источником входных данных для ДЭМ, средством их обработки и отображения результатов. Для их взаимодействия создан программный комплекс (автор В.В. Сапрыгин), состоящий из 4 модулей:

- модуль создания геополей климатических факторов из оцифрованных изолиний, представленных группой тематических слоёв в ГИС «Северный Каспий»;
- модуль создания координатной сетки квадратов для проведения по ним вычислений;
- модуль для проведения расчёта динамики климатических факторов и подготовки входной информации для выполнения вычислительных экспериментов.

В качестве переменных, воздействующих на подводную растительность, использованы солёность, глубина, биогенные элементы, температура воды, тип

грунта. Результат расчета – это карты распределения биомассы определенного вида растительности в зависимости от переменных. С помощью ГИС и разработанных программных модулей подготовлены внешние данные о динамике климатических факторов за период с 1933 по 2010 гг. (база данных ЮНЦ РАН). Используемое в модели уравнение динамики роста биомассы растительности выглядит следующим образом:

$$\frac{dB_k}{dt} = (P_k - m_k)B_k,$$

где B_k – биомасса, P_k – скорость роста, m_k – интенсивность отмирания k - ого вида морских цветковых растений.

Предполагается, что скорость роста является функцией

- солёности - $f_1(S)$
- глубины (освещённости) - $f_2(H)$
- наличия питательных веществ - $f_3(B_k)$
- температуры воды - $f_4(T)$
- типа грунта - $f_5(D)$

т.е. $P_k = P_k^o f_1(S) f_2(H) f_3(B_k) f_4(T) f_5(D)$, где P_k^o - оптимальная скорость роста k - ого вида

Изменяемыми параметрами расчёта являются

- временной диапазон, для которого производится расчёт
- шаг, с которым выполняются вычисления - τ
- характеристики каждого вида растений
 - параметры функций скорости роста
 - параметры интенсивности отмирания
 - оптимальные скорости роста
 - начальная биомасса (определённая или случайная – нормально распределённая)

Алгоритм расчётов по динамической экологической модели: 1) импортируются внешние данные, подготовленные в ГИС, 2) вводятся параметры

расчёта и последующего отображения, 3) с заданным шагом интерполируются абиотические факторы и вычисляются новые значения биомасс в квадратах сетки по следующей формуле:

$$B_k(t + \tau) = \frac{B_k(t) [1 + P_k^o(\tau) f_1(S) f_2(H) f_3(B_i(t)) f_4(T) f_5(D)]}{1 + m_k(t)},$$

где t – номер дня в году

В цикле по месяцам вычисляются средние значения биомасс, которые экспортируются в ГИС в виде тематически слоёв и записываются в виде шейп-файлов.

Картографический материал создан с использованием программы ArcMap в комплекте ArcGis 9.1.

Таблица 3 – Динамика зарастания морского края дельты Волги (км²) [по: 87]

Год	Район, канал						
	Волго-Каспийский	Гандуринский	Кировский	Каратский, Тишковский	Белинский	Карайский	Иголкинский
	1	2	3	4	5	6	7
1963	85	94	267	230	266	189	104
1964	145	410	583	375	461	346	134
1965	90	425	538	385	478	288	214
1966	137	383	303	335	419	237	161
1970	122	372	365	363	376	375	196
1971	314	641	617	463	565	560	611
1972	358	663	642	485	603	411	630
1973	370	682	657	529	622	636	654
1974	430	690	695	585	670	690	770
1975	825	930	1120	830	1085	670	1370
Оценка максимальной площади района, км ²							
	1200	1400	1600	930	1260	1840	1900

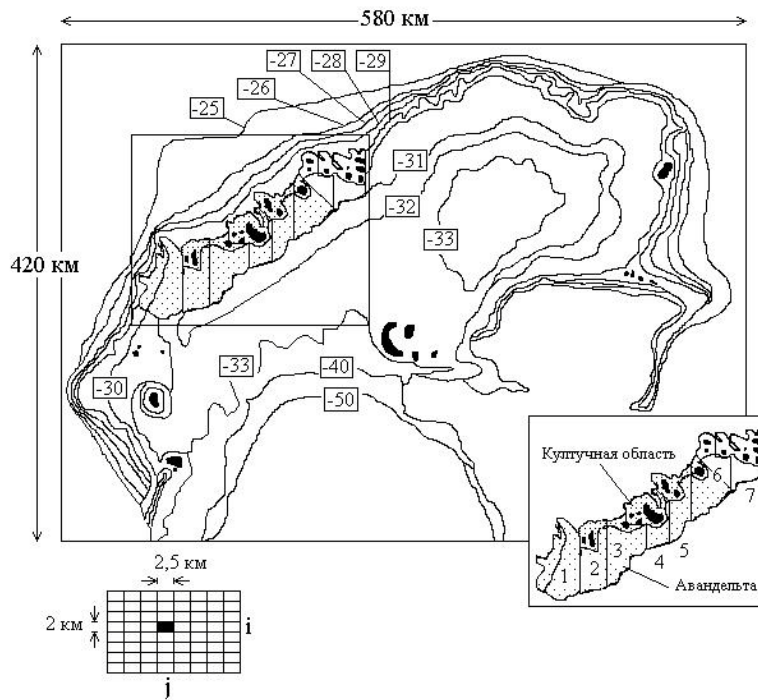


Рисунок 8 Карта-схема Северного Каспия. Линиями показаны изобаты. Выделены районы (1-7, см. также Таблицу 3), для которых опубликованы данные о прибрежно-водной растительности (островная область, авандельта, 1960–1976 гг., точками на врезке). Показано сеточное деление области исследований для пространственно-детализированной модели

ГЛАВА 3 НАТУРНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

3.1 Фитобентос крупных портовых акваторий: деградация в условиях хозяйственной деятельности и климатических изменений

3.1.1 Новороссийская бухта

В последние годы, как и ранее, для различных участков побережья Черного моря отмечены негативные изменения в жизни водорослей: меняется видовой состав, исчезают и уменьшают свой ареал представители холодноводной группы, расширяют присутствие тропические и субтропические виды, появляются новые для экосистемы Черного моря вселенцы, уменьшается глубина распространения водорослей [63, 68, 77, 97–99, 104, 110, 225, 244–249, 270, 274–279, 281, 231, 286, 297, 322, 334, 360, 421, 504–505, 532–533]. Обычно эти изменения связывают с ростом эвтрофирования и загрязнением морской среды, прежде всего, нефтью. В тоже время вклад климатических изменений в указанные процессы недооценивается.

Для Черного моря к середине 1970-х гг. А.А. Калугиной-Гутник выявлено 289 видов [110]. Анализ современного обилия видов с применением метода К-доминант [253] показал (Рисунок 4), что для северо-западной части Черного моря модель обилия видов близка к логнормальному распределению (доминирование немногочисленных видов при небольшом присутствии других видов) [336]. Для остальных районов Черного моря модель обилия видов приближается к модели «разломанного стержня» Макартура (обилие большинства видов распределено равномерно, а доминанты не столь четко выражены). В настоящее время [336] список водорослей значительно увеличился по сравнению с серединой 1970-х гг. [110]. Максимальное видовое разнообразие, оцененное с использованием индекса Шеннона приходится на турецкое и крымское побережья (Рисунок 10) [336]. Кластерный анализ видового сходства водорослей Черного моря показал, что в настоящее время выделяется две группы водорослей – северного, наиболее опресненного, участка моря и остальной части моря, при этом макрофиты

турецкого побережья внутри своей группы образуют обособленный комплекс, наименее сходный с флорой других участков Черного моря [253].

По происхождению и отношению к температуре воды выделяют две больших группы водорослей: холодноводный (арктическо-бореальная, верхнебореальная, среднебореальная, нижнебореальная, широкобореальная фитогеографические группы) и тепловодный (бореально-тропическая, субтропическая и тропическая фитогеографические группы) комплексы. В 1960–1970-е гг. преобладал холодноводный комплекс водорослей с доминированием широко-бореальных видов [110]. Наши исследования показали, что в 2000–2010-е гг. наметилась четкая тенденция к увеличению доли тепловодного комплекса с преобладанием бореально-тропических и субтропических компонентов во флоре Черного моря [253]. В последнее время в российской части Черного моря увеличиваются находки новых видов водорослей – представителей тепловодной флоры [224–228, 261, 360]. Некоторые виды из рода *Sargassum*, выступающие конкурентами доминатам верхней сублиторали *Cystoseira barbata* и *Cystoseira crinita*, расширяют свой ареал в Черном море, в том числе единично фиксируются и в российском секторе [360]. Появление новых видов водорослей в Черном море может быть связано с повышением температуры воды, колебаниями солености, снижением прозрачности прибрежных вод.

Изменение температуры воды является наиболее значимым фактором для развития и распространения водорослей. В последние годы происходит значительное уменьшение глубины распространения прикрепленных водорослей в Черном море [36, 63, 261, 322, 360], в том числе и цистозировых, с которыми связаны основные эпифитные синузии. Отметим, что условия на глубинах от 15 до 50 м оптимальны для развития именно холодноводных водорослей. Указанные выше явления, по нашему мнению, приводят к уменьшению ареала и исчезновению, в первую очередь, нативных арктическо-бореальных представителей холодноводного комплекса водорослей Черного моря. По всей видимости, этим же объясняется существенное снижение видового разнообразия на северо-западном побережье Черного моря (одесский берег и Филлофорное

поле Зернова), где индекс разнообразия с 1970-х гг. по настоящее время уменьшился на 28,4% и 12,1% соответственно [253].

Антропогенная деятельность (добыча водорослей, строительство в береговой зоне, загрязнение) оказывает также значительное влияние на состав и глубинное распределение водорослей, особенно явно такое воздействие было отмечено для Филлофорного поля Зернова, где с 1950-х по 1980-е гг. был истреблен крупнейший в Черном море запас пластообразующих красных водорослей холодноводного комплекса. В то же время, балластные воды судов являются источником различных инвазий, в том числе и водорослей холодноводного комплекса. Пример – успешное вселение и акклиматизация в районе одесского побережья арктическо-бореальной бурой водоросли *Desmarestia viridis*, обнаруженной в 1990-х гг., которая с весны 2015 г. образует новое сообщество с «северным» вселенцем, представителем порядка Laminariales – *Halosiphon tomentosus* (= *Chorda tomentosa*) [232]. За 20 лет ареал *Desmarestia viridis* в Черном море незначительно увеличился за счет румынского сектора моря, но по-прежнему локализован в наиболее холодном участке Черного моря.

В настоящее время видовой список макроводорослей (исключая харовые водоросли) Черного моря насчитывает 362 вида [336, 340]. Наиболее изученный северо-восточный берег российского побережья, включая Новороссийскую и Геленджикскую бухты. Активные исследования северокавказского побережья проводились как в 1990-х гг., так и в последующие годы [9, 17, 19, 63, 261, 336, 357]. Н.А. Митясева с соавторами [238] для северо-кавказского мелководья Черного моря описывает 80 видов макроводорослей, из них 21 вид зеленых, 20 бурых и 39 — красных водорослей. В Новороссийской бухте указывается от 117 до 125 видов макроводорослей [359, 360], при этом отмечается, что разнообразие некоторых групп водорослей увеличилось по сравнению с 1980-ми гг. Флора макроводорослей северной части российского побережья – прибрежной зоны Таманского полуострова, Анапской банки, Керченского пролива, прилегающих лиманов были подробно изучены в 1960-х гг. [274–279].

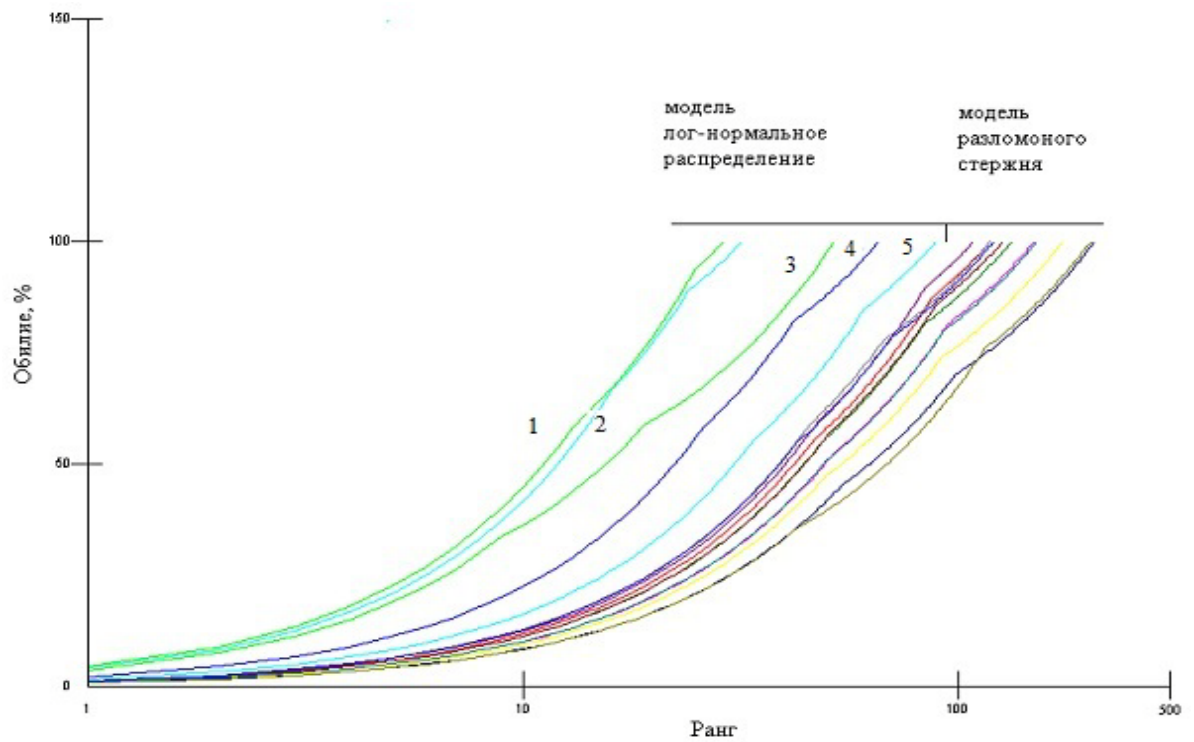


Рисунок 9 Модель обилия видов Макартура для различных районов
 1 – «Филлофорное поле Зернова», 2 – одесское побережье, 3 – Азовское море, 4 – Каспийское море, 5 – юго-восточная часть Черного моря

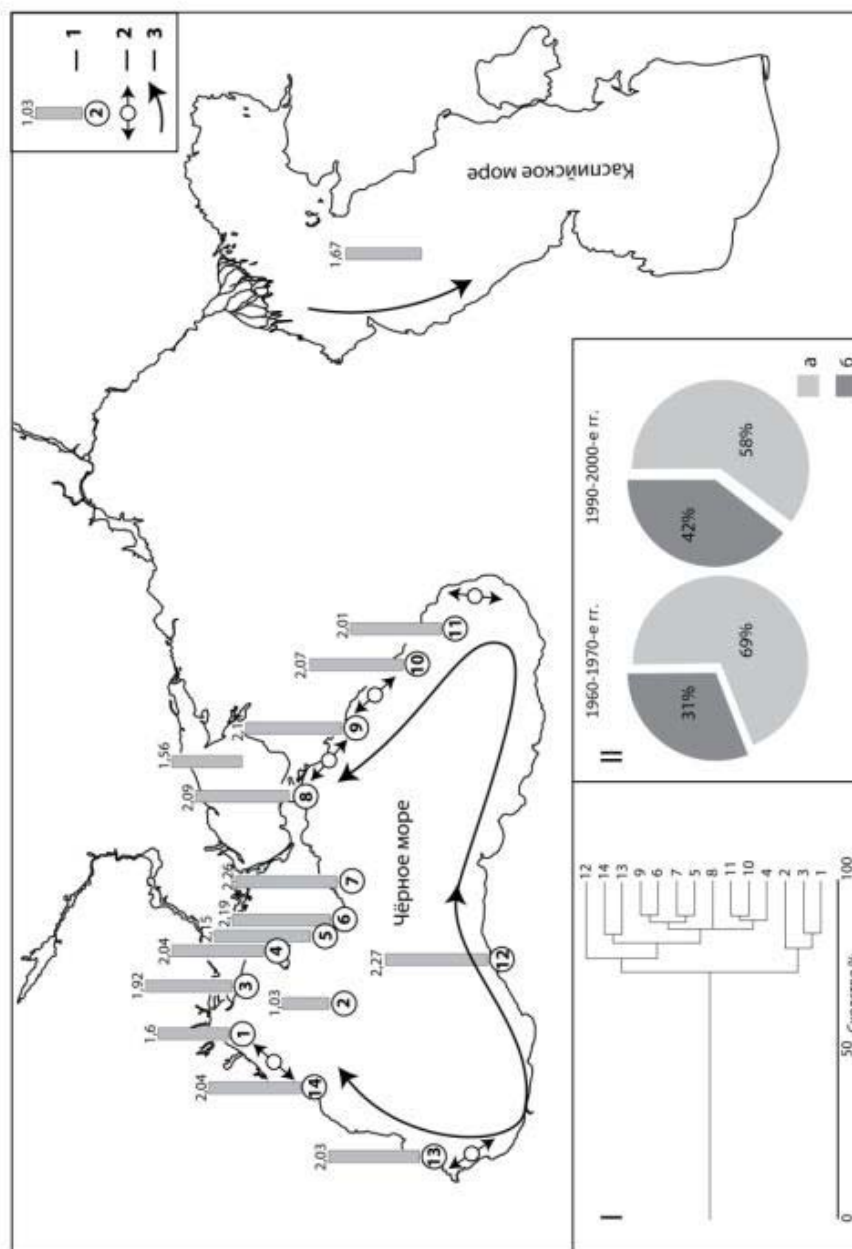


Рисунок 10 Распределение значений индекса Шеннона (а) и модель обилия видов (б) на акватории южных морей (1), вероятные пути инвазии водорослей с течениями (2) и из портовых акваторий (3)

Обозначения: 1 – одесский берег; 2 – Филлофорное поле Зернова; 3 – Егорлыцко-Тендровско-Джарылгачско-Перекопский район; 4 – Каркинитский залив; 5 – Тарханкутско-Севастопольский берег; 6 – Севастопольская бухта; 7 – южный берег Крыма; 8 – Прикерченский район; 9 – Новороссийская бухта; 10 – северо-восточный берег; 11 – юго-восточный берег; 12 – побережье Турции; 13 – побережье Болгарии; 14 – побережье Румынии. На врезке I – дендрограмма видового сходства водорослей из различных районов Черного моря. На врезке II – с отношение водорослей холодноводного (а) и тепловодного (б) комплексов Черного моря.

Таблица 4 – Водоросли (число видов), имеющие наибольший потенциал для проникновения из Средиземного в Черное море (по: [464])

Род	Черное море			Средиземное море
	До 1975 г.	После 1975 г.	2000-2010-е гг.	
<i>Cladophora</i>	10	9	19	27
<i>Cystoseira</i>	2	3	5	32
<i>Sargassum</i>	1	2	3	8
<i>Ceramium</i>	13	4	17	20
<i>Polysiphonia</i>	13	6	19	40
<i>Acrochaetium</i>	7	8	15	32
<i>Gelidium</i>	1	3	4	10

Современные исследования также частично или полностью охватывают этот район побережья [149, 176, 238, 261, 326, 329, 331]. В сравнении с данными 1970-х гг. количество новых видов макроводорослей в Черном море увеличилось на треть – 92 вида, в первую очередь за счет красных и зеленых водорослей тепловодного средиземноморского и тропического комплекса (*Ceramium*, *Polysiphonia*, *Laurencia*, *Ulva*, *Chaetomorpha*), а также бурых водорослей (*Sargassum*, *Cystoseira*). Для российской части Черного моря (за исключением п-ва Крым) выявлено от 125 до 228 вида макрофитов [9, 63, 336, 357, 358, 494, 495]. Для побережья Крыма и Украины в настоящее время указаны более 250 видов макроводорослей [224–230, 494, 495]. По современным данным в турецкой части Черного моря в настоящее время насчитывается более 300 видов макроводорослей, более половины из которых принадлежат к отделу Rhodophyta [428–432, 461–462]. Морская флора Болгарии в настоящее время насчитывает 165 видов макроводорослей, большинство из которых – это красные водоросли [496]. Около 150 видов указано для побережья Румынии, но во флоре макроводорослей начинают доминировать зеленые водоросли, что связано с опресняющим действием днепровских и дунайских вод [434]. Отметим, что сейчас происходит,

отмеченный ранее для фауны Черного моря, процесс медитерранизации, т.е. активного проникновения и закрепления видов из Средиземного моря [291]. Таксоны водорослей, имеющие наибольший потенциал для проникновения в Черное море, приведены в работе Н.А. Мильчаковой [494] (Таблица 4).

В значительной степени, это связано с тем, что в последнее время в Черном море увеличивается присутствие новых видов водорослей – представителей тепловодной флоры [230, 261, 360]. Отметим, что указанные изменения во флоре и эпифитном комплексе макроводорослей начали проявляться на отдельных участках Черного моря еще в 1980–1990-х гг. [84–86, 108–115].

Новороссийская бухта – крупнейшая бухта Черного моря, представляющая собой удлинённый залив, в кутовой части которого впадает река Цемес. Для Новороссийской бухты характерны относительно небольшие глубины (от 7 до 35 м), в то же время они позволяют осуществлять круглогодичное судоходство и работу морского порта. В Новороссийской бухте более 150 лет функционируют крупнейший в регионе морской торговый порт и свыше 50-ти лет нефтяной порт. Новороссийская бухта – это уникальный природный объект, для которого имеется документированные (но фрагментарные) наблюдения за фитобентосом за период более чем 100 лет. Новороссийский порт – крупнейший на Черном море транспортный узел, пропускная способность которого свыше 6 тыс. судов и 120 млн. т. грузов в год. Важнейшие составляющие грузооборота – нефть и нефтепродукты (80%), черные и цветные металлы, химические соединения и т.п. Дноуглубление, перемещения грунта, создание акваторий с ограниченным водообменом (для стоянки маломерных судов), принимают все большие масштабы, являясь частью генеральной схемы реконструкции Новороссийской бухты. Это приводит к повышению загрязнения прибрежных вод и негативному влиянию на биоценозы.

В ходе наших исследований для летнего периода 2011 г. выявлено 102 вида водорослей: зеленых – 26, красных – 53, бурых – 23. По числу видов преобладали представители родов *Ulva*, *Cladophora*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Ectocarpus*. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для относительно чистых,

удаленных от портовой акватории участков восточного и западного побережья. Индекс разнообразия Шеннона (H) для акватории порта составил 1,64, для западного берега 2,08, для восточного берега – 2,18. Отмечено преобладание поли- и мезосапробионтных видов тепловодного комплекса. Биомасса водорослей Новороссийской бухты изменялась в значительном диапазоне: 0,3 кг/м² в районе порта, 1,5–1,8 кг/м² в средней части бухты, 3,0–3,5 кг/м² – на выходе из бухты. Такие изменения количественных показателей водорослей возможно объяснить различием в солености (в кутовой части бухты соленость – 13,0–13,5‰, на остальной части бухты – 17,6–18,2‰), хроническом загрязнении нефтяными углеводородами на акватории порта (в воде – 0,4–0,8 мг/л, в донных осадках 0,88–0,94 мг/кг), большим содержанием взвеси в морской воде – 11,0–14,5 мг/л (фоновые значения в центре бухты 0,6 мг/л).

Для понимания современных изменений фитобентоса важно рассмотреть динамику пространственных изменений сообществ фитобентоса Новороссийской бухты за последние 150 лет.

В первых ботанических очерках [143, 408] приводятся данные о распределении растительности Новороссийской бухты в период, когда антропогенное воздействие практически отсутствовало (Рисунок 11): описывается богатая подводная растительность в акватории нового порта, и отмечается, что у западного берега обильно произрастает *Cystoseira barbata*, а у восточного – *C. crinita*. Различия в подводной растительности у восточного и западного берегов бухты объяснялось [143] действием пресных родников, в большом количестве впадающих в восточной части. Напротив заболоченного устья отмечались обширные подводные луга морской травы *Zostera* [143, 408]. Появление города и строительство порта в Новороссийской бухте в середине XIX века практически сразу же привело к появлению негативных явлений для прибрежных экосистем. Отмечено, что в районе городских пляжей на песчаных отмелях (у Суджукской косы) разнообразие водорослей и фитофильных животных снижалось [143], что связывалось с воздействием отдыхающих и повышенной мутностью морской воды из-за рыхлого грунта.

Первые масштабные исследования альгофлоры Новороссийской бухты проведены в 1920-х гг. [246]. В 1927–1930 гг. самым загрязненным участком бухты был порт, ограниченный западным и восточным молами, в бухте произрастали полисапробные виды красных и зеленых водорослей, редко встречались заросли *Cystoseira* и *Zostera*. Общее число видов – 37: из них зеленых – 18, бурых – 8, красных – 11. Средняя часть бухты была относительно чистой, в ней доминировали на твердых скальных грунтах *Cystoseira*, на рыхлых – *Zostera*, на ракушечниках *Gracilaria* (Рисунок 11). Среди красных и зеленых водорослей преобладали олиго- и мезосапробионты. Общее число видов в указанном районе – 82. В 1920-х гг. большую часть дна Новороссийской бухты на песчано-илистых грунтах занимал обширный устричник, один из крупнейших в Черном море и хороший индикатор чистоты вод [246].

В 1960-х гг. [68] было выявлено, что зона загрязнения сместилась в среднюю часть бухты и практически вся акватория была загрязненной (Рисунок 11), связано это было с модернизацией Новороссийского порта, включая строительство нефтяных терминалов у мыса Шесхариса, ввода в строй городского канализационного сброса на мысе Мысхако. При этом произошло существенное обеднение видового состава водорослей, снижение продукционных характеристик, исчезновение доминирующих видов на глубинах от 1 до 20 м (включая обширные поля *Cystoseira*, *Phyllophora* и *Gracilaria*), чистый участок был вытеснен за пределы бухты, а наиболее загрязненный занял до половины площади акватории бухты, при этом восточное побережье бухты было значительно чище, чем западное (Рисунок 15). В этот период полностью исчез устричник Новороссийской бухты, его место заняли значительные по площади илы с признаками сероводородного заражения.

В работах В.В. Громова [60, 61, 68] отмечено существенное сокращение площадей и биомассы зарослей *Cystoseira*, что связывалось с усилением загрязнения морской среды, в первую очередь нефтью. Если в 1959–1960 гг. средняя биомасса *Cystoseira* в бухте составляла $5,1 \text{ кг/м}^2$, то в 1969 г. она снизилась до $1,3 \text{ кг/м}^2$. В то же время участок бухты в районе Суджукской косы в

1960–1965 гг. (Рисунок 11) был еще относительно чистым, на нем встречались водоросли олигосапробного комплекса [68].

По данным [19] в конце 2000-х гг. в районе коллектора (старого и нового) выпуска нефтесодержащих вод в нефтепорту количественно преобладали красные и зеленые водоросли с большими значениями биомассы, бурые водоросли, включая *Cystoseira* утратили свое значение как эдификатор растительных сообществ. Н.А. Березенко [19] подчеркивается, что в районе коллекторов выпуска нефтесодержащих сточных вод таксономическая структура макрофитобентоса упрощена, хотя на отдельных участках в нефтепорту «Шесхарис» выявлены признаки восстановительной сукцессии. Н.А. Березенко [18] отмечается, что фитобентос порта в настоящее время представлен исключительно перифитоном на гидротехнических сооружениях, нижняя граница сообществ обрастаний находится на глубине 1,5–2,0 м из-за низкой (до 1,2 м) прозрачности воды и илистых грунтов с сероводородом.

Для периода с 1999 по 2011 гг. для Новороссийской бухты в работах В.Ф. Теюбовой [358–360] отмечено 125 видов водорослей: зелёных – 32, красных – 65, бурых – 27 и 1 вид высших цветковых растений, впервые для бухты описано 18 видов, отметим, что полный список видов указанным автором не опубликован.

По нашим данным [336], разнообразие бурых водорослей сократилось более чем 1,3 раза, а количество зелёных и красных осталось сопоставимым с периодом 1970-х гг. По нашим наблюдениям [343] наибольшие изменения в количественных и структурных показателях сообществ *Cystoseira* Новороссийской бухты отмечены для периода с 2000 по 2005 гг.: разнообразие и общая биомасса сократились в 1,3–1,4 раза, при этом в открытой прибрежной зоне изменчивость этих показателей оказалась не столь значительной.

Наши исследования в 1995–1999 гг. проводились в период спада производственной деятельности в акватории порта и до масштабной реконструкции портовых сооружений в Новороссийской бухте и строительства нефтяного порта в пос. Южная Озереевка. Было выявлено, что в районе нефтепорта Шесхарис от уреза воды и до глубины 1,0–1,5 м подводная

растительность отсутствует, а биомасса бурых водорослей *Cystoseira* снизилась более чем в 10 раз в сравнении с 1960-ми гг. Последующие исследования в 2007–2012 гг. не выявили признаков улучшения состояния популяций *Cystoseira* (Рисунок 12). Трансформация в структуре фитобентоса Новороссийской бухты произошла с середины 2000-х гг., и имеет черты депрессивной сукцессии. Видовое разнообразие фитобентоса Новороссийской бухты к концу 2000-х гг. уменьшилось в 1,5 раза в сравнении с 1970-ми гг. [336, 340], в основном за счет холодноводной группы водорослей. В настоящее время преобладают поли- и мезосапробионтные виды тепловодного комплекса. В 3 раза по сравнению с 1960-ми гг. сократились площади *Cystoseira* – основного эдификатора и средообразующего вида зарослей средиземноморского типа. В настоящее время на большей части прибрежной зоны Новороссийской бухты сообщества формируются короткоциклическими сезонными видами.

Такие изменения обусловлены несколькими причинами. Основная причина связана с изъятием грунтов и строительством портовой инфраструктуры: фактически береговая линия на десятки километров оказалась забетонирована, что и привело к исчезновению типичных субстратов для развития бурых водорослей. Второй фактор – это рост загрязнения вод Новороссийской бухты: до 1950-х гг. загрязнение было обусловлено действием сточных вод, с 1960-х гг. стало преобладать нефтяное загрязнение. С хозяйственной деятельностью связано увеличение мутности морской воды (строительство в береговой зоне, изменение маршрутов перемещения наносов). В последние годы (с начала 2000-х гг.) изменение прозрачности в Черном море [145] связывают с катастрофическим развитием кокколитофорид [222], которое, в свою очередь, обусловлено потеплением морских вод в указанный период [475].

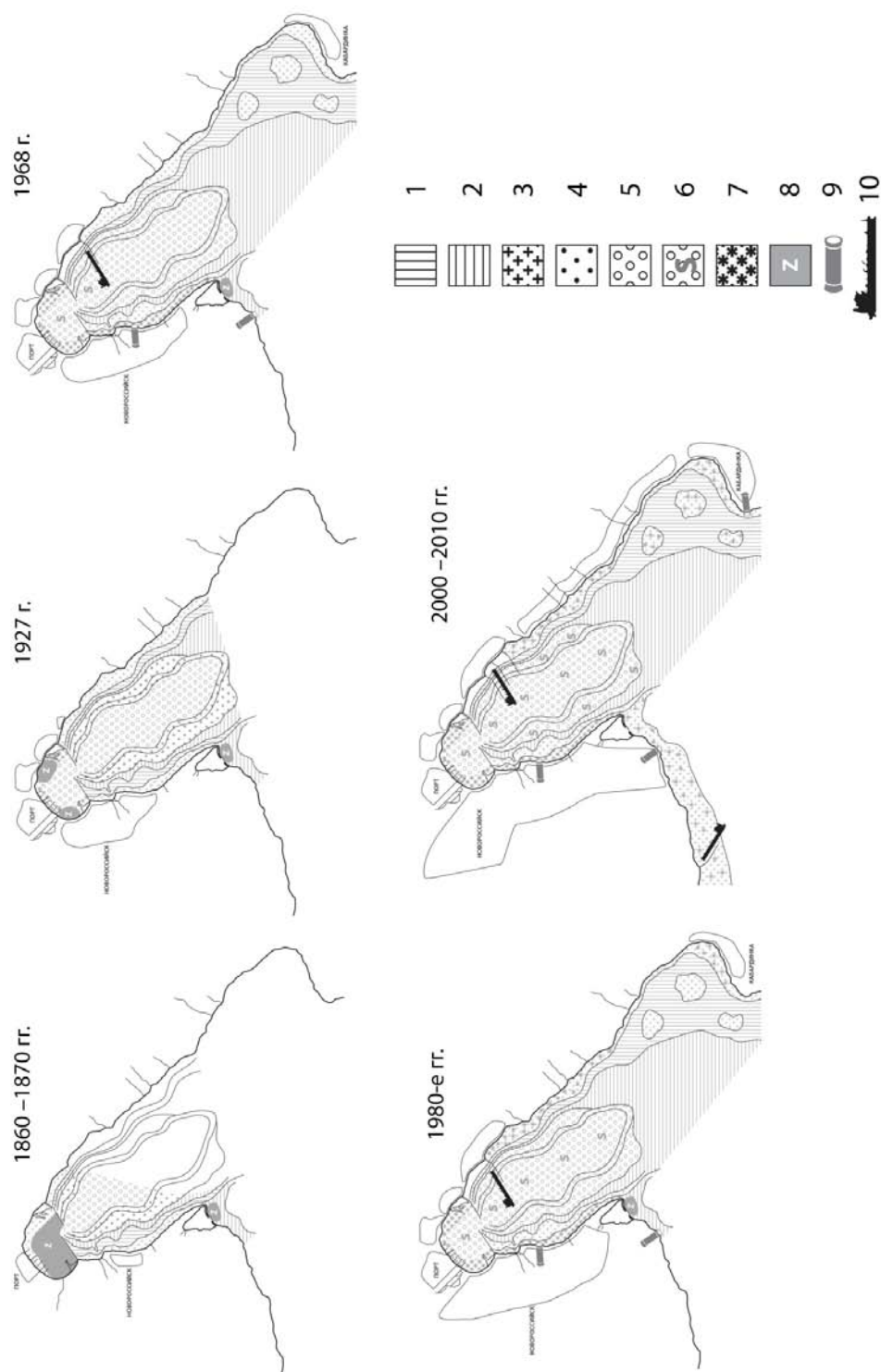


Рисунок 11 Многолетняя пространственная динамика фитобентоса
Новороссийской бухты

(1 - сообщества *Phyllophora* и *Gracilaria* на ракушечнике, 2 – сообществом *Phyllophora* на песчано-илистые грунтах, 3 – сообщества *Cystoseira* на твердых грунтах, 4 – песчано-илистые грунты с моллюсками фильтраторами, 5 – илистые осадки с моллюсками фильтраторами, 6 – илистые осадки, содержащие сероводород, 7 – сообщества водорослей-сапробионтов (*Ulva*, *Ceramium*, *Callitamnion*), 8 – сообщества *Zostera*, 9 – выходы канализационных коллекторов, 10 – нефтепорт)

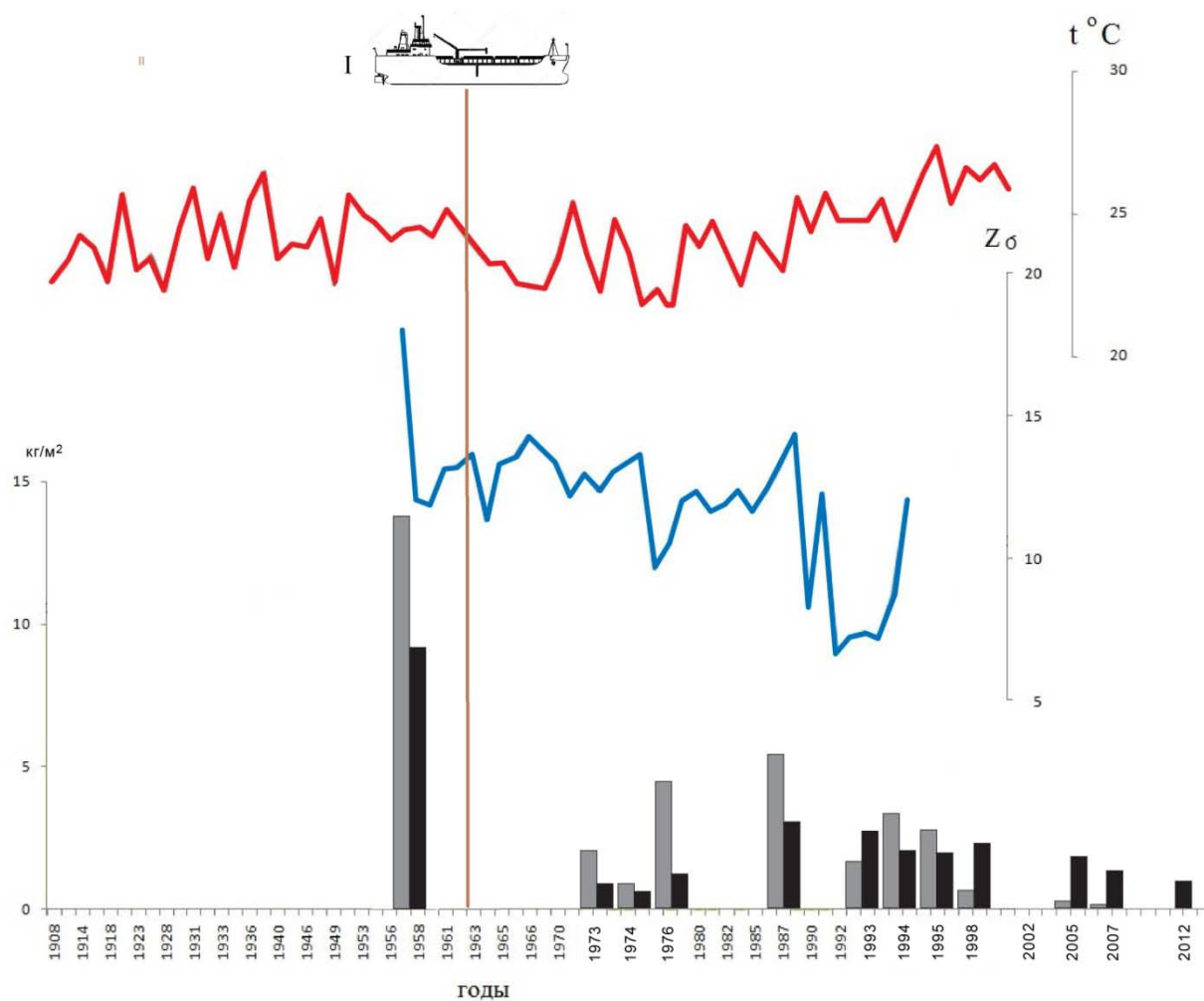


Рисунок 12 Динамика биомассы *Cystoseira* у мыса Шесхарис на глубинах 1 м (1) и 3 м (2), температура поверхностного слоя Черного моря (август) (по: [475]); прозрачность морской воды в глубоководной части Черного моря (по: [145]), I – начало работы нефтепорта «Шесхарис»

На фоне потепления поверхностного слоя вод Черного моря и негативного действия этого фактора на сообщества *Cystoseira*, неразумная хозяйственная деятельность приведет к полному исчезновению многолетних черноморских сообществ водорослей в Новороссийской бухте.

3.1.2 Кольский залив

В российской части Баренцева моря наиболее изученным во флористическом отношении районом является прибрежная зона Восточного Мурмана [30–35, 45, 93–94, 135–136, 144, 162, 170, 284, 384–385, 473], менее – архипелаги Новая Земля [325], Земля Франца-Иосифа [32–35, 536], Шпицберген [46, 152, 153, 537]. Вместе с флористическими работами исследовали отдельные виды водорослей [30, 32, 95, 96, 280]. Были получены сведения о сезонных циклах развития доминирующих видов бурых водорослей - ламинарий и фукусов [25, 26, 369, 370, 373, 374, 410]. Наиболее разнообразным по видовому составу является Мурманское побережье. Ревизия флоры мурманского побережья Баренцева моря к середине XX века выявила 194 вида макрофитов, из них 39 зеленых, 80 бурых и 75 видов красных водорослей [95, 96], к концу XX века насчитывалось 177 видов водорослей, включая 66 видов бурых водорослей, 61 – красных, 50 зеленых, при этом видовое разнообразие водорослей южных районов моря в 2.6 раза больше, чем северных участков [144]. По последним данным, в Баренцевом море встречается 178 видов: 70 видов бурых водорослей, 74 – красных, и 34 – зеленых, при этом наиболее существенное увеличение числа видов произошло среди красных водорослей, что, вероятно, является реакцией на потепление в Западной Арктике в начале XXI века [162, 117]. К середине 2010-х гг. флора водорослей макрофитов Кольского залива Баренцева моря представлена 94 видами, в том числе 18 таксонов зеленых, 33 – красных и 43 – бурых; в южной части залива разнообразие макроводорослей минимальное, особенно среди красных водорослей [161]. При движении от Мурманского побережья на север и северо-восток Баренцева моря и на юг к Белому морю заметно обеднение видового состава, прежде всего за счет исчезновения бореальных форм, а также «ухода» литоральных форм в сублиторальную зону. Флора водорослей архипелага Шпицберген насчитывает 142 вида, включая 37 зеленых, 53 бурых и 51 вид красных водорослей. Из флоры

водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа известны 63 вида, из них 18 зеленых, 25 бурых и 30 видов красных водорослей [158, 536].

Наиболее изучены в российской части вод Баренцева моря распределение и биомасса промысловых видов – фукусовых и ламинарий [74, 75, 371, 374, 424], сведений о количественном разнообразии макрофитобентоса арктических архипелагов Баренцева моря до сих пор малочисленны [424], несмотря на значительный задел в исследованиях в 1930–1980-х гг. [25, 26, 45, 46, 144, 147, 153, 157, 168]. Промысловые запасы ламинариевых водорослей Баренцева моря в 1990-х гг. оценивались в 415 тыс. т, запасы фукусовых – 100–180 тыс. т [285, 325]. В конце 2000-х гг. оцененные запасы бурых водорослей снизились и составили в 2013 г. 191.4 тыс. т [http://ecogsdoklad.ru/2013/wwwBio1_4_5.aspx]. Однако снижение запасов связано не с природными факторами, а с отсутствием добычи водорослей, которая практически не ведется из-за отсутствия доступной инфраструктуры, и малой рентабельности бизнеса (например, в 2013 г. промысловый запас по ламинарии и фукусу в Мурманской области был полностью не освоен). В последние годы специалистами ММБИ КНЦ РАН проведена оценка состояния запасов фукусовых водорослей [168] и показано, что динамика изменений запасов фукусов имеет широкий диапазон колебаний в пространстве и времени и выраженный тренд в сторону их увеличения.

Кольский залив наиболее освоенная акватория моря, по ее берегам находится множество хозяйственных объектов, предприятий, база Северного флота и крупнейший город русского Севера – Мурманск. Основная часть объектов, как и город, находятся в южном колене залива, сюда же несет свои воды река Кола (с 1990-х гг. поверхностные воды обозначаются как умеренно загрязненные). Нефтяное загрязнение – главный вид загрязнения в Кольском заливе, который негативно действует на фитобентос уже многие годы.

Детальные описания отдельных участков литорали Кольского залива были проведены в 1900–1910-х гг. [93, 94] до появления г. Мурманска (основан в 1916 г.) и 1920–1930-е гг. [74, 75] до активного хозяйственного освоения акватории и прибрежной зоны залива и создания базы Северного флота. Наличие военных баз,

режимные объекты сделали невозможным проведение детальных исследований вплоть до конца 1990-х гг. Детальное исследование фукусовых водорослей Кольского залива проведено в 1999 г. [89]. Показано, что среди фукоидов литорали Кольского залива доминировали мелкоразмерные группы, имеющие большую площадь их поглощающей поверхности, в сравнении с водорослями чистых битопов. Такой отклик фитобентоса исследователи [89] объясняли характерной адаптацией на эвтрофирование литоральной экосистемы, вызываемый избыточными концентрациями органического и минерального азота в морской воде. В 2006 г. альгологами ММБИ [174] проведены сравнительные исследования на участке залива в районе впадения реки Лавны, где в 1927–1928 гг. работала группа гидробиологов [74, 75]. Выявлено, что ранее указанные обширные заросли ламинариевых и фукусовых водорослей практически отсутствуют, покрывая не более 20–30% поверхности дна. Основные ассоциации на различных горизонтах литорали представлены *Fucus* и *Ulva*, при этом популяции фукусовых водорослей представлены младшей возрастной когортой. *S. latissima* в сублиторали обнаружена единично. Указывается [174], что такие изменения могли быть вызваны ростом эвтрофирования и распреснения морских вод в месте впадения реки.

Наши исследования, в составе лаборатории альгологии ММБИ [51, 174] показали, что для фитобентоса характерны существенные трансформации с начала 2000-х гг. Особенно негативные изменения отмечены для южного колена залива в районе Мурманского порта.

В работе [174] проведено сравнение качественного и количественного разнообразия литоральных сообществ водорослей из чистых мест и мест, подвергнутых антропогенному загрязнению. Пробы были собраны нескольких точках Кольского залива, на разном удалении от открытого моря и по градиенту химического загрязнения (Рисунок 17): 1) в кутовой части залива, (наибольший уровень загрязнения) 2) в районе пос. Абрам-мыс и 3) пос. Белокаменка (средний уровень), 4) на выходе из Кольского залива около г. Полярный – Пала-губа (наименьший уровень загрязнения) [82, 83]. Для сравнительного анализа

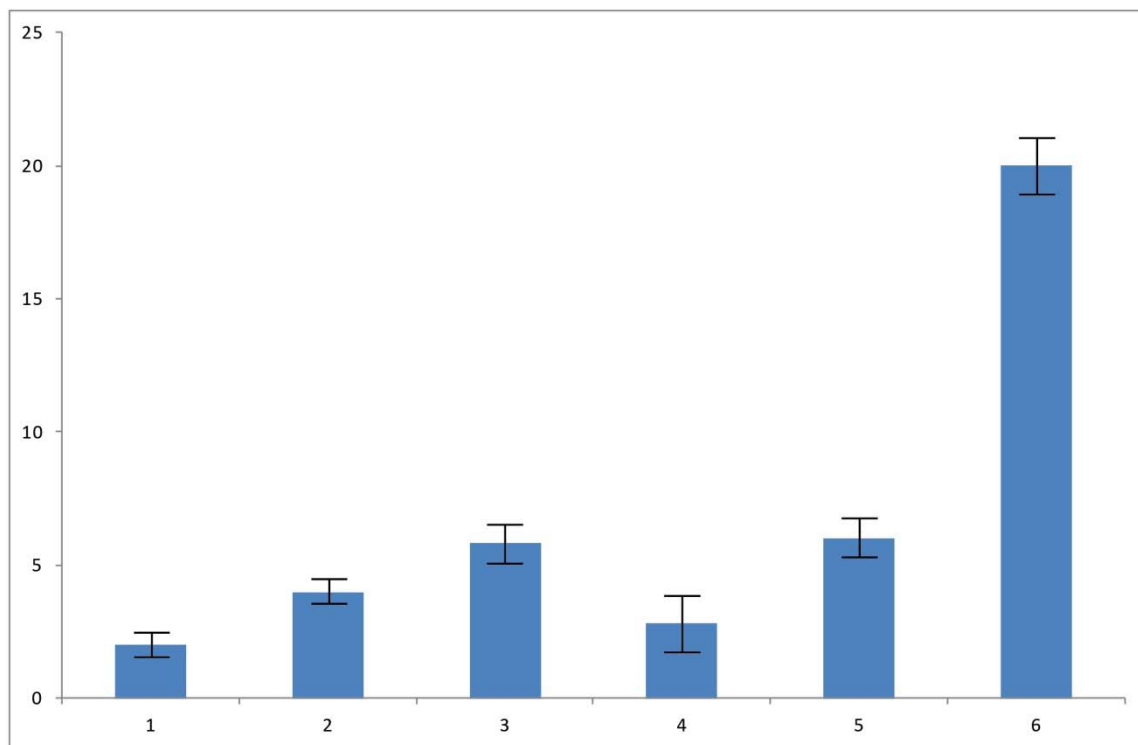
полученных результатов были отобраны в губе Зеленецкой (Восточный Мурман, Баренцево море) в сравнительно чистых районах и слабо затронутых хозяйственной деятельностью человека.

Прослеживается обеднение видового состава сообществ, образуемых фукусовыми, от открытой части к кутовой, в том числе и на примере доминирующих видов. Характерно отсутствие эпифитов на фукусах в центральной и закрытой частях залива. Сообщества фукусовых в Кольском заливе отличаются более низкими показателями разнообразия по сравнению с таковыми в других, не столь загрязненных губах Мурманского побережья [51].

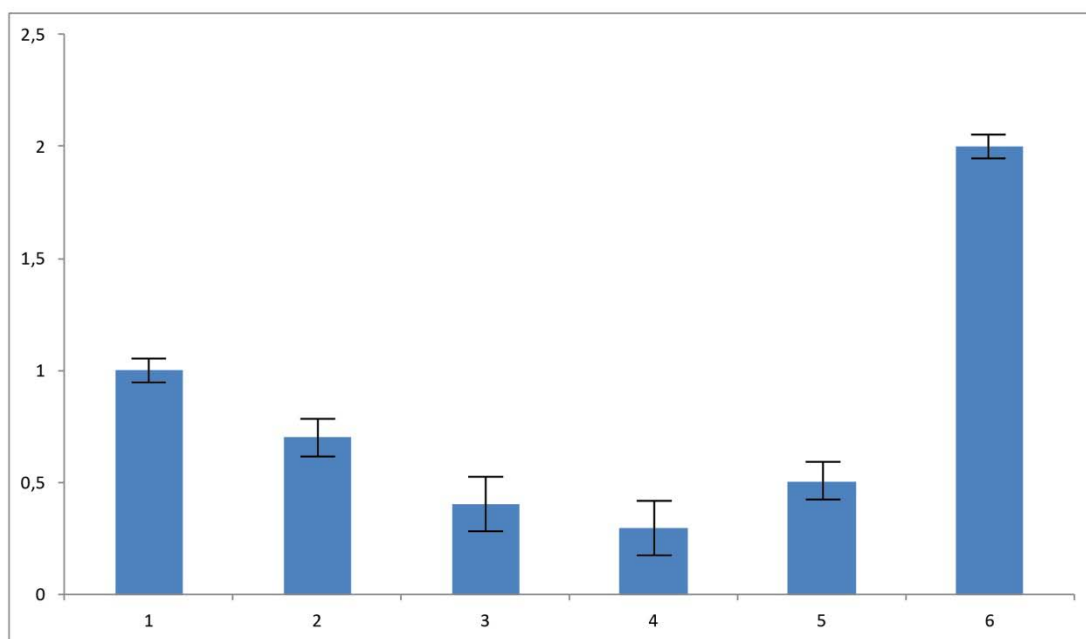
Заросли фукусовых встречаются вдоль всей литоральной зоны, где есть твердый субстрат и отсутствуют береговые портовые сооружения. Заросли разреженные, с проективным покрытием не более 30–50%, плотных поселений не встречается, что обусловлено, прежде всего, естественными причинами – распределением твердого субстрата.

Общая биомасса и численность водорослей в сообществах фукусовых в исследованных местах Кольского залива весьма варьирует (Рисунок 13). Масса водорослей в выборках или низкая (район моста г. Мурманск, кутовая часть залива) или может быть достаточно высокой (район пос. Абрам-мыс, пос. Белокаменка, центральная часть залива), приближаясь по значениям к таковым, в незагрязненных местах Баренцева моря (губа Зеленецкая). При этом высокая биомасса наблюдается при общей низкой численности растений или наоборот: низкая биомасса – при высокой численности растений.

Суммарная площадь поверхности водорослей в поселениях фукусовых варьирует 2,8 до 37,6 м² на площади 1 м² литорали. По величине этого параметра можно говорить о зарослях водорослей как о подводных лесах. Этот показатель выше в 3 раза у макрофитов за пределами залива по сравнению с таковыми из кутовой части Кольского залива.



а



б

Рисунок 13 Биомасса, кг/м² (а) и численность, экз. *10³ (б) фукусовых водорослей в различных районах Кольского залива (1 –Мурманск (порт), 2 – Мурманск (мост), 3 – пос. Абрам-мыс, 4 – Пала-губа, 5 – пос. Белокаменка) и за его пределами (6 – губа Зеленецкая) (по данным: [174])

При высоких значениях индивидуальной площади поверхности в этих районах в поселениях фукусовых в Кольском заливе ниже плотность сообществ, чем в естественных ненарушенных условиях. Кроме того, нужно подчеркнуть, что в Кольском заливе в сообществах фукусовых практически отсутствуют эпифиты (или их очень мало), поэтому полученные значения для поселений фукусовых в Кольском заливе отражают суммарную площадь поверхности сообщества фукусовых водорослей в целом. Видовое разнообразие сообществ фукусовых значительно выше в губах открытого Мурманского побережья, к которым относится и губа Зеленецкая, поэтому можно ожидать, что суммарная площадь поверхности водоросли в сообществах в ненарушенных местах обитания будет на порядок выше, чем в сильно загрязненном Кольском заливе.

Изменение популяционных характеристик проанализировано на примере поселений *Fucus vesiculosus* - фукуса пузырчатого - доминирующего, наиболее широко распространенного вида на литорали Кольского залива. Это наиболее пластичный вид из фукоидов по отношению к условиям среды, способный к выживанию в различных местообитаниях при большой вариации факторов среды (соленость, прибойность и т.д.).

Возрастная структура. Длинный возрастной ряд характерен для всех исследованных поселений *Fucus vesiculosus*. Различий в общей продолжительности жизни между макрофитами из разных мест обитания не обнаружено. Так, например, до 10 лет встречены водоросли в губе Зеленецкой и до 8 лет в районе пос. Белокаменка. Таким образом, взрослых экземпляров в поселениях фукусовых в Кольском заливе может быть немного, но они могут достигать значительного возраста, приближаясь к максимальным значениям по длительности жизни, известным для данного вида.

Для поселений фукусов характерно большое число молодых экземпляров; зрелых, способных к размножению экземпляров; присутствие макрофитов всех возрастных групп. Основное различие между поселениями в относительном количестве молодежи. Так, в поселениях в районе пос. Абрам-мыса и пос. Белокаменки ювенильных водорослей относительно немного по сравнению с

другими поселениями (200-300 экз.). В то же время в районе моста г. Мурманск, водорослей, возрастом до 1 года, оказалось очень много (750-800 экз.), т.е. условия предыдущего года оказались благоприятными для выживания проростков в этом месте (и неблагоприятными в районе пос. Абрам-мыса на противоположном берегу). Эти данные свидетельствует о нестабильности заселения в связи с неблагоприятными условиями для выживания макрофитов на ранних стадиях. В то же время для Абрам-мыса характерно явление «краевого эффекта», когда при умеренном загрязнении видовое и популяционное разнообразие водорослевых сообществ будет выше, чем в чистых или грязных местообитаниях [161]. Аналогичные эффекты отмечены для морских акватории различных климатических зон: от северных и умеренных до тропических морей [26, 37, 38, 60, 110, 116, 490].

Результаты исследований свидетельствует, что фукусовые водоросли обладают большими адаптивными возможностями на уровне популяций к изменению факторов среды.

В работе [159] проведено сравнение современных данных (начало 2010-х гг.) с материалами Е.С. Зиновой [93] и показано, что за 100 лет произошло уменьшение видового разнообразия и глубины произрастания многих групп водорослей, значительно снизилась доля ламинариевых (вплоть до полного исчезновения) в сублиторали южного колена Кольского залива, в тоже время выявлена ранее не описанная сублиторальная ассоциация *Phyllophora truncata* + *Odothalia dentate*, что, по мнению С.В. и С.С. Малавенда [159] является примером восстановительной сукцессии.

Несмотря на многолетнее воздействие хозяйственной деятельности (более 100 лет), основа подводных сообществ (фукусовые и ламинариевые водоросли) на большей части Кольского залива сохранена, что свидетельствует о высоком адаптационном потенциале бурых водорослей. Такая устойчивость фитосообществ может объясняться, в том числе, постоянным привносом спор водорослей с морским течением вдоль западного берега со стороны северного колена Кольского залива. Стоит отметить, что реконструкция и значительное

расширение Мурманского морского порта (в том числе строительство портовых мощностей на западном берегу Кольского залива) могут нивелировать положительные эффекты тех восстановительных процессов, которые происходят с макрофитобентосом Кольского залива [159], и «перекрыть» вектор доставки спорового материала из северо-западной части залива. Доминирующие фитосообщества (фукусовые и ламинариевые водоросли) баренцевоморской литорали могут полностью исчезнуть в южной части Кольского залива.

3.2 Влияние разлива мазута на макрофиты и прибрежно-водные растения в Керченском проливе (ноябрь 2007 г.)

Керченский пролив соединяет Азовское и Черное моря. Для пролива характерно наличие поверхностного течения с распресненными и мутными водами из Азовского моря и компенсаторное придонное течение с более солеными и плотными черноморскими водами. Поступление поллютантов, в том числе нефтепродуктов, в проливе определяется их переносом из Азовского моря и локальными источниками загрязнения в портовых акваториях (порт Керчь, порт Кавказ). Режим уровня вод в Керченском проливе определяется колебаниями уровня Черного и Азовского морей и ветровой ситуацией, существенное влияние на этот процесс оказывают конфигурации берегов и рельефа дна. Керченский пролив является важной транспортной артерией. Для Керченского пролива характерен напряженный трафик морских судов: балкеров и танкеров.

В ноябре 2007 г. произошла крупнейшая в новейшей российской истории катастрофа, связанная с крушением танкера и попаданием нефтепродуктов в морскую воду. Ураганный ветер и 9-ти балльный шторм в ночь с 11 на 12 ноября 2007 г. привели к гибели нескольких морских судов, стоявших на якорной стоянке в районе Керченского пролива и не ушедших в порты-укрытия. В морскую воду попало свыше 2000 т мазута и 1000 т серы.

Научная группа ЮНЦ РАН, в составе которой находился автор исследования, начало работу в российской части пролива на следующий день после катастрофы [219]. Только в ноябре-декабре 2007 гг. было выполнено более 100 комплексных станций, собран большой объем материала по гидрометеорологии, гидрохимии (включая определения нефтепродуктов и тяжелых металлов в морской воде), гидробиологии (планктон, бентос), проведены орнитологические наблюдения. В ходе работ были выявлены участки акватории и береговой зоны наиболее пострадавшие от катастрофы, определен предварительный ущерб для экосистемы. Проведение мониторинга в течение года после катастрофы позволило более точно определить негативные последствия экосистемы Керченского пролива. Отметим, что автору с коллегой О.А. Лисовской [149] удалось провести исследования макрофитобентоса в указанном районе в июле 2007 г. за несколько месяцев до катастрофы. Поэтому мы обладали наиболее полной информацией по состоянию макрофитобентоса в районе Керченского пролива к началу катастрофы.

В исследованном районе в июле 2007 г. найдено 62 вида макроводорослей из трех отделов: Chlorophyta – 24 вида (38,7% от общего числа встреченных видов), Phaeophyta – 6 видов (9,7%), Rhodophyta – 32 вида (51,6%) [149]. Наибольшее видовое разнообразие отмечено у *Ulva*, *Cladophora*, *Ceramium* и *Polysiphonia*. Преобладают однолетние виды (62,9% от общего числа видов макрофитов), 25,8% – многолетние водоросли, 8,1% – сезонные летние, 3,2% – сезонные зимние. Два вида – *Ulva maeotica* и *Laurencia coronopus* относятся к черноморским эндемикам. Максимальное разнообразие макроводорослей отмечено на твердых искусственных (коса Чушка, коса Тузла) и естественных (мыс Ахиллеон, мыс Тузла) грунтах, на открытых, выдающихся в море участках побережья с высокой прозрачностью воды и интенсивной гидродинамикой.

После катастрофы в ноябре 2007 г. концентрации углеводородов нефти на акватории Керченского пролива изменялись от 0,03 до 0,94 мг/л. Картина распределения нефтепродуктов в морской воде однозначно позволяет соотнести повышенные уровни содержания углеводородов нефти с разливами мазута. На

некоторых станциях показано увеличение содержания нефтепродуктов в придонном слое, что связано с оседанием нефтепродуктов на дно. В дальнейшем, возможно замывание и захоронение slickов мазута в толще осадков, с последующим переотложением и вторичным поступлением в водную толщу. Наименее загрязненные нефтепродуктами участки побережья приурочены к кутовой части Таманского и Динского заливов, морской акватории возле пос. Тамань. Отметим, что по имеющимся данным [219], в период 1999–2005 гг. среднее содержание нефтепродуктов в Керченском проливе равнялось 0,05 мг/л, а в донных отложениях – 30–80 мг/кг. Таким образом, с одной стороны, исследованный район уже был хронически загрязнен, а с другой, выявленные уровни содержания нефтепродуктов в морской воде превышают фоновые уровни в несколько раз, что непосредственно связано с разливом мазута.

В результате катастрофы более 2 тыс. т нефтепродуктов попало на акваторию и береговую зону, при этом часть мазута осело на дно. По наблюдениям испачканными в мазуте оказались морские травы – *Zostera marina*, *Z. noltei*; водоросли – зеленые (*Ulva*, *Chaetomorpha*), красные (*Gracilaria*, *Ceramium*, *Polysiphonia*), бурые (*Cystoseira*, *Ectocarpus*); прибрежно-водная растительность – *Phragmites australis* (Рисунки 14–15). Водная и прибрежно-водная растительность, представленная однолетними и сезонными видами, к моменту катастрофы завершили вегетацию. Выброс водной растительности на берег обусловлен естественными процессами (зимние шторма), которые не связаны напрямую с катастрофой. Штормовые выбросы макрофитов – типичная картина для Керченского пролива в осенне-зимний период. Необходимо отметить, что с каждым последующим штормом количество замазученных макрофитов сокращалась. Основной «удар» катастрофы пришелся на птиц, потери которых составили до 30 тыс. особей [219–221].

Часть вегетирующих макрофитов, произрастающих на волноломах и каменной отсыпке на косах (перифитон), была покрыта или находилась под пленкой нефтепродуктов, но это очень незначительная часть (менее 1%) от общего запаса растительности (более 100 тыс. т). Наиболее опасен контакт с

осевшими на дно нефтепродуктами, в случае их всплытия в весенний период, т.к. именно в этот период начинается активный рост и размножение массовых видов макрофитобентоса. В ходе наших исследований начиная с весны 2008 по осень 2011 гг. негативного эффекта на макрофитобентос не обнаружено. Одна из причин – отсутствие вторичного загрязнения нефтепродуктами. Фактически после того, как носовую часть танкера убрали из акватории пролива (июнь 2008 г.), поступление нефтепродуктов в морскую воду прекратилось, а мазут, осевший на дно, оказался «захороненным» под песчаными наносами. Т.о. последующего воздействия нефтетоксикантов на макрофиты не отмечено. Наши выводы, подтверждены данными исследований, полученных группой ученых из Института океанологии РАН и Всемирного фонда дикой природы в весенне-летний период 2008 г. [511], которые не обнаружили значимых негативных эффектов для макрофитобентоса, в том числе и в уровне накопления углеводородов в растительных остатках, поднятых со дна. Отметим, что негативные прогнозы исследователей на 2008 г. и последующие годы [511] не оправдались в полной мере: всплытия остатков мазута весной и летом не отмечено (соответственно отсутствовало токсическое воздействие на макрофиты), массовой гибели *Zostera marina* в Таманском заливе не наблюдалось. Последующее определение содержания углеводородов нефти в морских макрофитах не проводилось, однако, известно, что макрофиты могут накапливать аллохтонные углеводороды в акваториях с хроническим загрязнением (порты) или после крупных катастроф [235, 237, 438]. Исследования, проведенные сразу после аварии танкера *Nassia* в проливе Босфор в марте 1994 г., выявили высокие уровни содержания углеводородов нефти в *Ulva lactuca*. В дальнейшем было показано, что макроводоросли (*Ulva lactuca*, *Ulva linza*, *Cystoseira barbata*, *Ceramium virgatum* *Pterocladia capillacea*) имели повышенное содержание углеводородов нефти в талломах, но исследователи увязали это с хроническим загрязнением акватории пролива, а не последствиями конкретной катастрофы [438]. При этом отметили, что наибольшие концентрации углеводородов нефти характерны для макрофитов

с высокой удельной поверхностью таллома (*Ceramium*, *Pterocladia*) северной «причерноморской» части пролива [438].

Выводы по итогам анализа последствий катастрофы в Керченском проливе в ноябре 2007 г.:

1. Потери водной растительности составили не более 5% от биомассы растений попавших в зону поражения.

2. Проникновение мазута вглубь тростниковых зарослей составило не более 6 м, подавления роста тростника не обнаружено, что позволяет рассматривать заросли данного вида как естественные боновые заграждения, препятствующие распространению мазута вдоль береговой линии.

3. При ликвидации последствий уничтожено до 100 га тростниковых зарослей - менее 1% попавших в зону поражения.

4. Гибель водорослей-обрастателей на волноломах составила 30% при прямом контакте с мазутом, и 90–100% - после ликвидационных мероприятий (коса Чушка, дамба Тузла).

5. Выбросы макрофитов являются естественными ловушками и сорбентом для нефтепродуктов.

Итак, ретроспективный анализ современного состояния сообществ макрофитов в акваториях, наиболее эксплуатируемых человеком, показал, что в последние годы в них наблюдаются значительные, зачастую негативные, изменения. Обычно их связывают с ростом эвтрофирования и загрязнением морской среды, прежде всего, нефтью. Однако очевидно, что разные виды водорослей по-разному реагируют на него, что, в конечном итоге, отражается на современном состоянии как отдельных видов водорослей, так и самих сообществ макрофитов в целом. Мы поставили перед собой задачу выяснить процессы, лежащие в основе реакции разных видов макрофитов на нефтяное загрязнение, что, в конечном итоге, может лечь в основу прогнозирования возможного развития ситуации в случае непредвиденных катастроф, связанных с нефтедобычей и транспортировкой нефти и нефтепродуктов. Результаты этих исследований изложены в следующей главе.



Рисунок 14 Заросли тростника в мазуте (фото О.В. Степаньяна, ноябрь 2007 г.)



Рисунок 15 Волноломы оказались наиболее трудны для очистки от нефтепродуктов
(фото О.В. Степаньяна, ноябрь 2007 г.)

ГЛАВА 4 ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ВЛИЯНИЮ НЕФТИ НА МАКРОВОДОРОСЛИ БАРЕНЦЕВА И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

4.1 Влияние нефти на ранние стадии развития водорослей Баренцева моря

Загрязнение прибрежных вод нефтью и нефтепродуктами – одна из наиболее острых экологических проблем Мирового океана, в том числе и арктического региона. Особенно актуально это для Баренцева моря, где наряду с уже имеющимися источниками загрязнения (морской транспорт, речной сток, трансокеанический перенос и др.), появляется угроза катастрофических разливов и хронических утечек нефти и продуктов ее переработки в местах добычи, перегрузки и транспортировки [272, 273].

Углеводороды нефти влияют на развитие водорослей, популяционную и межвидовую структуру, распределение на субстрате, продукционные характеристики [254, 255].

Большинство исследователей рассматривает действие нефти на некоторые морфо-функциональные особенности зрелых водорослей и только в немногочисленных работах по результатам экспериментальных исследований показано, что ранние стадии жизненного цикла водорослей являются наиболее чувствительными к действию углеводородов нефти [235, 236, 483, 498, 524]. В то же время, высокая чувствительность водорослей в раннем онтогенезе открывает возможность их использования в биологическом мониторинге и тестировании морских вод [531].

Цель работы – исследование влияния сырой нефти на ранние стадии жизненного цикла массовых видов водорослей Баренцева моря.

4.1.1 Влияние эмульсии нефти

При концентрации нефти 15–30 мг/л поступательно-вращательное движение *мужских гамет F. vesiculosus* и *зооспор S. latissima* изменялось на вращение «волчком» на месте уже через 1–2 с. И всё же полной остановки подвижности исследуемых объектов в течение всего периода наблюдений не отмечено. При концентрации 5–10 мг/л поступательно-вращательное вращение сохраняется.

Исследование влияния эмульсии нефти на развитие *зигот F. vesiculosus* показало, что оплодотворение яйцеклеток и образование зигот (установлено по наличию проросших зигот) произошло при всех использованных концентрациях нефти. Процент проросших зигот в контроле на 10-е сут составил 93,3%, при воздействии эмульсии нефти в концентрации 0,5 мг/л – 100%, а при концентрации 5 мг/л – 94,7%. При 10 мг/л процент проросших зигот на 7-е сут эксперимента был равен 38,2%, но уже на 10-е сут при этой концентрации произошло разрушение проростков (плазмолиз содержимого ризоидов). При концентрациях нефти 20 и 30 мг/л отмечена гибель проростков на 7-е сут.

При воздействии нефти в концентрации 20 мг/л на развивающиеся зиготы их размер увеличивается за счет появления уродливых форм с несколькими ризоидами (22%). При максимальной концентрации нефти (30 мг/л) наблюдается уменьшение диаметра зигот (Рисунок 16а), плазмолиз содержимого клеток. При концентрациях нефти 0,5–5 мг/л длина ризоидов возрастает, а при более высоких концентрациях резко снижается. При воздействии нефти в концентрации 0,5–5 мг/л на развивающиеся зиготы наблюдается увеличение длины ризоидов. При этом скорость роста ризоидов возрастает, а затем резко снижается. При концентрациях нефти от 10 мг/л и выше рост проростков фукуса подавлен (Рисунок 16б).

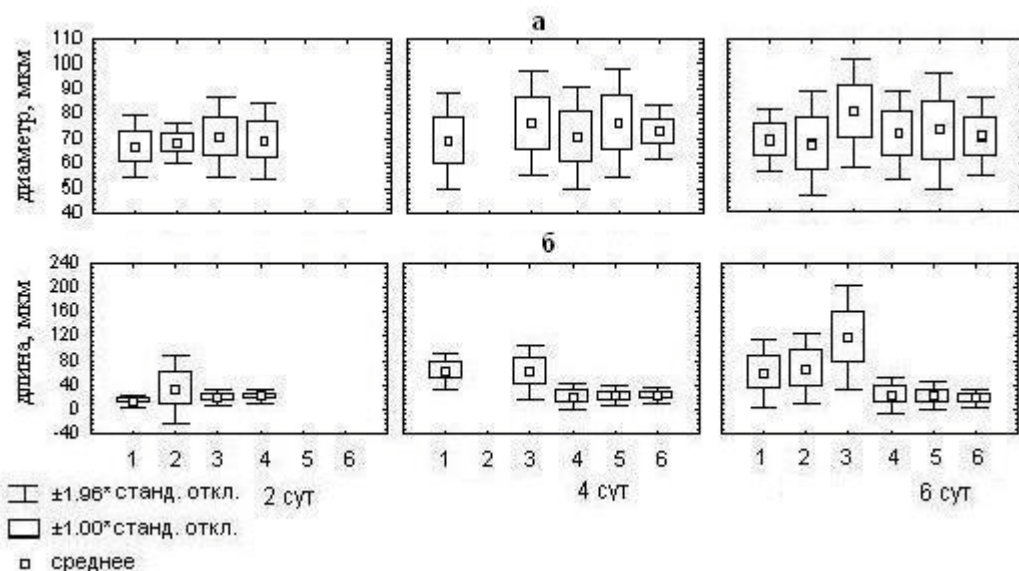


Рисунок 16 Изменение размеров зигот (а) и длины ризоидов (б) *F. vesiculosus* при воздействии эмульсии нефти (здесь и на последующих рисунках – 1 – контроль, 2 – 0,5 мг/л, 3 – 5 мг/л, 4 – 10 мг/л, 5 – 20 мг/л, 6 – 30 мг/л)

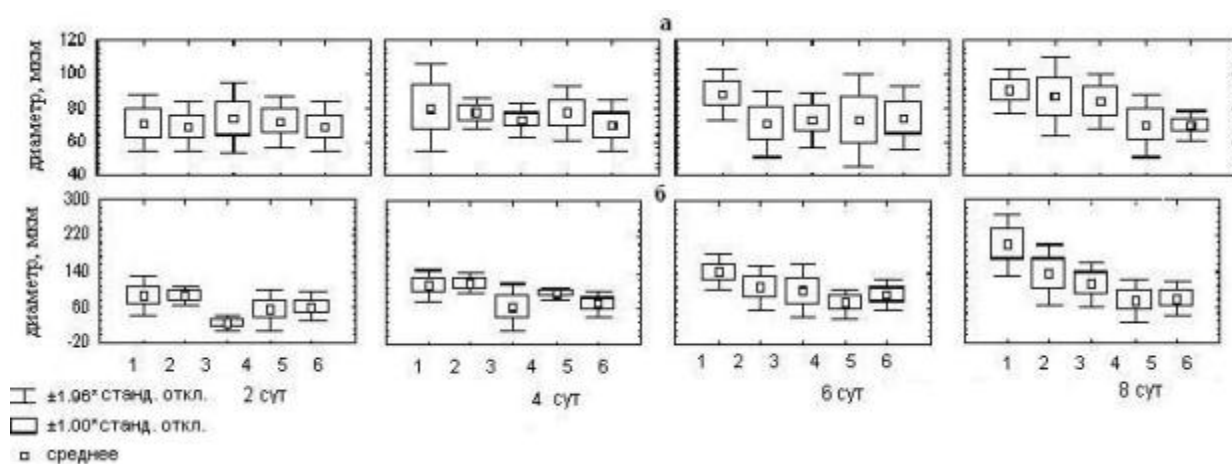


Рисунок 17 Влияние эмульсии нефти на относительную скорость роста ювенильного проростка *F. vesiculosus* (а – сферическая часть, б – ризоид) (условные обозначения см. рис. 20)

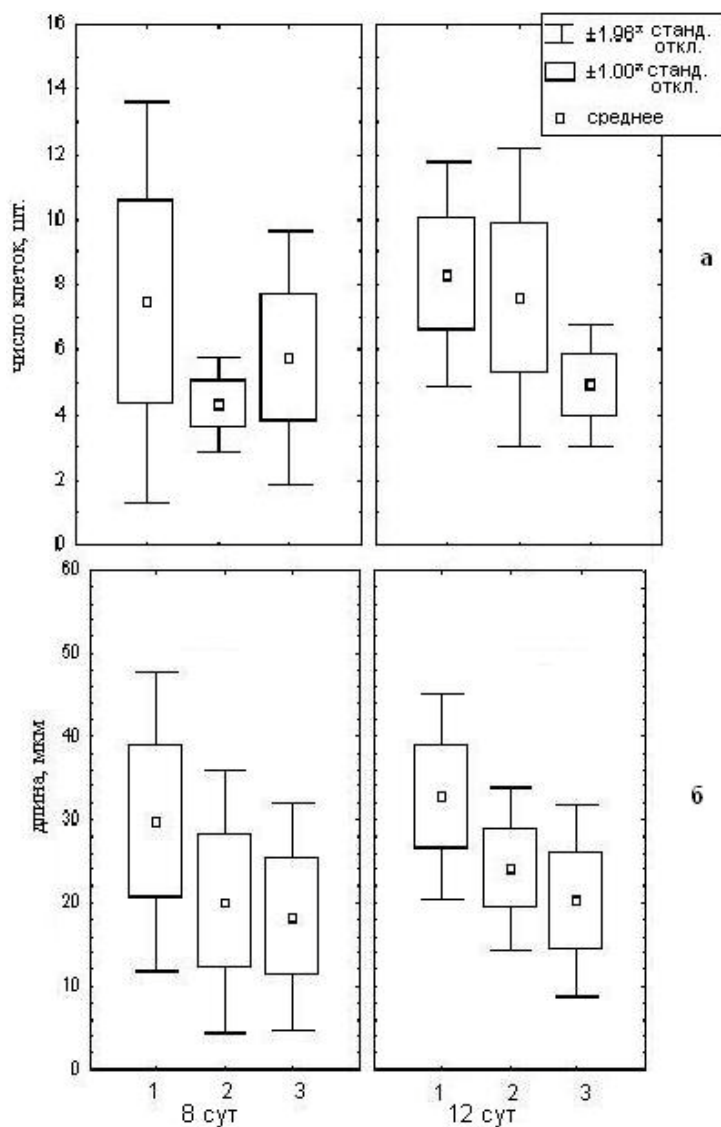


Рисунок 18 Влияние нефти на развитие ювенильных спорофитов ламинарии (а – количество клеток в талломе, б – длина таллома)

Относительная скорость роста *ювенильных проростков F. vesiculosus* при воздействии всех концентраций углеводов ниже, чем в контроле (Рисунок 17). Скорость роста сферической части и ризоидов спорфита достоверно отличаются от контрольных показателей на 8-е сут и 4-е сут соответственно. Рост водорослей при концентрациях углеводов нефти выше 15 мг/л практически не происходит (Рисунок 18), но и гибели ювенильных талломов не отмечено.

В ходе эксперимента выявлено, что эмульсия нефти при концентрациях выше 15 мг/л оказывает подавляющее действие на развитие *гаметофитов и ювенильных спорфитов S. latissima* (Таблица 5). В контрольном варианте

спорофиты появились через 18 сут от даты посева зооспор. Процент образования спорофитов составил 47,5% от общего числа гаметофитов. Эксперимент был поставлен через 2-е сут после обнаружения первых одно-двухклеточных спорофитов. В ходе 12-ти суточного эксперимента было выяснено, что развитие спорофитов происходит при концентрациях нефти до 15 мг/л. При воздействии всех использованных концентраций нефти снижаются размеры спорофитов, хотя количество клеток не отличаются от контрольных значений (Рисунок 19). При разрушении части спорофитов, например, при концентрациях нефти свыше 15 мг/л, в клетках наблюдается плазмолиз, нарушение целостности клеточных стенок и вытекание содержимого наружу.

Для выяснения влияния эмульсии нефти на начальный цикл развития сахарины большой, был проведен уточняющий эксперимент, результаты которого представлены в Таблице 6.

В эмульсии нефти (5 мг/л) первые 1–2-клеточные спорофиты были обнаружены позже, чем в контроле, при этом отставание в росте составило трое суток. При более высоких концентрациях эмульсии нефти были отмечены только крупные гаметофиты, которые погибли на 25-е сут.

Резюмируя вышесказанное, можно сделать следующее заключение, что при воздействии минимальной концентраций нефти 0.5 мг/л происходит развитие половозрелых гаметофитов и, самое главное, оплодотворение яйцеклеток, образование и развитие спорофитов. Однако это происходит с некоторым запозданием по сравнению с контрольным вариантом.

Исследование влияния эмульсии нефти на развитие **ювенильных спорофитов *U. prolifera*** показало, что при воздействии нефти в концентрации 30 мг/л произошло разрушение 2–3 клеточных нитей *U. prolifera* на 3-е сут (отметим, что и при этой максимальной концентрации зиготы проросли), при 20 мг/л – разрушение 3–4 клеточных нитей отмечено на 5-е сут, при 10 мг/л отмирание 20–30 клеточных нитей произошло на 15-е сут. Минимальная концентрация эмульсии нефти оказала менее выраженный токсический эффект, но гибель многоклеточных нитей наступила на 20-е сут (Рисунок 20).

Гибель нитей *U. prolifera* сопровождалась плазмолизом клеток. Отмечено, что в нитевидном талломе сначала разрушается содержимое 1–2 клеток, расположенных в центральной части, при этом происходит «раздувание» клетки таким образом, что она приобретает боченкообразную форму, через некоторое время оболочка клетки разрывается и таллом распадается на ряд фрагментов, которые через 1–1,5 сут полностью лизируются.

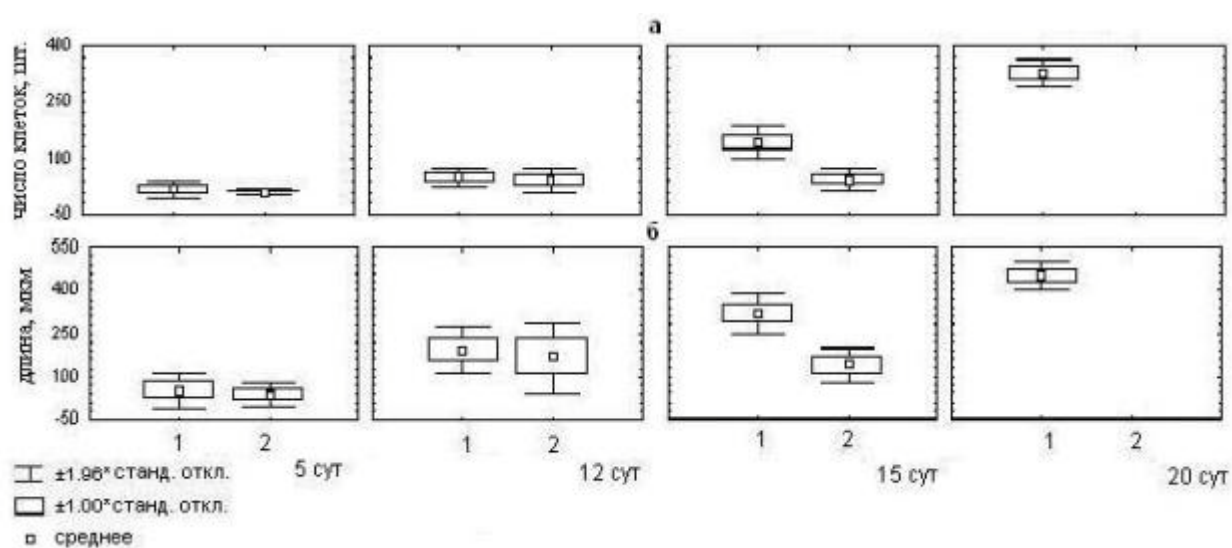


Рисунок 20 Влияние эмульсии нефти на рост нитевидного спорофита *U. prolifera*
(а – число клеток в талломе, б – длина таллома)

4.1.2 Влияние пленки нефти

Исследование влияния пленки нефти на подвижность *зооспор и развитие гаметофитов Saccharina latissima* показало, что зооспоры способны оседать на стекла и развиваться под пленкой нефти различной толщины от 0,002 до 2,0 мм. При увеличении толщины пленки нефти на стеклах происходит снижение числа проросших гаметофитов от общего количества осевших зооспор (эмбриоспор) (Таблица 7).

Небольшая часть зооспор (15% от общего количества осевших) была обнаружена под пленкой нефти, все они были на стадии эмбриоспор, т.е. смогли прорасти даже в этих экстремальных условиях.

В результате проведения второй части эксперимента (влияние осевшей пленки нефти на гаметофиты ламинарии) было выявлено, что при оседании пленки нефти толщиной от 0,01 до 2,0 мм уже на 5-е сут происходит 60% гибель гаметофитов, а к концу эксперимента – 100% гибель гаметофитов. После оседания пленки нефти (0,002 мм) достоверного снижения числа развивающихся гаметофитов по сравнению с контрольными значениями не произошло (контроль – $78,0\% \pm 0,9$, эксперимент – $78,0\% \pm 10$).

Один из общих биологических законов говорит о том, что между возрастом живых существ и их устойчивостью к факторам внешней среды имеется определенная связь. Устойчивость, начиная с момента рождения, постепенно растет с возрастом, вплоть до максимума, лежащего в начале полового созревания, далее устойчивость падает до наступления естественной смерти организма [268]. Аналогичное положение вытекает из «закона» толерантности Шелфорда: период размножения обычно является критическим, пределы толерантности для размножающихся особей, яиц, эмбрионов, проростков и личинок меньше, чем для взрослых особей [268]. R.L. Steel [524] по результатам экспериментальных работ рассматривает возможность использования характера и интенсивности движения антерозоидов фукуса при биотестировании морской воды. Наши эксперименты показали, что указанный тест-объект не может

использоваться в таком качестве. Дальнейшее развитие проростков происходит даже в тех случаях, когда наблюдается изменение типа движения мужских гамет, например при концентрациях нефти 15–30 мг/л.

Полученные ранее результаты [45] подтверждают представления о том, что изменение подвижности зооспор ламинарии – это неспецифическая реакция, возникающая при наличии токсических веществ в среде или при изменении самих условий среды. Аналогичные закономерности отмечены для различных видов микроводорослей при воздействии тяжелых металлов и углеводородов нефти [53]. Смена типов движения у зооспор, вероятно, связана с потерей подвижности жгутика, отвечающего за поступательное движение (вращение вокруг своей оси), и последующее снижение активности второго жгутика вплоть до полной остановки зооспор.

Как показали наши исследования, в некоторых случаях остановка движения зооспор или гамет не приводит к прерыванию дальнейшего цикла развития у ламинарии (образование эмбриоспор и гаметофитов) или прерыванию процесса оплодотворения у фукусовых водорослей и, наоборот, подвижные зооспоры не проходили полный цикл развития. На наш взгляд, подвижность зооспор ламинарии, как и мужских гамет фукусовых водорослей, не является показательной тест-реакцией при проведении токсикологических экспериментов. Необходимо проследить влияние токсиканта на весь ранний этап развития сахариновых или фукусовых.

Сравнивая полученные нами результаты экспериментов видно, что более взрослые проростки фукуса оказываются устойчивей к воздействию токсиканта, чем проростки, которые на стадии яйцеклетки подверглись негативному воздействию. Такая же закономерность отмечается рядом исследователей [531] показавших, что фукусовые водоросли в период размножения более чувствительны к воздействию токсикантов, при этом наименее толерантными у фукуса являются прорастающие зиготы.

Обнаружено, что воздействие углеводородов нефти на стадии формирования зиготы фукуса ведет к выживанию и развитию более мелкоразмерных зигот.

Добавление эмульсии нефти к 4-х суточным проросткам фукуса тормозит развитие ризоидов проростков во всех использованных концентрациях, к концу эксперимента увеличивается количество проростков, выросших из зигот с меньшим диаметром. Биологическое значение этого явления, возможно, заключается в том, что в популяции фукуса распределение размеров яйцеклеток и зигот фукуса подчиняется нормальному распределению, оптимальный диапазон размеров яйцеклеток и зигот фукуса пузырчатого заключается между 60–85 мкм, более мелкие или более крупные яйцеклетки и зиготы обладают меньшей жизнестойкостью и толерантностью к факторам среды.

Выраженное токсическое действие на ранние стадии развития водорослей оказывает пленка нефти. Наши эксперименты показали, что скопления гаметофитов приурочены к относительно чистым участкам поверхности стекол, вследствие того, что зооспоры ламинарии способны «избегать» участков субстрата с более толстой пленкой нефти на поверхности и прикрепляются между ее пятнами. Вероятно, это происходит из-за наличия хемотаксиса у зооспор ламинарии [488].

Проведенные эксперименты показали возможность существования и развития водорослей Баренцева моря в среде загрязненной нефтью, при этом эмульгированная нефть менее токсична, чем нефтяная пленка, хотя и под ней возможно развитие водорослей. Бурые водоросли (*F. vesiculosus* и *S. latissima*) более устойчивы к токсическому воздействию, чем зеленые (*U. prolifera*). Для *S. latissima* и *U. prolifera* максимально уязвимыми стадиями жизненного цикла в условиях нефтяного загрязнения являются гаметогенез и ювенильный спорофит, для *F. vesiculosus* – прорастающая зигота.

Таблица 5 – Развитие гаметофитов *S. latissima* (% от проросших*) при добавлении эмульсии нефти

Концентрация, мг/л	Время от начала эксперимента, сутки			
	2	4	6	8
Контроль	100	100	100	100
0.5	100	100	100	100
1	100	100	100	100
5	100	100	100	100
10	100	100	98±3	97±8
15	100	100	95±7	95±12
30	100	100	93±12	92±15

* – здесь и далее по тексту среднее ± стандартное отклонение

Таблица 6 – Динамика развития спорофитов *S. latissima* при воздействии эмульсии нефти

Концентрация нефти, мг/л	Продолжительность экспозиции, сут						
	8	11	14	17	20	23	26
Контроль	2-4-клеточные спорофиты	2-4-клеточные спорофиты	2-4-клеточные спорофиты	4-6 кл. спорофиты	6-7-клеточные спорофиты, начало деления таллома в нескольких направлениях	многоклеточные (более 10 клеток) спорофиты	крупные многоклеточные спорофиты, различаются ризоидальная и пластинчатые части ювенильного таллома
5	зрелые гаметофиты, 27% гаметофитов погибло	2-4-клеточные спорофиты	2-4-клеточные спорофиты	2-4-клеточные спорофиты	2-4-клеточные спорофиты	многоклеточные спорофиты	многоклеточные спорофиты
10	зрелые гаметофиты, 62% гаметофитов погибло	зрелые гаметофиты	полная гибель гаметофитов	—	—	—	—
20	незрелые гаметофиты, 89% гаметофитов погибло	дальнейшее развитие гаметофитов не отмечено	полная гибель гаметофитов	—	—	—	—

Таблица 7 – Развитие гаметофитов сахарины большой на субстрате с пленкой нефти

Толщина пленки нефти, мм	Количество гаметофитов (% от общего числа осевших зооспор)
Контроль	85,0 $\pm$ 5,0
0,002	87,0 $\pm$ 10,0
0,01	88,0 $\pm$ 0,6
0,1	85,0 $\pm$ 12,0
0,2	83,0 $\pm$ 7,0
2,0	82,0 $\pm$ 5,0

4.2 Влияние нефти на основные функциональные параметры макроводорослей Баренцева моря

В последнее десятилетие в России активно развивается морская нефтегазовая индустрия, которая становится дополнительным источником поступления углеводородов нефти в морскую среду. Практически весь российский арктический шельф перспективен для добычи нефти, газа. В настоящее время разрабатываются месторождения, создается береговая инфраструктура нефтегазового комплекса на шельфе Баренцева моря, что увеличивает риск загрязнения литоральной и сублиторальной зон [273]. При вероятных разливах нефти могут пострадать прикрепленные макроскопические водоросли, формирующие высокопродуктивные прибрежные сообщества [349]. В то же время, проведенный ранее анализ литературных данных показал, что макроводоросли, особенно фукусовые, оказываются устойчивыми к действию углеводородов нефти, благодаря функциональным перестройкам и адаптациям на разных уровнях организации [327].

В настоящей работе исследуется отклик основных функциональных параметров (рост, фотосинтез, дыхание) макроводорослей (*Saccharina latissima*, *Porphyra umbilicalis*, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Palmaria palmata*) на воздействие эмульсии малосернистой, малосмолистой, парафинистой нефти (Баренцево море, о. Колгуев).

Результаты экспериментов показали, что рост бурых водорослей *S. latissima* и *F. vesiculosus* под влиянием всех исследованных концентраций сырой нефти не прекращался (Рисунок 21). У бурой водоросли *A. nodosum*, а также у красных водорослей активный рост отмечен только при концентрациях нефти 5-10 мг/л. Увеличение содержания нефтяной эмульсии в воде приводило к существенному снижению относительной скорости роста этих видов.

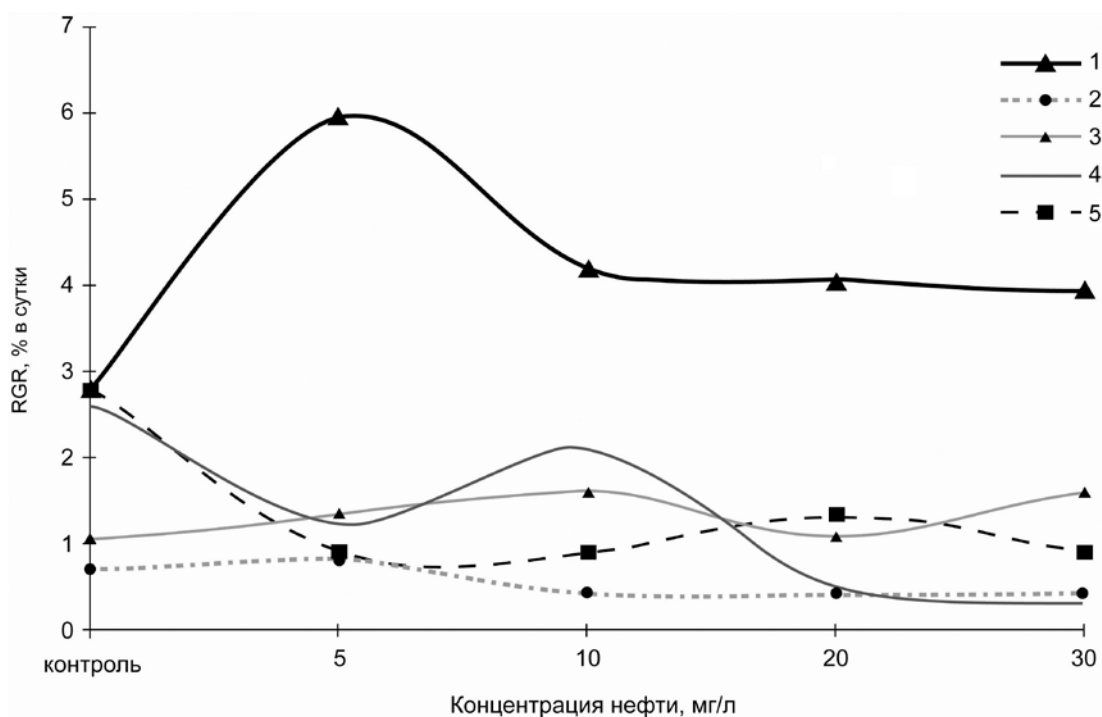


Рисунок 21 Влияние эмульсии сырой нефти на относительную скорость роста (RGR) макроводорослей. 1 – *Saccharina latissima*, 2 – *Porphyra umbilicalis*, 3 – *Fucus vesiculosus*, 4 – *Ascophyllum nodosum*, 5 – *Palmaria palmata*

Фотосинтетическая активность исследованных видов уменьшается в ряду *A. nodosum* – *S. latissima* – *F. vesiculosus* – *P. palmata* – *P. umbilicalis* (Рисунок 21). Показатели фотосинтеза у всех видов водорослей, за исключением *A. nodosum*, с увеличением концентрации углеводов нефти снижались, в то время как интенсивность дыхания колебалась (Рисунок 22). Полное подавление фотосинтетической активности к концу экспозиции при концентрациях нефти выше 10 мг/л отмечено у *P. umbilicalis* и *P. palmata*, хотя при концентрациях нефти до 10 мг/л у указанных видов отмечены аналогичные или большие значения интенсивности фотосинтеза, чем в контроле. Для *A. nodosum* отмечена стимуляция фотосинтетической активности при всех использованных концентрациях нефти. Снижение фотосинтетической активности сопровождалось деформацией и изменением цвета талломов водорослей, подобные явления отмечены в ряде исследований [477, 483].

Полученные результаты подтверждают существующее мнение о том, что интенсивность функционального отклика на токсическое воздействие нефти отличается у систематически различных групп макроводорослей [477, 483]. Вероятно, это связано с особенностями строения талломов и функциональной активностью фотосинтетической системы макроводорослей. У *A. nodosum*, *S. latissima*, *F. vesiculosus*, *P. palmata* отмечается высокий уровень клеточной дифференциации, в отличие от *P. umbilicalis*. Проникая в клетку, углеводороды нефти разрушают плазмалемму, приводя к увеличению электропроводности клеточной мембраны, нарушению баланса ионов, уменьшению внутриклеточного давления, снижению количества фикоэритрина и хлорофиллов [498, 507]. Однако такие изменения могут носить обратимый характер, и возобновление фотосинтетической функции макроводорослей возможно после прекращения или уменьшения действия токсиканта [477]. Усиление интенсивности дыхания, наблюдаемое в экспериментах, вероятно, обусловлено необходимостью компенсации затрат энергии, дефицит которой возникает при подавлении фотосинтетической функции токсикантами.

Зависимость функциональных параметров макроводорослей при воздействии сырой нефти носит нелинейный характер [327]. В ходе экспериментов было показано, что высокие концентрации углеводородов нефти (20–30 мг/л), приводят к торможению роста бурых водорослей, в то время как низкие концентрации (5–10 мг/л) способствуют более активному росту. Для красных водорослей отмечено, что скорость роста талломов в эксперименте имеет более низкие значения по сравнению с контролем, но при этом рост не прекращается. Некоторые исследователи предполагают, что стимуляция роста водорослей в условиях нефтяной интоксикации связана с наличием в нефти нафтеновых кислот, выступающих наряду с некоторыми другими углеводородами нефти в качестве факторов роста, а также металлов, выполняющих функции микроэлементов в клеточном метаболизме водорослей [467].

Альтернативным объяснением возможности роста макроводорослей в морской воде, содержащей нефть, может быть гипотеза экзогенного поступления в таллом водорослей низко- и высокомолекулярных органических соединений, которые могут образовываться при деструкции нефти в воде и включаться в метаболические (гетеротрофия) или энергетические (органотрофия) процессы. Экзогенное проникновение углеводородов нефти возможно в случае их сорбции на поверхности клеток и контакта с микроперифитонным сообществом, что может сопровождаться разрушением сложных углеводородов до более простых. Возможно, такая схема объясняет устойчивость фукусовых водорослей к воздействию сырой нефти [52, 327].

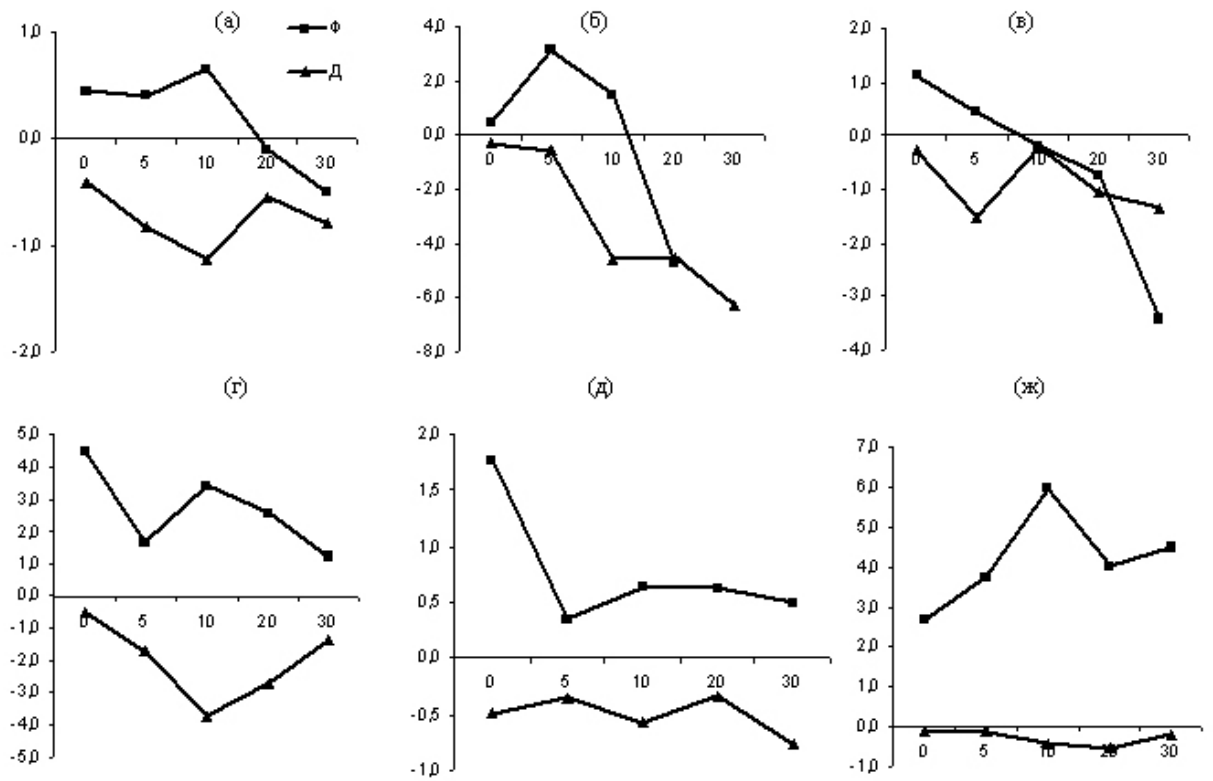


Рисунок 22 Зависимость фотосинтетической активности (Φ) и дыхания (Д) *Porphyra umbilicalis* (а), *Palmaria palmata* (б), *Saccharina latissima* (в), *Fucus vesiculosus* (г), *Ascophyllum nodosum* (д) от воздействия эмульсии сырой нефти. По оси абсцисс – концентрация углеводородов нефти (мг/л), по оси ординат – мг О₂/г•ч.

4.3 Воздействие пленки нефти на бурые макроводоросли Баренцева моря

Загрязнение прибрежных вод нефтью и нефтепродуктами – одна из наиболее острых экологических проблем Баренцева и Печорского морей, где наряду с уже имеющимися источниками загрязнения (морской транспорт, речной сток, трансокеанический перенос и др.), появляется угроза катастрофических разливов и хронических утечек нефти и продуктов ее переработки в местах добычи, перегрузки и транспортировки. Фукусовые и ламинариевые водоросли, доминирующие на литорали и верхней сублиторали Баренцева моря одними из первых могут пострадать при разливах нефти [327].

Выше уже подчёркивалась устойчивость фукусовых водорослей к воздействию углеводородов нефти [52, 337, 338]. Однако первичная реакция водорослей в естественных условиях на нефтяную плёнку при разливах нефти изучена явно недостаточно. Было проведено два эксперимента – первый имитировал условия, возникающие при «полной» воде, когда пленка нефти (слик) плавает по поверхности воды, не соприкасаясь с водорослями; второй позволил исследовать реакцию макрофитов литоральных ванн, которые при отливе «накрывает» пленка нефти. Предполагалось, что использованные концентрации нефти вызовут острую ответную реакцию организмов на воздействие.

В ходе первого эксперимента было обнаружено, что отклик изученных видов на присутствие пленки нефти на поверхности воды, различен (Рисунок 23). У *S. latissima* наблюдали снижение скорости фотосинтеза и увеличение интенсивности дыхания уже через 2 часа экспозиции, минимальные значения отмечены через 5 часов. Далее интенсивность фотосинтеза возрастала, но дыхание превалировало. У *A. nodosum* произошло увеличение скорости фотосинтеза более чем в 6 раз через пять часов экспозиции, а затем снижение до первоначальных значений. Менее интенсивные изменения в скорости фотосинтеза наблюдали у *F. vesiculosus* и *F. distichus*. Снижение скорости фотосинтеза через 2 часа экспозиции компенсировалось ее повышением до контрольных значений, а к концу

экспозиции скорость составляла менее 50% от первоначальных значений. Полученные результаты свидетельствуют о том, что, первоначальное снижение скорости фотосинтеза и увеличение интенсивности дыхания, вероятно, связано с токсическим действием нефти, а далее (через 5 часов экспозиции) «включаются» механизмы, компенсирующие это воздействие. Одновременно повышение скорости фотосинтеза у всех водорослей связано с увеличением интенсивности ФАР, достигающей поверхности воды, и температуры воды в экспериментальной ёмкости (Таблица 8).

Таким образом, при наличии пленки нефти на поверхности воды ингибирования фотосинтеза макроводорослей не наступает, а его (фотосинтеза) ход подчиняется суточной динамике освещенности и температуры воды. Снижение уровня фотосинтеза ламинарии, происходит из-за того, что у этой сублиторальной водоросли температурный оптимум фотосинтеза находится около 10⁰С морской воды и при менее интенсивном освещении [173].

В ходе второго эксперимента выявлено, что уровень фотосинтеза макрофитов после внесения нефти в литоральных ваннах составляет 4,33 мг О₂/л в час в первой ванне и 0,18 мг О₂/л в час во второй ванне (Таблица 9). Полученные положительные значения валового фотосинтеза показывают, что макроводоросли способны осуществлять фотосинтез под пленкой нефти в течение нескольких часов. После токсического воздействия показатели валового фотосинтеза макрофитов в двух ваннах отличаются более чем в 5 раз, это объясняется, по-видимому, тем, что ванны находились в различных условиях. Первая ванна имела бóльшую площадь поверхности и находилась под прямыми солнечными лучами в ходе всего эксперимента, вторая – более глубокая и была в тени.

Известно, что существенную роль в продукционных процессах сообществ литоральных ванн играют фитопланктон и перифитон [144]. В наших экспериментах были выявлено, что уровень фотосинтеза фитопланктона и перифитона литоральных ванн значительно превышает таковой макроводорослей

(Таблица 10). Значения валового фотосинтеза этих сообществ также находятся в прямой зависимости от уровня освещенности и температуры воды литоральных ванн.

Таким образом, в полевых экспериментах на литорали Баренцева моря показано, что бурые водоросли (*F. vesiculosus*, *F. distichus*, *A. nodosum*, *S. latissima*) в условиях нефтяного загрязнения с первых часов могут поддерживать свою функциональную активность, адаптируясь к токсическому воздействию; полусуточный ход фотосинтеза и дыхания остается выраженным и неизменным.

По всей видимости, такая «мгновенная» перестройка и адаптация функциональной системы водорослей позволяет переносить значительные концентрации углеводородов нефти в течение длительного времени. Г.М. Воскобойниковым с коллегами [50] показано, что в условиях длительного нефтяного загрязнения (акватория порта г. Мурманск) у *F. vesiculosus* происходит уменьшение размеров, массы таллома и продолжительности жизни водоросли, при этом интенсивность фотосинтеза, содержание фотосинтетических пигментов и альгината практически одинаковы у водорослей чистых и загрязненных местообитаний.

Другой причиной, объясняющей быструю адаптацию *F. vesiculosus* к токсическому воздействию углеводородов нефти, может быть сложенный ответ бурых водорослей и эпифитных микроорганизмов. Было показано, что в условиях нефтяного загрязнения *F. vesiculosus* на поверхности талломов водорослей массово развиваются нефтеокисляющие и сапротрофные формы микроорганизмов, причем некоторые виды, например *Ohrobactrum anthropi*, обнаружены только на водорослях и не встречаются в морской воде [52].

Таблица 8 – Динамика параметров первого эксперимента в период исследований

Время	$T_{\text{воздуха}}, ^\circ\text{C}$	$T_{\text{воды}}, ^\circ\text{C}, \text{ море}$	$T_{\text{воды}}, ^\circ\text{C}, \text{ емкость}$	$\Phi\text{AP}, \text{ W/m}^2$
10 ч 30 мин*	15.25	9.55	9.55	427.5
12 ч 30 мин	25.00	9.00	13.00	307.8
15 ч 30 мин	24.50	11.00	14.00	427.5
18 ч 45 мин	22.00	11.00	13.00	85.5
20 ч 30 мин	20.00	10.00	11.00	17.1

* – время постановки эксперимента

Таблица 9 – Уровень валового фотосинтеза макроводорослей (ВФМ) литоральных ванн

	Литоральная ванна I		Литоральная ванна II	
	1	2	1	2
$T_{\text{воздуха}}, ^\circ\text{C}$	8.50	8.50	9.00	9.00
$T_{\text{воды}}, ^\circ\text{C}$	11.25	9.85	10.02	10.02
$\Phi\text{AP}, \text{ W/m}^2$	34.2	41.04	44.46	32.49
ВФМ, мг $\text{O}_2/\text{г сух. веса в час}$	0.18±0.1*		4.33±1.7	

Литоральная ванна I – объем равен 1,19 л (тенивая сторона)

Литоральная ванна II – объем равен 2,13 л (освещенная сторона)

1 – До экспозиции; 2 – После экспозиции

* – здесь и далее по тексту средне ± стандартное отклонение

Таблица 10 – Уровень валового фотосинтеза (ВФ) сообществ литоральных ванн

	Литоральная ванна I		Литоральная ванна II	
	1	2	1	2
$T_{\text{воздуха}}, ^\circ\text{C}$	11.00	9.50	11.50	9.50
$T_{\text{воды}}, ^\circ\text{C}$	11.50	10.50	11.75	13.5
$\Phi\text{AP}, \text{W/m}^2$	39.3	29.07	39.3	20.5
ВФ, мг $\text{O}_2/\text{л}$ в час	7.13 ± 2.1		16.25 ± 3.7	

Литоральная ванна I и II – обозначения см. табл. 9

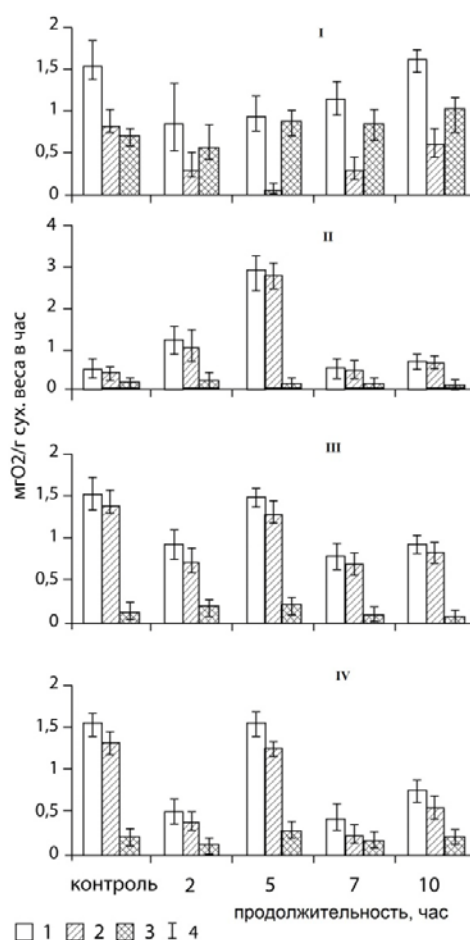


Рисунок 23 Динамика валового фотосинтеза (1), чистого фотосинтеза (2) и дыхания (3) бурых водорослей в эксперименте. По оси ординат – время от начала эксперимента, где контроль – значения функциональных показателей до начала эксперимента; I – *S. latissima*, II – *A. nodosum*, III – *F. distichus*, IV – *F. vesiculosus*

4.4 Оценка устойчивости макроводорослей из загрязненных мест обитания к нефтяному воздействию

В последние годы интерес к исследованию устойчивости и адаптации прибрежных экосистем, включающих макроводоросли, возрастает, отчасти это связано с трагическими событиями в Мексиканском заливе 2010 г., когда в морскую среду за короткий срок попали сотни тысяч тонн нефти, приведя к крупнейшей экологической катастрофе последнего десятилетия. В обзоре [478] показано, что, несмотря на значительный экспериментальный задел в области исследования влияния нефти и нефтепродуктов на морские водоросли, остается не ясной роль местных факторов окружающей среды, которые определяют устойчивость прибрежных экосистем. Следствием такой неопределенности считается невозможность составить действующие прогностические модели чувствительности прибрежных экосистем к разливам нефти различных морских акваторий [478]. Один из значимых факторов в жизни макроводорослей, особенно в портовых акваториях, является хроническое поступление в морскую воду углеводородов нефти. Однако, некоторые водоросли, в том числе *Fucus vesiculosus*, способны выжить в таких экстремальных условиях. В этой связи правомерен вопрос – приводит ли хроническое загрязнение к повышению устойчивости *F. vesiculosus* при действии углеводородов нефти?

Fucus vesiculosus – бурая макроводоросль, широко распространенная в морях северного полушария, формирующая биотоп верхней литорали и определяющая функциональную активность прибрежных экосистем, устойчивая к воздействию различных факторов внешней среды. В тоже время, причины «суперустойчивости» *F. vesiculosus* к влиянию нефтяного загрязнения не ясны. Важно выявить отличается ли ход основных физиологических параметров у

водорослей из чистого и загрязненного местообитания при воздействии эмульсии нефти и нефтепродуктов.

В ходе наших экспериментов [338] выявлено, что при воздействии эмульсии нефти и нефтепродуктов отклик водорослей из загрязненной акватории отличается от реакции водорослей из незагрязненной акватории. В эксперименте 1 (см. раздел материалы и методы, стр. 66) с увеличением концентраций эмульсии нефти и дизельного топлива уровень фотосинтеза водорослей возрастает в 1,5–2 раза, снижаясь только при максимальных концентрациях токсикантов (Рисунок 24). В эксперименте 2 (см. раздел материалы и методы, стр. 66) интенсивность фотосинтеза резко уменьшается при действии эмульсии нефти, а воздействие эмульсии дизельного топлива приводит к прекращению фотосинтеза и интенсивному дыханию (Рисунок 24). Как в эксперименте 1, так и в эксперименте 2 минимальная концентрация эмульсии бензина (5 мг/л) не оказала подавляющего воздействия на фотосинтез, но дыхание усилилось. Возрастание концентрации эмульсии бензина привело к подавлению фотосинтеза и увеличению интенсивности дыхания, в эксперименте 2 при наибольшей концентрации эмульсии (50 мг/л) отмечена гибель водорослей (потеря тургора талломом, его позеленение и обесцвечивание) на 2 сут.

Эксперименты показали, что токсичность эмульсии для *F. vesiculosus* увеличивается в ряду нефть – дизельное топливо – бензин.

Оценка скорости роста по накоплению сухого вещества показала, что в эксперименте 1 при воздействии эмульсии нефти и дизельного топлива происходит накопление сухого вещества и увеличение его содержания по отношению к контролю; в эмульсии бензина – снижается (Таблица 11). В эксперименте 2 отмечено снижение накопления сухого вещества во всех концентрациях токсикантов (Таблица 11).

Отметим, что начальная интенсивность фотосинтеза у водорослей из загрязненного ($1,60 \pm 15,8$ мгО₂/г сух. веса в час) и чистого ($1,76 \pm 5,6$ мгО₂/г сух. веса в час) местообитаний отличаются незначительно, различия не превышают

статистической погрешности, что подтверждает результаты исследований выполненных ранее, с использованием изотопного метода [50]. В тоже время скорость роста у водорослей из чистого и загрязненного местообитания различна, более низкие скорости роста водорослей, вероятно, свидетельствует о сниженной скорости метаболизма, что может быть связано с адаптивными перестройками репарационной системы водорослей в ответ на хроническое загрязнение.

Образование и накопление органических и неорганических веществ *F. vesiculosus* в среде, загрязненной углеводородами нефти, происходит благодаря фототрофному и гетеротрофному питанию [52], причем во втором случае, вещества, поступающие внутрь таллома, могут быть синтезированы нефтеокисляющими микроорганизмами, обитающими на поверхности бурой водоросли. Было показано, что на талломах *F. vesiculosus*, растущих в загрязненных местообитаниях, обнаруживается микробиальная пленка, состоящая из нефтеокисляющих бактерий [52], при этом в чистых местообитаниях водорослям требуется продолжительное время, чтобы, сообщество микроорганизмов, эффективно разлагающее углеводороды нефти, сформировалось на талломе. Таким образом, в загрязненных местообитаниях формируется устойчивые к воздействию токсикантов популяции, как водорослей, так и их микробиальной компоненты.

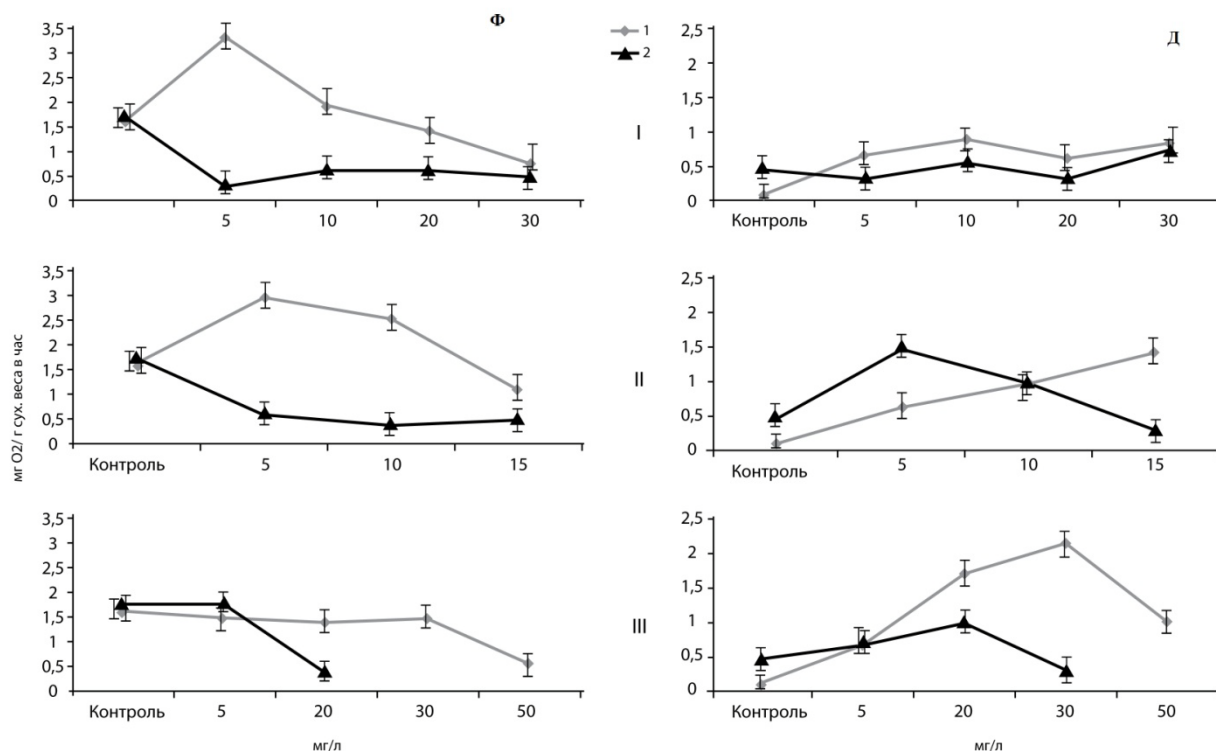


Рисунок 24 Динамика фотосинтеза (Φ) и дыхания (Д) *Fucus vesiculosus* из загрязненного (1) и чистого (2) местообитаний при воздействии эмульсии нефти (I), дизельного топлива (II) и бензина (III)

На примере *F. vesiculosus* из различных местообитаний Кольского залива показано, что в акваториях с умеренным загрязнением, интенсивность роста и площадь поверхности может быть выше, чем у водорослей из более чистых местообитаний [89]. Натурные наблюдения [50] подтверждают данные наших экспериментов и показывают, что *F. vesiculosus* оказывается преадаптированным к экстремальным воздействиям токсикантов и способен перенести большие концентрации, в то время, как у водорослей из чистого местообитания в аналогичных условиях снижаются функциональные показатели. Полевые эксперименты по воздействию пленки нефти на бурые водоросли [338] показали, что у *F. vesiculosus* ход суточного фотосинтеза практически не нарушается и водоросли способны адаптироваться в течение первых часов к воздействию нефтяной пленки. И.В. Рыжик [298] обнаружила, что метаболическая активность

клеток (МАК) *F. vesiculosus* повышается при наличии нефтепродуктов в водной среде, но, у образцов, произраставших в незагрязненном районе, МАК увеличивалась в течение нескольких минут, а из загрязненного района – только на третьи сутки. Это также свидетельствует об эффективных механизмах репарации и адаптации у водорослей, произрастающих в условиях хронического загрязнения. Ранее нами было показано, что при хроническом загрязнении в популяции *F. vesiculosus* может происходить отбор устойчивых форм на самых ранних стадиях онтогенеза [335].

Таким образом, водоросли умеренно загрязненных акваторий, оказываются более приспособленными к воздействию углеводородов нефти, чем из чистых районов, следовательно, при крупных техногенных авариях и попадании в морскую среду нефти, устойчивость сообществ *F. vesiculosus* умеренно загрязненных побережий будет выше, чем у сообществ чистых акваторий.

В последние годы активно ведутся разработки эффективных методов борьбы с нефтяным загрязнением арктических акваторий с использованием водорослевых плантаций-биофильтров [52]. Использование водорослей из умеренно загрязненных местообитаний для плантаций-биофильтров позволит эффективней использовать этот подход в фиторемедиации.

Таблица 11 – Относительная скорость роста (% в день $\pm$ стандартное отклонение) *Fucus vesiculosus* из загрязненного (1) и чистого (2) местообитаний при воздействии эмульсии углеводородов нефти

Концентрация, мг/л	1	2
контроль		
	0,70 $\pm$ 1,5	1,07 $\pm$ 1,1
нефть		
5	1,35 $\pm$ 1,5	0,75 $\pm$ 1,3
10	1,60 $\pm$ 1,8	0,60 $\pm$ 1,7
20	1,60 $\pm$ 2,6	0,60 $\pm$ 2,3
30	1,10 $\pm$ 2,8	0,52 $\pm$ 2,4
бензин		
5	1,23 $\pm$ 2,1	1,21 $\pm$ 2,2
20	0,63 $\pm$ 2,4	0,92 $\pm$ 3,4
30	0,45 $\pm$ 2,8	гибель
50	0,29 $\pm$ 2,9	гибель
дизельное топливо		
5	0,89 $\pm$ 1,8	0,62 $\pm$ 2,1
10	3,09 $\pm$ 2,3	0,40 $\pm$ 2,8
15	1,23 $\pm$ 2,8	0,30 $\pm$ 3,1

4.5 Воздействие нефти на ранние стадии развития водорослей Черного моря

В последние годы отмечен рост загрязнения российской акватории Черного моря углеводородами нефти [216, 257]. Особо опасными являются залповые выбросы (сотни, тысячи тонн) нефти или нефтепродуктов в результате аварий, как, например, при катастрофе в Керченском проливе в 2007 г. [219–221]. Один из основных компонентов морской прибрежной экосистемы, подверженный негативному воздействию при авариях и хроническом поступлении углеводородов нефти – морские макроводоросли [327].

В 1960–1970-х гг. было показано, что нефтяное загрязнение в Черном море приводит к уменьшению видового разнообразия, смене доминирующих видов водорослей, снижению продукционных характеристик [61, 63]. Выявлено, что водоросли на ранних стадиях онтогенеза чувствительны к воздействию токсикантов [235, 236, 392]. В большей степени исследователи уделяли внимание изучению действия растворенной или эмульгированной нефти (нефтепродуктов) на развитие проростков черноморских водорослей, прямое воздействие пленки токсикантов не изучено.

Воздействие эмульсии нефти на макрофиты происходит непосредственно в водной толще, а пленки – на мелководной части побережья, в супралиторальной зоне, где обитает около 100 видов черноморских водорослей [110]. Непосредственный контакт черноморских водорослей с пленкой нефти приводит к быстрой гибели зрелых талломов. А.А. Калугиной-Гутник [110] описаны случаи гибели *Callitamnion* и *Cladophora* в Новороссийской бухте при контакте с разлившейся нефтью в течение нескольких суток. Можно предположить, что негативное воздействие на проростки водорослей в сходных условиях будет более существенным и приведет к тотальному вымиранию водорослей в зоне заплеска. Восстановление пояса подводной растительности будет возможно при наличии жизнеспособных популяций водорослей из прилегающих незагрязненных акваторий.

Нами был исследован отклик водорослей Черного моря на ранних стадиях развития на воздействие эмульсии и пленки нефти и нефтепродуктов [344] (см. раздел материалы и методы, стр. 61).

Проростки черноморских водорослей *Cystoseira barbata*, *Ulva intestinalis*, *Ceramium virgatum*, *Polysiphonia elongata* показали высокую устойчивость к действию эмульсии нефти и нефтепродуктов, нормально развиваясь при концентрациях до 50 мг/л, большие концентрации токсикантов (500 мг/л) полностью подавляли развитие водорослей, приводя к их гибели на 3 день (Рисунки 25–26). Концентрации нефти и дизельного топлива до 10 мг/л стимулировали рост проростков водорослей, по сравнению с контролем.

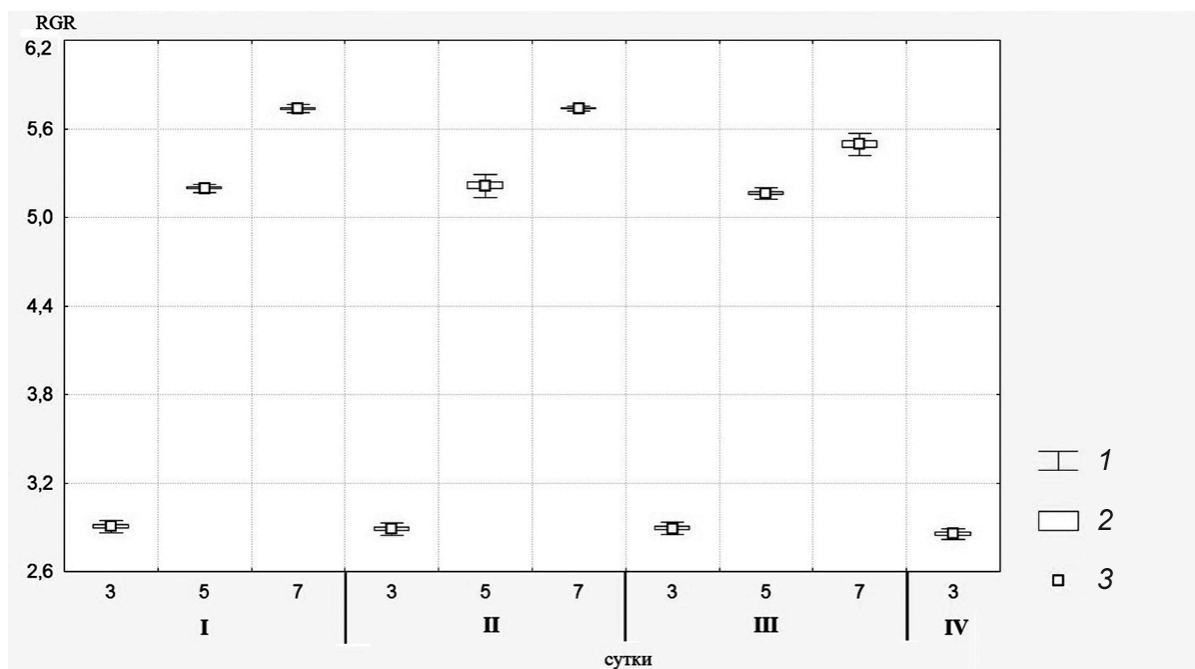
По степени устойчивости черноморские водоросли можно расположить (по степени убывания) следующим образом: *C. barbata* – *U. intestinalis* – *C. virgatum* – *Polysiphonia elongata*.

Экспериментальные исследования, проведенные на водорослях Баренцева моря [335] показали, что макрофиты умеренно загрязненных акваторий оказываются менее чувствительными к воздействию углеводородов нефти, чем из чистых районов, следовательно, при крупных техногенных авариях и попадании в морскую среду нефти устойчивость сообществ водорослей умеренно загрязненных побережий будет выше, чем у сообществ чистых акваторий. Применение водорослей из умеренно загрязненных местообитаний для плантаций-биофильтров позволит эффективней использовать этот подход в фиторемедиации [335].

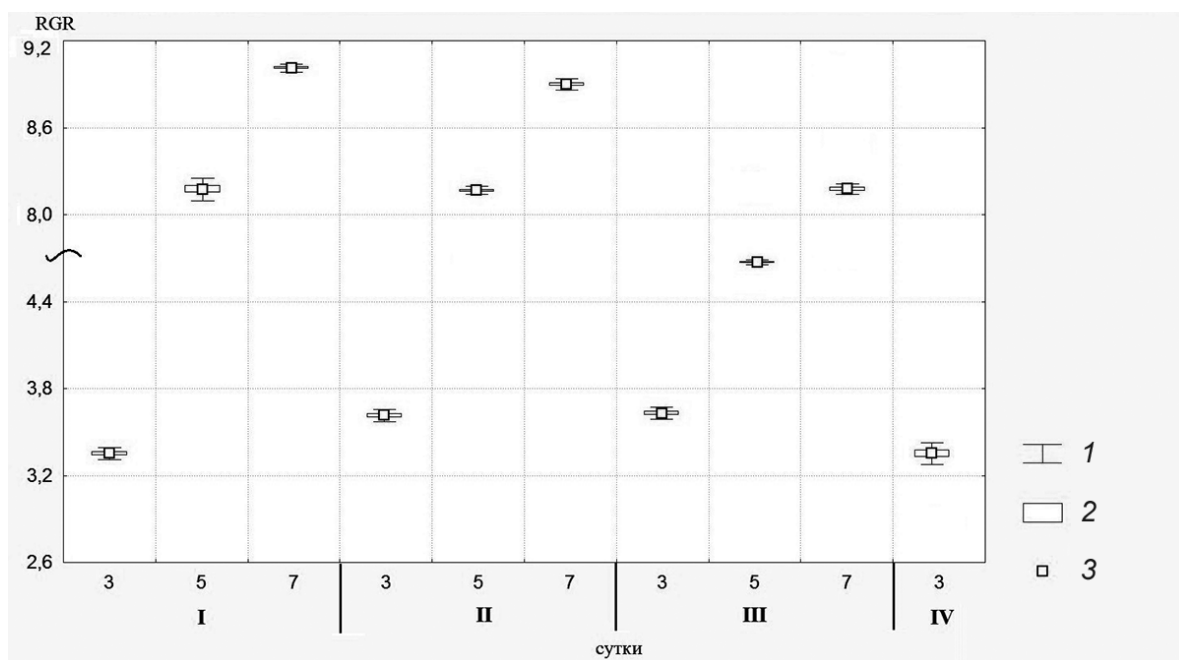
Реакция макроводорослей на токсическое действие нефти и нефтепродуктов прослеживается на всех стадиях жизненного цикла. Действие углеводородов нефти, так же как других поллютантов и абиотических факторов окружающей среды, способно вызывать изменения различных морфо-функциональных характеристик макроводорослей. При негативном воздействии на водоросли снижается уровень фотосинтеза, увеличивается интенсивность дыхания, что вызывает снижение относительной скорости роста или гибель организма. Наименее устойчивыми к воздействию нефти и нефтепродуктов являются

макроводоросли на ранних стадиях своего жизненного цикла. Ранее на примере *S. latissima* и *F. vesiculosus* показано, что наибольшую чувствительность эти макроводоросли проявляют на стадии прорастающей зиготы и ювенильного спорофита [335]. Максимальные концентрации, которые *S. latissima* и *F. vesiculosus* способны переносить, не изменяя своих морфо-функциональных характеристик, не превышают 5 мг/л для нефти и бензина, хотя их рост и развитие возможно и при более высоких концентрациях нефтетоксикантов. Вегетативные талломы макроводорослей менее восприимчивы к воздействию токсикантов, и их развитие возможно при концентрациях нефти до 30 мг/л [330, 337, 350].

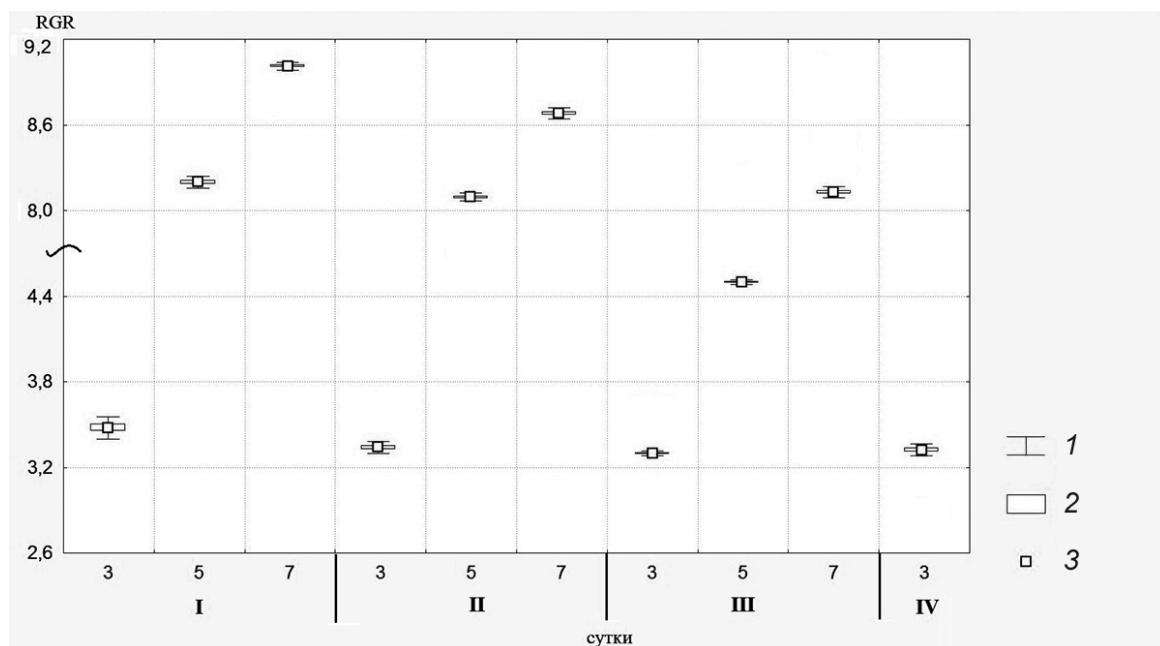
Исключение составляет бензин, содержащий низкокипящие ароматических углеводороды группы бенз-(а)-пиренов и еще более токсичные присадки, включающие соли тяжелых металлов: кобальт, свинец и др. [273].



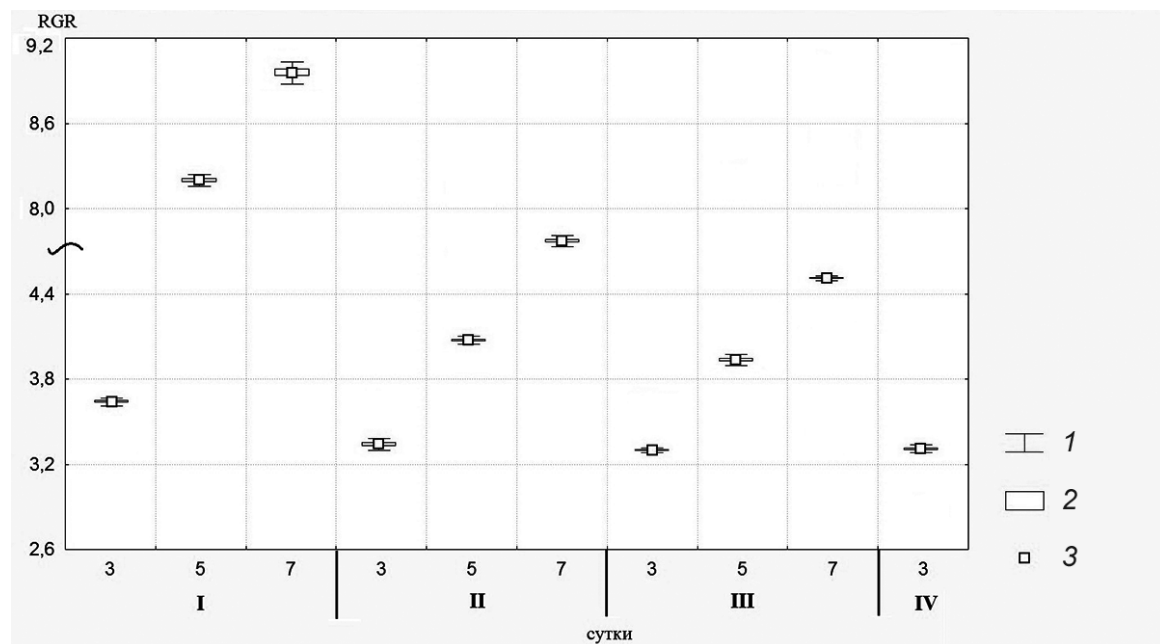
а



б



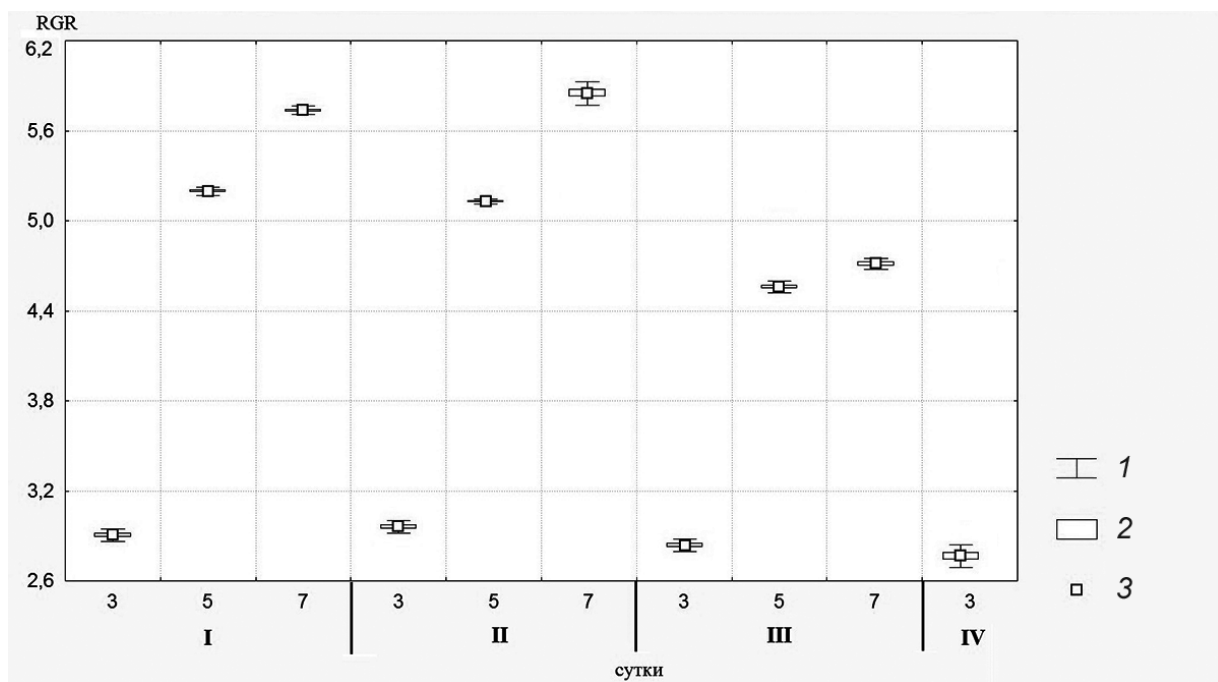
B



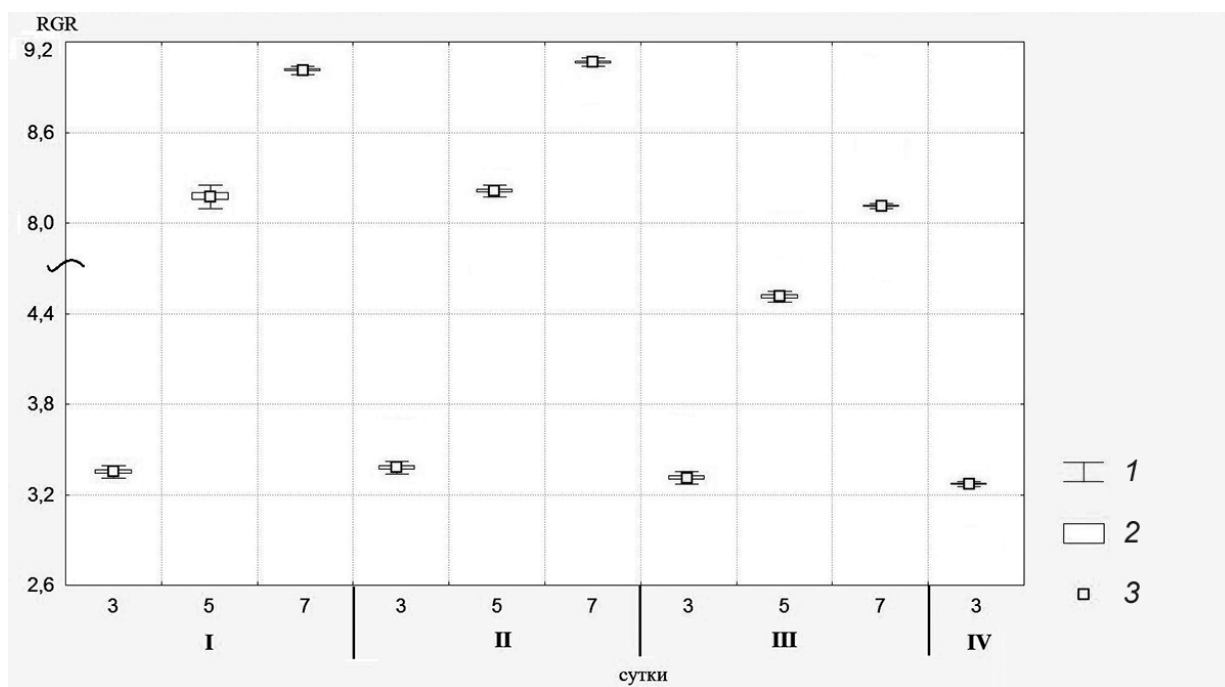
Г

Рисунок 25 Влияние нефти (I – контроль, II – 10 мг/л, III – 50 мг/л, IV – 500 мг/л) на относительную скорость роста (RGR) проростков *Cystoseira barbata* (а), *Ulva intestinalis* (б), *Ceramium virgatum* (в), *Polysiphonia elongata* (г).

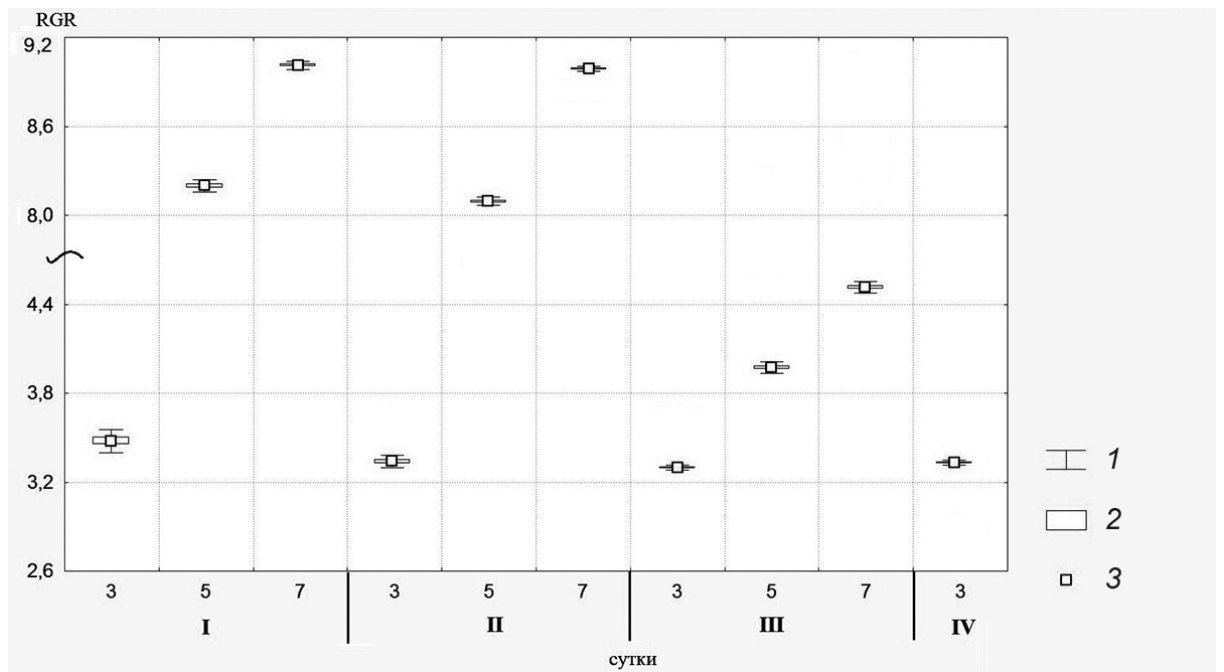
Условные обозначения: 1 – стандартное отклонение, 2 – стандартная ошибка среднего, 3 – среднее



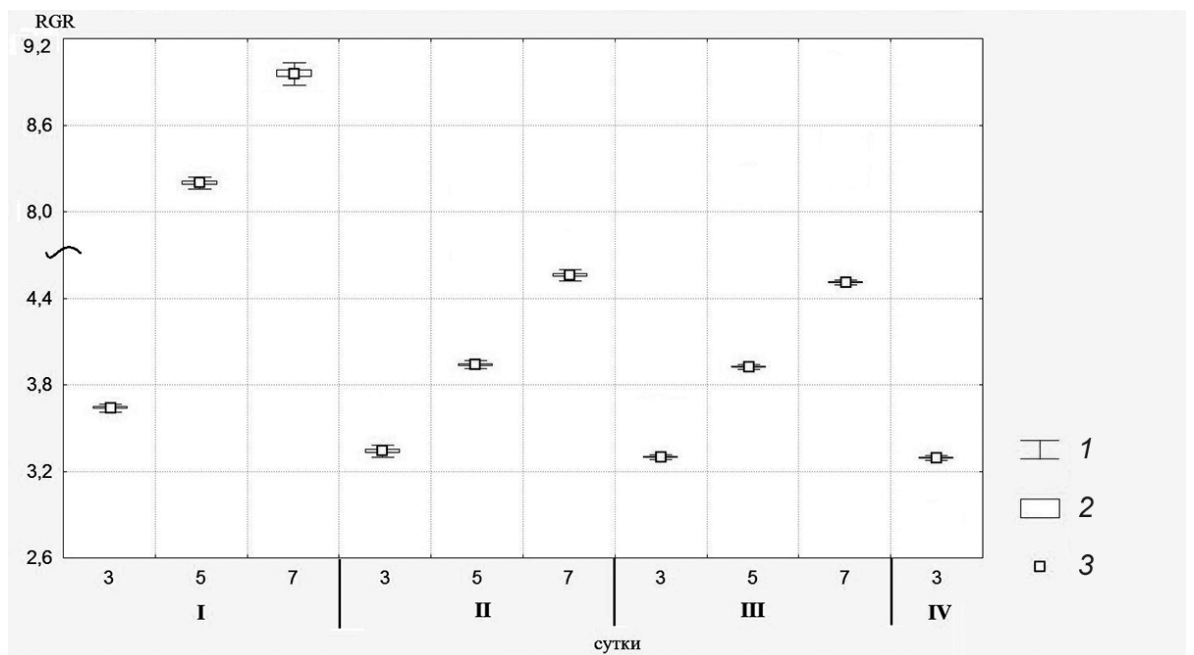
а



б



B



Г

Рисунок 26 Влияние дизельного топлива (I – контроль, II – 10 мг/л, III – 50 мг/л, IV – 500 мг/л) на относительную скорость роста (RGR) проростков *Cystoseira barbata* (а), *Ulva intestinalis* (б), *Ceramium virgatum* (в), *Polysiphonia elongata* (г). Условные обозначения:

1 – стандартное отклонение, 2 – стандартная ошибка среднего, 3 – среднее

ГЛАВА 5 МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ РЕАКЦИИ МАКРОФИТОБЕНТОСА ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ЗАГРЯЗНЕНИИ

5.1 Оценка устойчивости водорослей Баренцева моря к нефтяным разливам

Наши экспериментальных данные и полевые наблюдения позволили выявить наиболее уязвимые участки прибрежной зоны Баренцева моря при воздействии нефтяного загрязнения (Рисунок 27) и предложить концептуальную схему устойчивости прибрежных фитоценозов Баренцева моря к воздействию токсикантов.

В результате серии численных экспериментов были построены карты для сравнительных оценок рисков загрязнения береговой зоны по календарным сезонам. Результаты моделирования показали, что при достижении побережья, попавшей в морскую воду нефтью («шоколадный мусс», первыми в течение несколько дней погибнут литоральные красные и зеленые водоросли (представители родов *Porphyra*, *Palmaria*, *Ulva*). При «накрывании» пленкой нефти литорали слоем в несколько миллиметров (более 200 г/м²) исчезнет часть фукусовых водорослей. Это произойдет как из-за прямого токсического воздействия, так и из-за обрыва утяжеленных нефтью талломов. Но фукусовые водоросли, которые произрастают в литоральных ваннах и расщелинах будут способны выжить в этих условиях. В зависимости от интенсивности и фазы прилива, *S. latissima*, находясь под водой и не контактируя с пленкой нефти, может пережить в течение нескольких недель катастрофу.

Вероятность масштабных катастроф существенна, особенно с началом нефтедобычи в Печерском море и активизацией перевозок в западном направлении. Наши модельные расчеты распространения нефтяного пятна при вероятном разливе нефти показали, что наиболее загрязненными участками в

осенне-зимний период может быть побережье Новой Земли и Печерского моря, в весенне-летний период – побережье Восточного Мурмана и северной части Белого моря. В прибрежье Печерского моря и островов Новая Земля запасы водорослей минимальны, макрофиты верхней литорали практически отсутствуют, а на Восточном Мурмане сосредоточены основные запасы водорослей, т.о. именно для этого участка Баренцева моря вероятный ущерб от гибели фитобентоса будет наиболее существенным. Отметим, что сообщества бурых водорослей на Восточном Мурмане являются основой прибрежной экосистемы, более продуктивной, чем другие автотрофы, в том числе фитопланктон и микрофитобентос [144, 175]. Сезонный ход развития фитобентоса на литорали Баренцева моря существенно влияет на устойчивость всей прибрежной экосистемы. Например, катастрофа с разливом нефти в весенний период, приведет к частичной гибели фукусовых верхней литорали, снижению годовой продуктивности, в тоже время, в конце летнего периода возможно появление проростков фукусов, которые образовались из зигот оставшихся фертильных талломов; ламинария также будет способна быстро занять освободившиеся субстраты верхней сублиторали; скорость восстановления сообществ литорали займет один год и ущерб для прибрежной экосистемы будет минимален. Необходимо учесть, что весной происходит интенсивный рост практически всех макроводорослей [144], а высокие концентрации углеводородов нефти, подавляют скорость роста водорослей, соответственно снижая продуктивность фитосообществ. В позднелетний – раннеосенний период наиболее интенсивно протекают репродуктивные процессы у преобладающего числа видов бурых водорослей. При нефтяной катастрофе в это время могут погибнуть не только вегетативные талломы, но и зиготы, ювенильные проростки макроводорослей, которые менее толерантны к токсическому воздействию. Ущерб будет более значителен, чем во время аналогичной катастрофы в весенний период. Восстановление литорали займет 2–3 года, в зависимости от наличия «фонда» фертильных водорослей, оставшихся за пределами участка катастрофы.

Предложенные сценарии, показали, что аварийное попадание нефти в морскую воду не приведет к полному исчезновению бурых водорослей. Структурный «скелет» сообщества сохранится, но исчезнут более чувствительные к воздействию углеводородов нефти макроводоросли с пластинчатым типом таллома, а также биотопически связанные виды беспозвоночных животных и микроводорослей. Это способно привести к перестройкам в литоральном сообществе и повлиять на распределение и продуктивность макроводорослей литорали Баренцева моря.

Выявлено, что наиболее уязвимы фитоценозы литоральной зоны в случае крупной аварии при одновременном попадании в морскую воду более 10 тыс. т и концентрации нефти в прибрежной зоне более 200 г/м² или 50 мг/л (1000 ПДК). Особенно опасны аварии в позднелетний период, когда происходят репродуктивные процессы у большинства фукусовых и ламинариевых водорослей. Наиболее чувствительные участки литорали с преобладанием красных и зеленых водорослей (зоны опреснения в губах и заливах). Максимальный ущерб фитобентосу и морской биоте может быть нанесен при попадании нефти в прибрежную зону в сизигийный отлив, когда становятся уязвимы фитоценозы супралиторали (зона заплеска) и сублиторали.

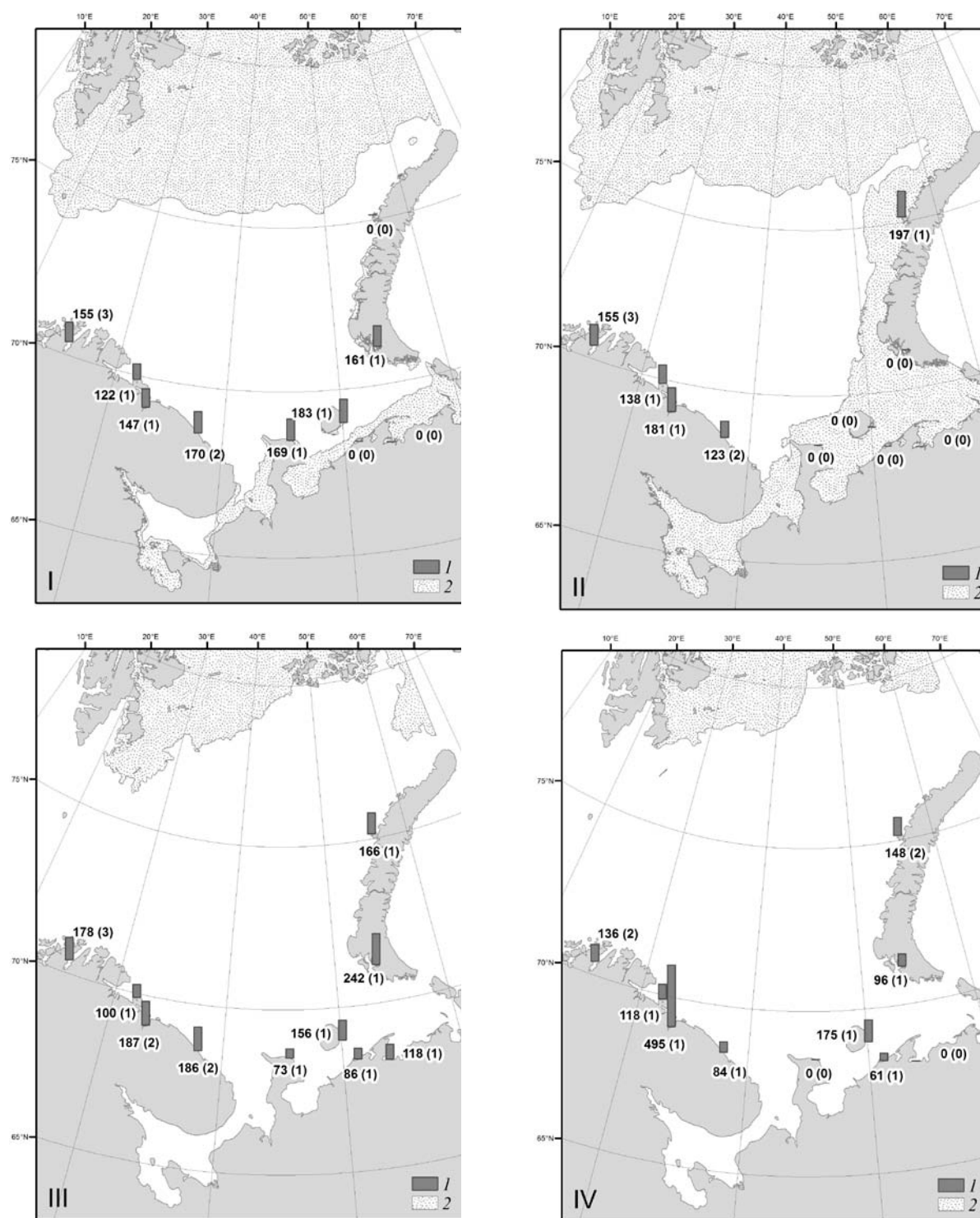


Рисунок 27 Величины средней концентрации нефтепродуктов, достигших береговой зоны в случае аварийного нефтеразлива в ходе транспортировки, по календарным сезонам (I – зима, II – весна, III – лето, IV - осень). 1 – концентрация нефтепродуктов, г/м^2 ; в скобках приведен балл, характеризующий степень уязвимости фитобентоса прибрежной зоны; 2 – лед

5.2 Устойчивость макрофитов Азовского моря при возможных разливах нефти

5.2.1 Оценка вероятности загрязнения береговой линии Азовского моря

Для оценки вероятности загрязнения береговой зоны при аварийных разливах нефти граничная область моделирования была разделена на Керченский пролив и части береговой линии Азовского моря, характеризующие преобладающую водную растительность: травы, макроводоросли, тростник, участки с отсутствием растительности [352]. Для каждого из сезонов (кроме зимы) и всего года в целом результаты оценки объемов нефти, достигших береговой зоны, для всех сценарных экспериментов суммировались. Эта итоговая суммарная величина для конкретного участка береговой зоны рассматривалась как относительная величина, характеризующая вероятность загрязнения береговой линии в соответствующий сезон. На основе этих данных получены вероятностные картосхемы загрязнения береговой зоны по сезонам (Рисунок 28). По картосхемам видно, что зоны максимального вероятного загрязнения соответствуют направлению преобладающих ветров.

Путем суммирования загрязнений по типам береговой зоны были получены интегральные доли (вероятности) загрязнения участков с разным типом растительности по сезонам (Таблица 12).

5.2.2 Оценка устойчивости прибрежно-водных растений и макрофитов к разливам нефти

Известно, что наиболее устойчивые сообщества к разливам нефти и нефтепродуктов – это тростниковые заросли, которые часто используются как биофильтры при очистке загрязненных вод [242, 243]. Известно, что плотные заросли тростника (свыше 100 растений на 1 м²) могут гасить волну высотой 1

метр на глубину 10–15 м полосы растений и, соответственно, ограничивать проникновение нефтепродуктов, особенно вязкой нефти или мазута. Тростник составляет основу растительности в дельтовых областях рек Дона и Кубани и занимает площадь более 500 и 4000 км² соответственно.

На Керченском п-ве и в районе мыса Ахиллеон на твердых субстратах формируются сообщества устойчивые к действию нефти и нефтепродуктов водорослей – *Ulva*, *Ceramium*, *Cystoseira*, которые, как показали эксперименты, могут в течение 10 и более суток вынести воздействие значительных концентраций нефтетоксикантов (до 50 мг/л) [344]. Протяженность береговой линии с такими сообществами составляет 80 км.

Наименее устойчивые к действию нефти растительные сообщества – это сообщества подводных трав [478]. Нефть и ее продукты могут непосредственно повреждать растения, налипая на стебли и листья, приводя к их обрыву, так и подавлять фотосинтез и дыхание, влиять на метаболизм растительных организмов. Наибольшие площади водные растения занимают в придельтовых акваториях (на устьевых барах) и в заливах и лиманах. Площадь таких участков составляет не менее 55 км², протяженность по береговой линии 270 км. Однако, при оценке воздействия возможных разливов нефти важно учитывать многолетние колебания солености в водоеме, т.к. в период осолонения моря (среднегодовые значения солености выше 14‰) будут формироваться более устойчивые к воздействию нефти и нефтепродуктов сообщества морских трав, прежде всего *Zostera noltei*, а в периоды распреснения (среднегодовые значения солености около 10‰) – менее устойчивые сообщества из представителей *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Vallisneria*.

Отметим, что на значительной акватории моря донные отложения сформированы подвижными песчаными грунтами, особенно в районах азовских кос: Долгая, Утлюкская, Обиточная, Бердянская, Белосарайская, Кривая, Арабатская стрелка с мористой стороны подводная растительность практически отсутствует. На этих же участках, большей частью относящихся к юрисдикции украинского государства, располагаются природные парки и заказники. В тоже

время именно указанные участки (за исключением Утлюкской косы) наиболее освоены человеком и застроены коттеджами, базами отдыха, санаториями (на каждой косе не менее 200 строений), что приводит к интенсивному сбросу канализационных сточных вод, в т.ч. содержащих нефтепродукты. Наши расчёты показывают, что именно на указанные районы, особенно Арабатскую стрелку, могут прийти основные объёмы выброшенной нефти. Ущерб для макрофитов будет минимальный, но, возможно проникновение нефти и нефтепродуктов в Сивашский лиман, что может иметь для макрофитов и других компонентов экосистемы катастрофические последствия, из-за замкнутости этого гиперсолёного водоема.

В весенний период, когда у растений и водорослей наиболее интенсивны процессы роста и формирования репродуктивных органов воздействие вероятных разливов нефти будут максимальные и могут повлиять не только на жизнедеятельность растений текущего года, но и на развитие будущих поколений. Осенью, особенно поздней, когда цикл развития заканчивается и наблюдается массовое отмирание растений, воздействие будет минимальное. Отметим, подобная ситуация сложилась в ноябре 2007 г. и привела к незначительному ущербу для водных и прибрежно-водных растений [347].

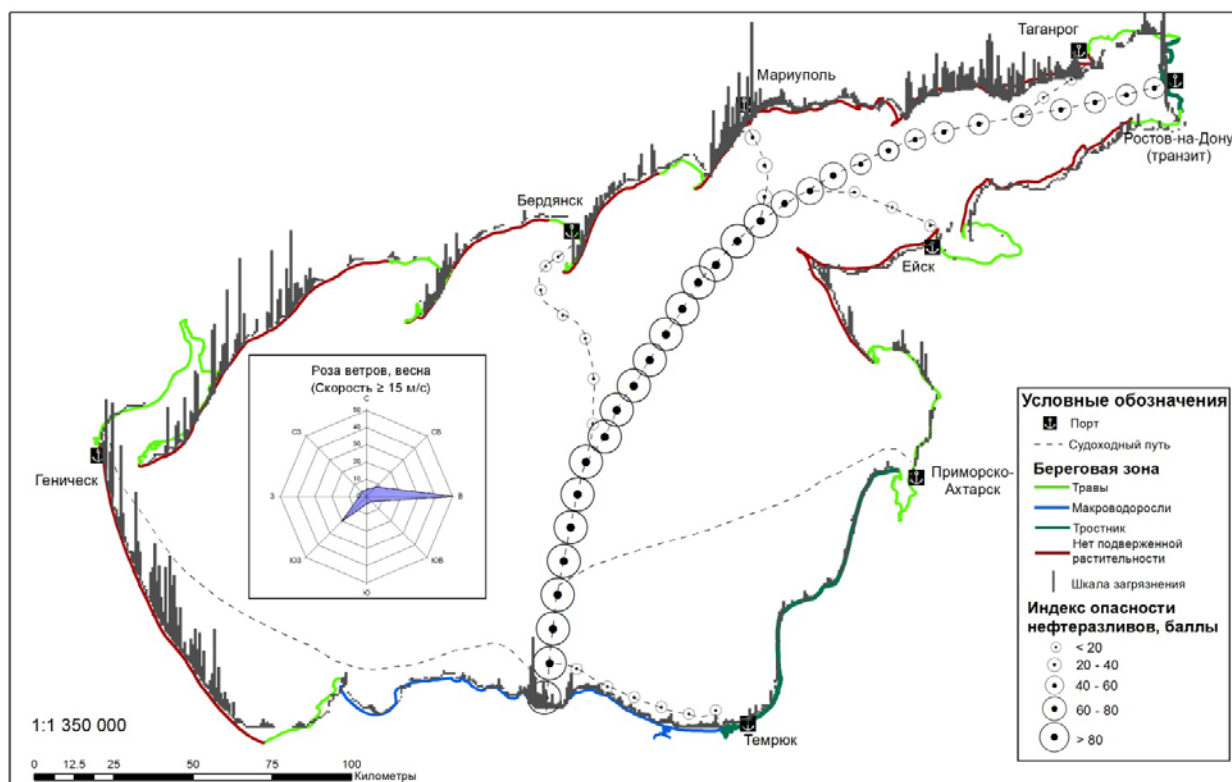
Резюмируя вышесказанное, отметим, что разливы нефти объемом 1000 т не будут критичны для развития прибрежно-водных и водных растений на большей части акватории Азовского моря и не приведут к значительному ущербу. В период осолонения Азовского моря (который отмечается с 2010 г. по настоящее время) формируются более устойчивые к воздействию нефти и нефтепродуктов сообщества морских трав, прежде всего *Zostera noltei*, а в периоды распреснения – менее устойчивые сообщества из представителей *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Vallisneria*.

Отметим, что проведение аналогичной оценки воздействия вероятных разливов нефти на другие компоненты экосистемы Азовского моря (беспозвоночные, рыбы, птицы, млекопитающие) позволит более точно оценить

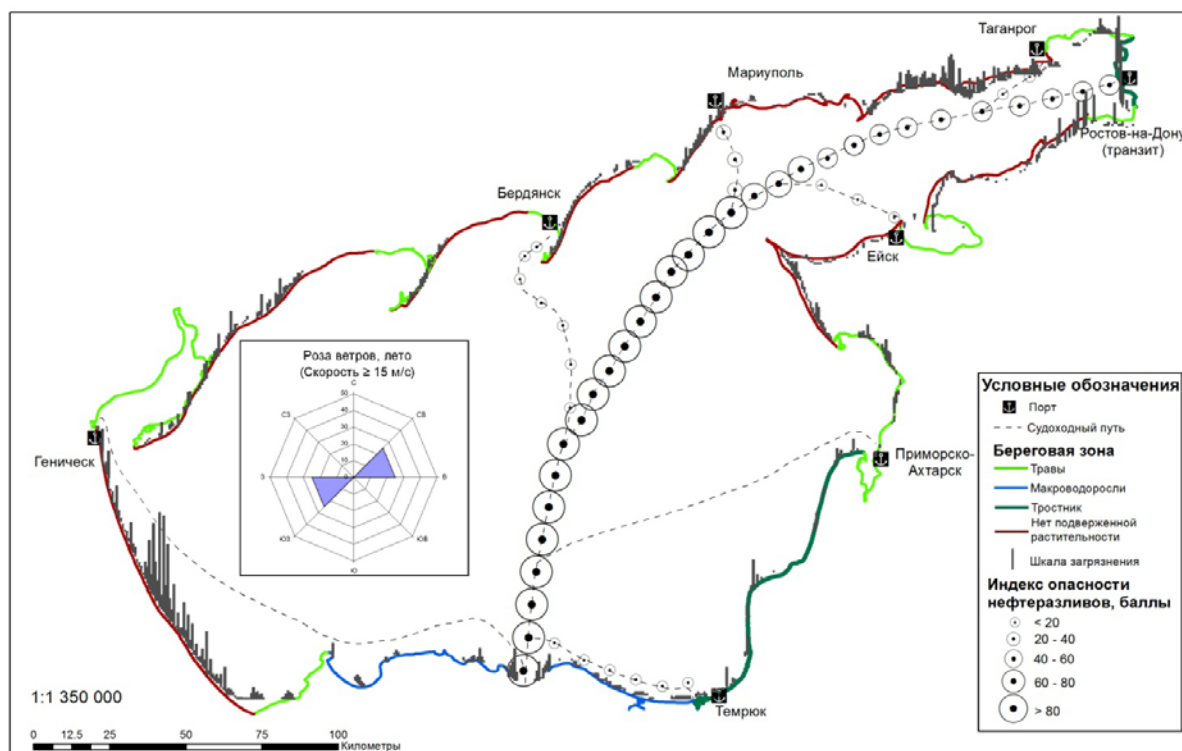
вероятные риски и возможные ущербы экосистеме Азовского моря и хозяйственной деятельности.

Таблица 12 – Вероятности загрязнения береговой зоны Азовского моря, %
(по: [352])

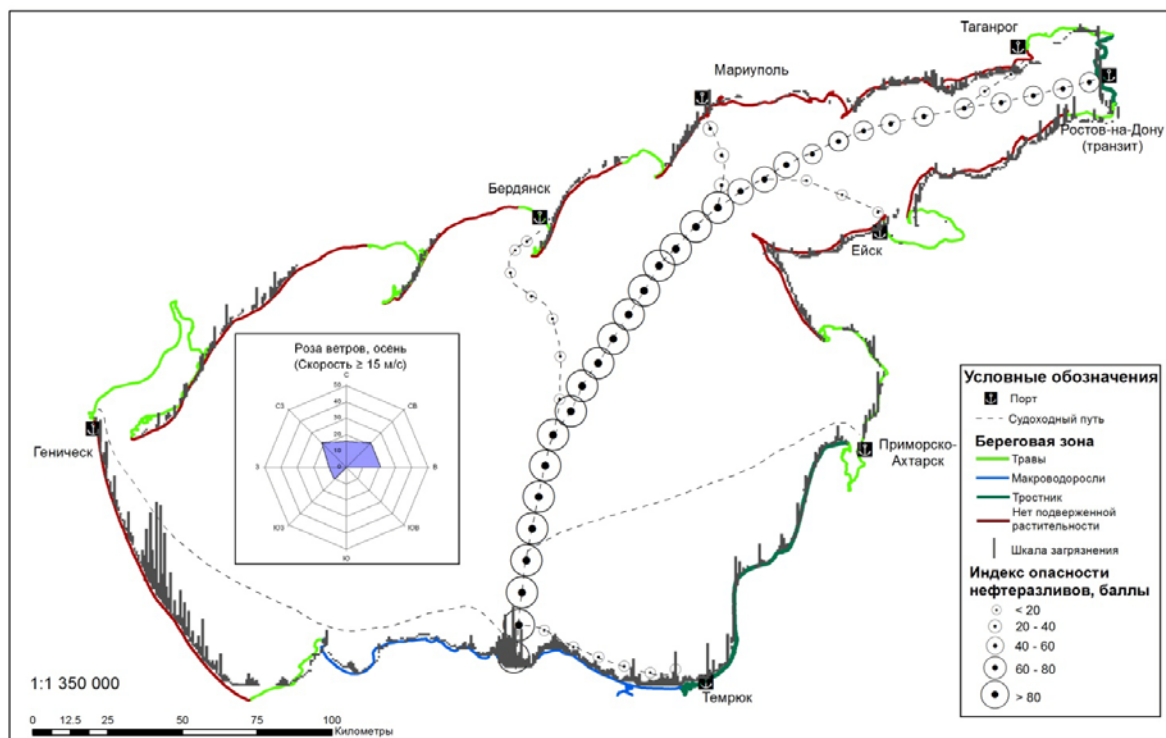
Участки граничной области		Сезон			
		Весна	Лето	Осень	Год
Береговая	Травы	6	9	8	7
	Макроводоросли	7	5	16	10
	Тростник	5	13	14	10
	Отсутствие растительности	80	72	57	70
Керченский пролив		2	1	5	3



Весна



Лето



Осень

Рисунок 28 Оценка риска загрязнения береговой зоны Азовского моря при аварийных разливах нефтепродуктов

5.3 Пространственное распределение водной и прибрежно–водной растительности северной части Каспийского моря

Особенность северной части Каспийского моря – это массовое развитие цветковых водных растений и харовых водорослей. В заливах Каспийского моря именно им принадлежит главенствующая роль в формировании донных фитоценозов на рыхлых грунтах. Флора морских цветковых растений включает в себя 5 видов: *Stuckenia pectinata*, *Ruppia maritima*, *Zanichellia palustris*, *Zostera noltei*, *Najas marina*. Все эти растения способны обитать в широком диапазоне факторов окружающей среды. Но оптимальными условиями для вегетации являются: соленость – 8–15‰, температура воды – 15–25⁰С, глубина – 0,5–5 м. Для *Stuckenia pectinata* и харовых водорослей показано, что они способны существовать в водной среде с избытком фосфора, причем эвтрофирование не приводит к угнетению роста макрофитов, а наоборот способствует зарастанию водоемов этими растениями. Указания на произрастание *Z. marina* в Северном Каспии в ряде работ [396, 397] ошибочны. В обобщающих сводках [68, 110] факты нахождения *Z. marina* в каспийских водах не указываются, не обнаружена *Z. marina* и в наших исследованиях. По всей видимости, астраханские исследователи принимали за *Z. marina* крупные экземпляры *Z. noltei*. По нашим наблюдениям, *Z. noltei*, в отличие от *Z. marina*, может существовать в широком диапазоне условий, в том числе солености и загрязнения. Зачастую *Z. noltei* обитает на загрязненных нефтеуглеводородами илистых грунтах в акваториях с соленостью морской воды до 5‰, где *Z. marina* нормально развиваться не может [331, 333].

Водные растения Северного Каспия формируют продуктивные сообщества с высокими значениями биомассы, достигающими 10–12 кг/м². Запасы *Z. noltei* в начале 1940–х гг. составляли 700 тыс. т [130]. Более поздние оценки запасов биомассы *Z. noltei* не делались, но, основываясь на данных В.В. Громова [68], их можно ориентировочно принять равными около 200 тыс. т для Северного и западной части Среднего Каспия. Исследования, проведенные в начале 2000-х гг.

[381], показали рост значений биомассы *Z. noltei* по сравнению с данными 20-ти летней давности в 1,5–2 раза, особенно это заметно в районе островов Тюлений возле казахстанского берега. В связи с колебаниями уровня Каспийского моря, произошли изменения в пространственном распределении макрофитобентоса. В настоящее время северная часть Каспийского моря занимает около 100 тыс. км², но в период регрессии площадь акватории Северного Каспия уменьшалась на 30–40%. Северное побережье Каспийского моря и дельта Волги отличаются малыми уклонами подводного берегового склона и прибрежной суши. Для Северного Каспия характерно наличие зоны осушки, формирующейся под воздействием сгонно–нагонных явлений. Небольшие уклоны подводной поверхности в восточной части Северного Каспия при понижении уровня моря приводят к осушению значительных площадей, а при повышении уровня моря к затоплению. В схеме экосистемы Северного Каспия выделяется 3 зоны: прибрежная, эстуарная и морская. Каждая зона характеризуется своим диапазоном параметров водной среды, границы между зонами динамичны. Основные запасы водной растительности сосредоточены в прибрежной и эстуарной зонах. В настоящее время 80% макрофитобентоса, представленного солоноводными и морскими травами, ограничена изобатой 5 м. На большей части акватории Северного Каспия средние значения биомассы водных цветковых растений не превышают 0,5–3 кг/м² и приходятся на глубины 1–2 м, максимальные значения не превышают 10 кг/м². Глубже 5 м на песчано-илистом грунте наблюдаются разреженные куртины зеленых и красных водорослей. Несмотря на относительно ровную поверхность дна Северного Каспия, в понижениях дна накапливаются растительные остатки, образующие биомассу до 5–6 кг/м². Красные водоросли *Polysiphonia* и *Laurencia* на глубинах до 10–15 м формируют на ракушечниках обширные поля с биомассой более 1 кг/м², но такие участки немногочисленны и локализованы на границе со Средним Каспием и вдоль его западного побережья.

Для двух массовых видов морских трав *Z. noltei* и *Stuckenia pectinata* Северного Каспия проведены модельные расчеты по оценке влияния изменения уровня моря и сопряженных факторов на пространственное распределение [342].

Оба вида предпочитают одни и те же глубины от 0,5 до 3 м, но *Z. noltei* менее чувствительна к колебаниям солености, а *Stuckenia pectinata* более восприимчива к снижению прозрачности морской воды. Результаты расчетов представлены в виде пространственно распределенных данных по стандартной для Северного Каспия сетке в ГИС (Рисунок 29).

Результаты моделирования позволили выявить потенциальные зоны контакта двух видов, в которых возможны конкурентные взаимоотношения. Пространственно–детализированная модель показывает, что при снижении уровня Каспийского моря происходит исчезновение *Z. noltei* на небольших глубинах и ее локализация в центральной части на глубинах более 10 м. Граница распространения рдеста сдвигается в сторону меньших глубин, площадь покрытия уменьшается в более чем 2 раза. Сходная сукцессия описана в для лиманов азербайджанского побережья [119].

Полученные результаты показывают, что естественные факторы, в первую очередь уровень моря и его соленость, определяют распределение макрофитов на акватории Северного Каспия. В настоящее время существует возможность для расширения зоны распространения и увеличения запасов *Z. noltei* в Северном и Среднем Каспии. Получится ли *Z. noltei* занять утраченные акватории покажут дальнейшие полевые исследования. Отметим, что *Z. noltei* – утйчивый к действию нефти макрофит, соответственно при увеличении площади этого водного растения устойчивость всей экосистемы Северного Каспия к вероятным разливам нефти возрастает.

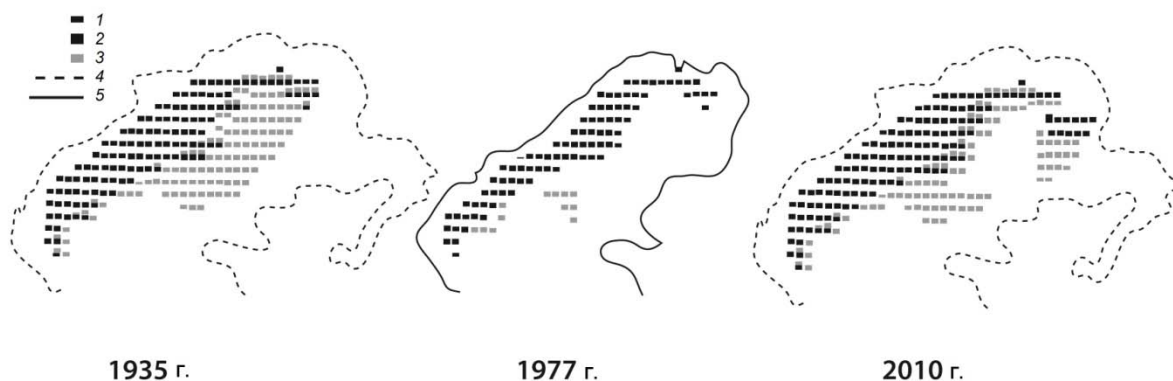


Рисунок 29 Визуализация результатов модельных расчетов пространственной динамики биомассы (1 кг/м^2) (1) *Stuckenia pectinata* (2) и *Zostera noltei* (3) Северного Каспия, где (4, 5) границы моря

В условиях колебания уровня Каспийского моря для динамики водной растительности важную роль играет изменение площади, занятой прибрежно-водной растительностью (ПВР). Плотные заросли тростника, рогоза ограничивают распространение водной растительности, в первую очередь, рдестов и харовых водорослей на каспийском мелководье.

Основу ПВР устьевых областей Волги, Урала, Терека образует тростник южный *Ph. australis*. До 1930-х гг. ПВР занимала узкую (0,5–3 км) полосу вдоль морского края дельты, затем в течение последующих двадцати лет по мере снижения уровня моря происходило расширение этой области (Рисунок 30). Количественные оценки динамики зарастания островной и морской частей дельты Волги основаны на данных авианаблюдений в период относительно стабильного положения уровня моря (1963–1966 гг.) и резкого его снижения к 1978 г. В начале 1960-х гг. только относительно небольшая площадь мелководий на морском краю дельты (10–20%) была занята ПВР. Снижение уровня воды до отметки минус 29 м, резкое уменьшение глубин и затухание динамической активности вод привели к бурному развитию растительности и в авандельте. К концу рассматриваемого периода акватория, занятая растительностью в отдельных районах превышала

90% площади, а ширина растительного покрова достигала 50 км (Рисунок 30) [14].

В период регрессии Каспийского моря, осушенные площади бывшего морского дна в восточной части Северного Каспия практически полностью превратились в солончаки, на которых максимальное развитие получили только солевыносливые низкорослые растения. Аналогичные процессы протекали в западной части Северного Каспия, в Аграханском заливе, южная часть которого к 1970 г. представляло мелководное соленое озеро-болото. Подъем уровня Каспийского моря после 1978 г. привел к росту глубин в авандельте Волги с 0,5–1 м до 2–3 м. Это отрицательно повлияло на развитии ПВР и привело к практически полному ее исчезновению. Области, занятые ПВР, сместились в островную зону и заместили сенокосные и пастбищные луга, которые к этому времени получили здесь широкое распространение [14].

По данным наблюдений к 1976 г. практически для всех районов островной зоны и авандельты Волги площадь ПВР превышала 70% [14]. Вместе с тем, в период снижения уровня Каспийского моря модельная динамика зарастания островной зоны и морской части дельты в целом адекватна данным наблюдений. Это дало основание экстраполировать расчетные оценки как на годы, когда систематических натурных исследований не проводилось, так и на всю устьевую область Волги. По результатам расчета (Рисунок 30) для дельты Волги ПВР должна была смениться луговой растительностью в начале 1970–х гг. После 1980 г. с подъемом уровня моря ПВР начинает развиваться вновь и в настоящее время следует ожидать, что в дельте Волги ее площадь превысит 50%. Для островной области (по результатам расчетов) площадь ПВР оставалась стабильной примерно до 1980 г. (35–45%), в период резкого подъема уровня возросла до 75%, затем снизилась до 30% и в настоящее время площадь ПВР занимает 45–50% территории (Рисунок 30). Таким образом, к 1980 г. островная зона в результате зарастания должна была потерять свое значение в качестве биотопа для водоплавающих птиц, млекопитающих и беспозвоночных животных. Дальнейшее повышение уровня моря привело к отступлению тростниковых зарослей и

локализации их в островной зоне. В авандельте по результатам расчетов площадь ПВР должна сократиться практически до нуля, что соответственно привело к иному пространственному распределению водоплавающих птиц, большая часть популяций которых должна была «уйти» в глубь дельты Волги. Это, вероятно, снизило риски гибели для популяций водоплавающих птиц при возможных разливах нефти [14]. Увеличение уровня моря и объемов речного стока с середины 1990-х гг. привели к восстановлению дельт малых рек западного и восточного побережья Каспия. Увлажненные прибрежные территории активно зарастают прибрежно–водной растительностью. В тоже время развитие растительности, особенно в восточной части Северного Каспия, все еще ограничено засоленными прибрежными почвами.

Таким образом, построенные математические модели отклика водной и прибрежно-водной растительности Северного Каспия на изменение уровня и солености воды адекватно отражают природные процессы и позволяют прогнозировать ущерб водным биоресурсам при изменениях климата и хозяйственной деятельности.

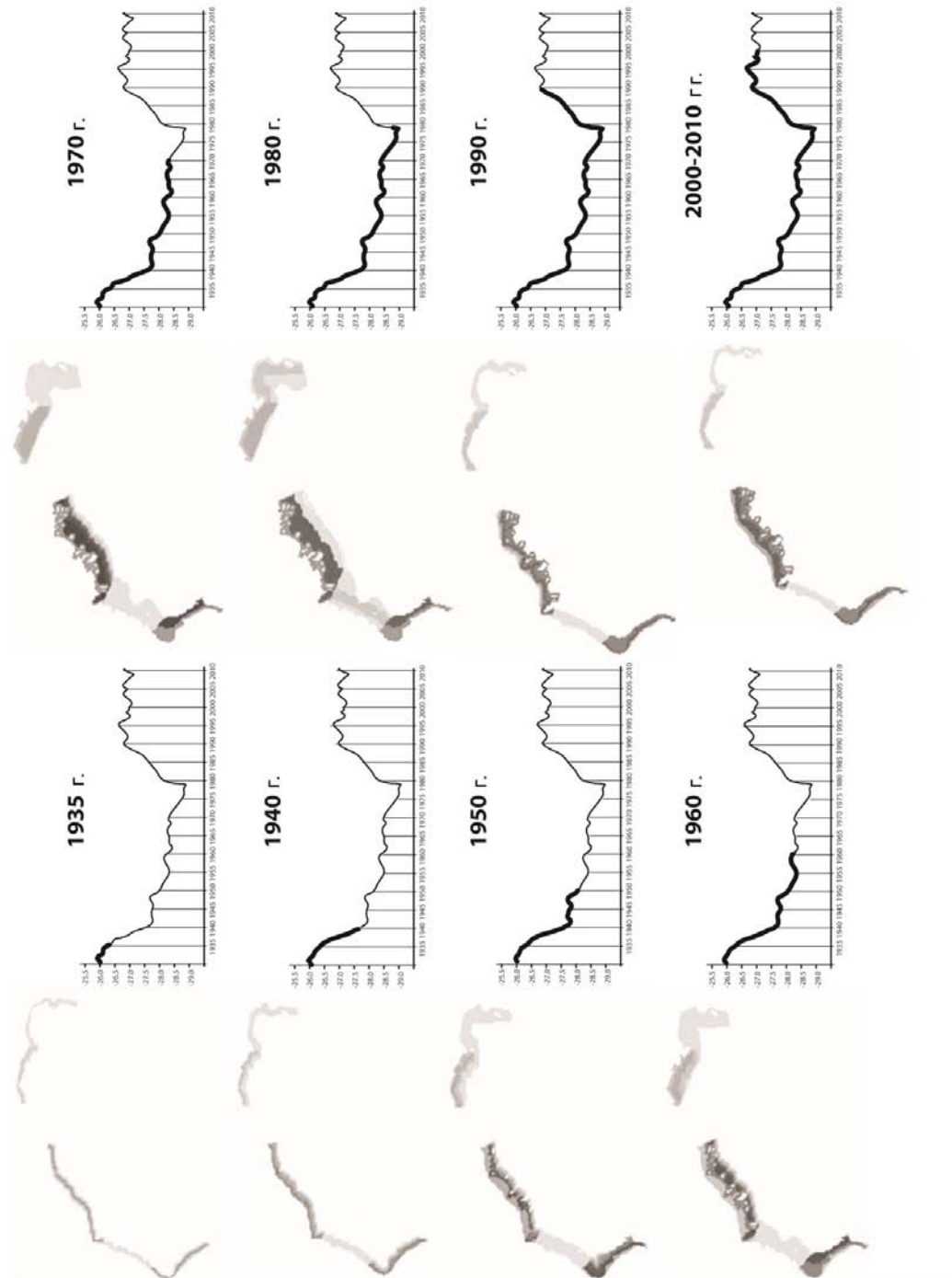


Рисунок 30 Визуализация результатов модельных расчетов многолетней динамики обилия прибрежно-водной растительности (*Phragmites australis*) Северного Каспия (темный фон – высокая плотность, светлый фон – низкая плотность)

ГЛАВА 6 МАКРОФИТЫ В ПРОИЗВОДСТВЕННОМ ЭКОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ НЕФТЕГАЗОВЫХ КОМПАНИЙ

Южные и северные моря России активно осваиваются нефтегазовыми компаниями – ведется мониторинг, разведка, добыча и перекачка углеводородного сырья. На акватории Черного моря работает АО «Роснефть» с дочерними предприятиями, ПАО «Газпром» закончил в 2019 гг. прокладку газопровода «Южный поток». На акватории Азовского моря, в Темрюкском заливе, осуществляет деятельность ООО «Приазовнефть». НК «Лукойл» основной разработчик нефтяных месторождений в Каспийском море. В Баренцевом и Карском морях ведут разработку углеводородов и осуществляют их транспортировку АО «Роснефть» и ПАО «Газпром». Морские макроводоросли – важная биологическая компонента в системе производственного мониторинга нефтегазовых компаний [404]. Однако в практике экологического производственного мониторинга роль макроводорослей оценивается в основном в разделе оценки состояния окружающей среды (ОСС), в разделе оценки воздействия на окружающую среду (ОВОС) оценка негативного воздействия практически не проводится. Отчасти это связано с тем, что экологический мониторинг нефтегазовых компаний проводится в границах лицензионных участков, которые обычно расположены на удалении от береговой зоны. Соответственно лицензионные участки находятся за пределами верхних отделов морского шельфа (в южных морях России это зона супралиторали и сублиторали), и компании, проводящие инженерно-экологические исследования, зачастую игнорируют исследование фитобентоса и этот компонент исключается из мониторинга.

Анализ существующей практики показал, что в разделах ОСС дается описание распределения фитосообществ в районе исследований, оценивается видовое разнообразие, иногда указывается межгодовая динамика нескольких ключевых видов. На наш взгляд, необходимо дополнять существующий раздел анализом влияния климатических изменений на многолетнюю динамику

фитобентоса в ключевых районах с использованием методов математического моделирования.

В разделе ОВОС обычно рассчитывается ущерб для массовых промысловых видов, остальные компоненты фитосообществ игнорируются. Необходимо создавать математические модели, которые будут учитывать реакцию водорослей (на различных стадиях развития) на воздействие различных токсикантов, в первую очередь углеводородов нефти. Использование плантаций биофильтров с участием водорослей, также необходимо прописывать в Планах ликвидации аварийных разливов нефти.

Распоряжением Минприроды РФ от 22.09.2015 № 25-р «Об утверждении перечня видов флоры и фауны, являющихся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации» был утвержден перечень видов водорослей, которые являются индикаторами устойчивого развития арктических экосистем. Список насчитывает 12 видов макроводорослей. Это первый федеральный документ, в котором признается роль морских водорослей для устойчивого развития Арктики. Список рекомендован нефтегазовым компаниям, которые осваивают месторождения на арктическом континентальном шельфе, во внутренних морских водах, территориальном море и прилегающей зоне России. Документ предлагается использовать в качестве основы для разработки программ сохранения биологического разнообразия. Хотя данный документ не лишен недостатков, например, в список включена зеленая водоросль *Ulva intestinalis* – сапробионт, биологический индикатор повышенной трофности морских вод, обусловленной, прежде всего, стоком канализационных вод. Следуя документу этот вид необходимо включать в программы сохранения биологического разнообразия, хотя этот вид как раз и является индикатором негативного антропогенного воздействия на морскую среду и появляется в уже нарушенных участках прибрежной зоне, где другие виды водорослей исчезли.

6.1 Современная пространственная динамика макрофитов-эндемиков Азовского и Черного морей

Известно, что изменения во флоре водорослей могут быть хорошим маркером влияния глобальных климатических изменений на морскую биоту [493, 495]. Особый интерес представляет реакция макроводорослей, в т.ч. эндемиков, Азовского и Черного морей на современные климатические изменения в регионе, в условиях потепления поверхностного слоя и изменения прозрачности воды в Черном море. Эндемики – виды, роды, семейства или другие таксоны животных и растений, представители которых обитают на относительно ограниченном ареале, представленном небольшой географической областью [128]. Часто эндемики занесены в Красные книги, являются редкими и исчезающими видами. В тоже время эндемики способные занимать новые местообитания, могут стать видами-вселенцами. Практически всегда оценка состояния популяций эндемиков включена в программы экологического мониторинга.

В качестве примера рассмотрим пространственно-временную динамику распространения макроводорослей-эндемиков Азовского и Черного морей и представим прогноз их расселения в ближайшем будущем (Рисунок 31).

Оригинальный альгологический материал собран в Азовском и Черном (северо-кавказское побережье) морях в летний период в 2000–2015 гг. При анализе распределения водорослей-эндемиков использовали опубликованные данные, библиография приведена в [345].

В 1970-х гг. в Черном и Азовском моря было отмечено 7 видов водорослей – эндемиков этих морей [110]: зеленые водоросли – *Chaetomorpha zernovii* Woronich., *Ulva maeotica* Pr.-Lavr. (= *Ulva maeotica* (Pr.-Lavr.) P.Tsarenko), *Epicladia pontica* Rochl., *Pseudulvella nadsonii* Rochl. (= *Ulvella nadsonii* (Rochlina) Gallardo, Garreta, Ribera, Cormaci, Furnari, Giaccone, Boudouresque); красные водоросли – *Laurencia coronopus* J. Ag., *Dasyopsis apiculata* (Ag.) A. Zin. (= *Dasya apiculata* (C.Ag.) J.Ag.), *Gelidiella antipai* Celan (= *Parviphycus antipae* (Celan) B. Santelices).

Зеленая водоросль *Cladophora siwaschensis* С. Meyer, описанная как эндемик (Зинова, 1967), отнесена А.А. Калугиной-Гутник [110] к нижебореальным видам, но указано, что это редкий вид, встречающийся только в районе Керченского пролива и Каспийском море. В настоящее время этот вид указывается как эндемик Черного моря (AlgaeBase, 2018).

По данным А.А. Калугиной-Гутник [110] в Азовском море и в крымских лиманах отмечался 1 эндемичный вид – *U. maeotica*. 3 вида водорослей *D. apiculata*, *Ul. nadsonii*, *E. pontica* встречались исключительно в прибрежной акватории южного берега Крым, причем последние 2 вида обнаруживались на глубинах 30–50 м. Локально на этих же глубинах в западной части п-ва Крым в Егорлыцко-Тендровского районе была отмечена *Ch. zernovii*.

Наибольшее распространение в прибрежье всего Черного моря (за исключением одесского прибрежья и филлофорного поля Зернова) имела *L. coronopus*, являющаяся также эндемиком Средиземного моря, и *P. antipae*, встречающаяся в северной части Черного моря (западная и южная части п-ов Крым, прибрежье Румынии и Болгарии). Отметим, что в последние годы *P. antipae* рассматривается как борельно-тропический вид с широким ареалом: от Черного и Средиземного морей до тропической и субтропической Атлантики и Пацифики (AlgaeBase, 2018) и должен быть исключен из списка эндемиков Черного моря.

Часть видов-эндемиков включенных в Красную книгу Украины [141] как редкие исчезающие: *Ch. zernovii*, *Cl. siwaschensis*, *U. maeotica*, *L. coronopus*, *D. apiculata*.

Для визуализации пространственного распределения водорослей в середине прошлого века и в начале XXI века использованы опубликованные материалы (библиография приведена в [345]), данные из AlgaeBase (2018) и собственные сборы.

Некоторые водоросли-эндемики южного берега Крыма (*Ul. nadsonii*, *E. pontica*) не обнаруживаются в последние годы и, вероятно, исчезли. Другие виды *U. maeotica* и *Cl. siwaschensis* расширяют ареалы своего обитания и

осваивают новые биотопы в Черном море. Так в 2000–2010 гг. *U. maeotica* была обнаружена в районе Керченского пролива, в Темрюкском заливе и Бейсугском лимане Азовского моря, лиманах Цокур, Бугазский, Витязевский, в лиманах косы Тузла (Таманский п-ов), где она обитала при солености до 40‰ и высокой трофности вод, в начале 2010-х гг. отмечена для морского побережья Крыма. На наш взгляд такое стремительное освоение указанными водорослями новых биотопов может быть связано с климатическими изменения в Азовском и Черном морях. В последние годы (с начала 2000-х гг.) изменение прозрачности в Черном море связывают с катастрофическим развитием кокколитофорид [222], которое, в свою очередь, обусловлено потеплением морских вод в указанный период [475]. Отметим, что активное строительство и загрязнение в прибрежной зоне Черного моря угрожает обитанию в лиманах эндемиков *U. maeotica* и *Cl. siwaschensis*.

В 1990-х гг. в Азовское и Черное моря из Каспийского моря проникло 2 вида макроводорослей - *Osmundea caspica* и *Ectocarpus caspicus*, которые Н.А. Мильчакова [224] отнесла к понто-каспийским реликтам. Вероятный путь проникновения – с судами класса река-море, как компонент сообщества обрастания. Находки указанных видов за прошедшие годы в Азовском и Черном морях малочисленны, в данной работе эти виды не рассматриваются.

Анализ современного распределения водорослей-эндемиков в Азовском и Черном морях позволяет предположить, что в условиях дальнейшего повышения температуры и снижения прозрачности воды будет происходить сокращение местообитаний (и/или полное исчезновение) более холодолюбивых *E. pontica*, *Ul. nadsonii*, *Ch. zernovii*. Современные изменения в морской среде в незначительной степени отразятся на теплолюбивых *D. apiculata* и *L. coronopus*, и оптимальны для распространения на большую часть азовской и черноморской и, вероятно, средиземноморских прибрежных акваторий и лиманов *U. maeotica* и *Cl. siwaschensis* (Рисунок 36).

Если принять в качестве предположения, что *U. maeotica* и *Cl. siwaschensis* в настоящее время активно расширяют свое присутствие в Черном море, то возможно представить наиболее вероятный путь распространения

макроводорослей *U. maeotica* и *Cl. siwaschensis*. Этот процесс может происходить следующим образом: проникая в мелководные солоноводные прибрежные лиманы-озера макроводоросли могут массово развиваться.

Затем возможен перенос ветром или попадание в море через размытые песчаные пересыпи, отчленяющие эти лиманы от моря, и (или) транспортировка водорослей западным ответвлением основного черноморского течения. Т.о. указанные макроводоросли способны относительно быстро расширить свое присутствие как в прибрежье Румынии, где они уже отмечаются, так и Болгарии и Турции, а затем, возможно, попасть в Средиземное море. Заметим, что распространение из района первичного обитания в российском прибрежье до Румынии (около 1000 км) заняло примерно 10–15 лет, оставшееся расстояние до пролива Босфор (около 400 км) может занять времени вдвое меньше. В ближайшие годы наиболее вероятны находки *U. maeotica* и *Cl. siwaschensis* в Бургасских лиманах (Болгария), оз. Дурусу (Турция) и прилегающих морских акваториях [345].

Несмотря на экспансию некоторых видов водорослей-эндемиков в акватории Азовского и Черного морей, на наш взгляд, их необходимо оставлять в программах экологического мониторинга при освоении шельфовой и прибрежной зоны в Азовском и Черном морях.

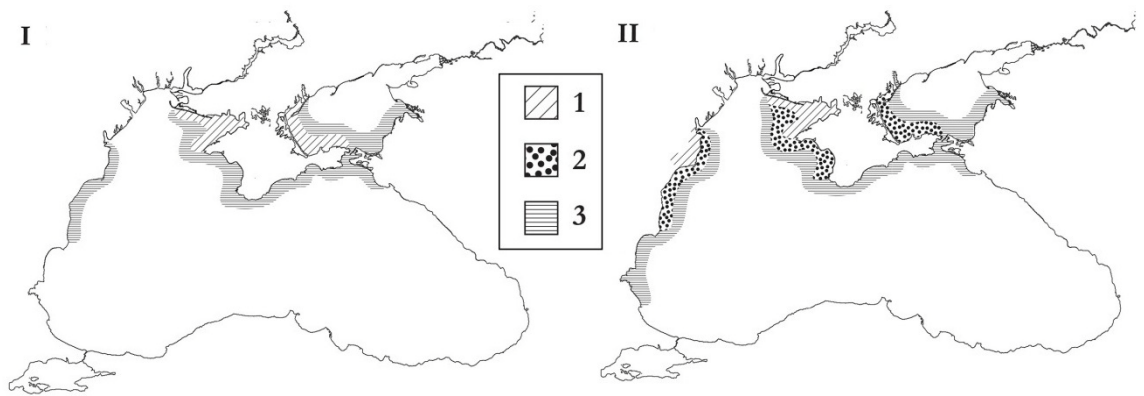


Рисунок 31 Пространственное распределение водорослей-эндемиков в Азовском и Черном морях в XX и начале XXI веков
(I – *Cladophora siwaschensis*, II – *Ulva maeotica*; 1 – данные А.Д. Зиновой [97], 2 – данные А.А. Калугиной-Гутник [110], 3 – современные данные)

6.2 Влияние изменений климата на промысловые макрофиты южных морей России

Особое внимание в программах экологического мониторинга должно уделяться промысловым и средообразующим видам.

Официальная добыча водорослей и трав в Азовском море (российский сектор) не ведется. Небольшой объем выброшенной травы *Zostera* – камки, собирается у берегов Украины, ориентировочный объем изъятия, зачастую нелегального, составляет не более 100 т камки.

В российской части Черного моря квотируется допустимое изъятие двух промысловых объектов бурых водорослей *Cystoseira* (2 вида) и морских трав *Zostera* (2 вида). Основной запас бурой водоросли *Cystoseira* в российских водах Черного моря находится в районе Туапсе – Анапа. По оценке А.А. Калугиной–Гутник [110] общий запас *Cystoseira* в советской части моря в середине 1970-х гг. составлял 1 млн. т, объем допустимого изъятия определялся в 300 тыс. т. Оценка допустимого улова (ОДУ) для бурых водорослей *Cystoseira* составляла еще недавно 10 тыс. т, причем эта оценка постоянно снижается: с 10 тыс. т в 2005 г., 8 тыс. т в 2015 г. (<http://www.rostov-fishcom.ru/otdely/oorr/docs>). При этом рекомендованный объем для изъятия составил в 2017 г. 100 т, а в 2018 – всего 3,88 т (<http://www.rostov-fishcom.ru/otdely/oorr/docs>). ОДУ для морских трав *Zostera*, основные запасы которой сосредоточены в Таманском заливе, оценивается в последние годы в 70 тыс. т, при этом в 2018 г. рекомендовано к изъятию всего 200 т (<http://www.rostov-fishcom.ru/otdely/oorr/docs>). Отметим, что более 90% разрешенного объема изъятия водорослей и трав в настоящее время не осваивается из-за отсутствия интереса добывающих компаний.

Отметим, что придерживаемся мнения [231] о необходимости временного (до 5–10 лет) запрета на добычу водорослей (*Cystoseira*) и трав (*Zostera*) в южных морях России. Финансовые и интеллектуальные усилия ведомственных НИИ по оценки запасов промысловых видов водорослей и расчеты ОДУ оптимально

направить на комплексный мониторинг фитобентоса и отдельных его компонентов.

В тоже время в условиях современных изменений солёности Азовского моря наблюдается расширение ареала обитания важного промыслового и средообразующего вида *Cystoseira barbata*. В настоящее время типичные местообитания *Cystoseira* в Азовском море и Керченском проливе сосредоточены в южной части Таманского залива, на восточной части косы Тузла, мысе Ахиллеон и Керченском п-ве – между мысами Хрони и Казантип. Показано, что основной вектор заселения *Cystoseira* направлен в юго-западную часть Азовского моря, чему способствует компенсационное придонное течение из Черного моря, которое при входе в Азовское море из Керченского пролива отклоняется на запад. В исследованиях 2014–2017 гг. обнаружена *Cystoseira barbata* в 2014 г. в районе мыса Зюк (пос. Куротное) и в 2017 г. у мыса Чаганы (пос. Золотое) в Казантипском заливе. В экспедициях 2018 г. в районе собственно мыса Казантип представителей *Cystoseira* не обнаружены. Вероятно, находки *Cystoseira* у мыса Казантип возможно ожидать в ближайшее время, однако дальнейшее продвижение бурых водорослей будет ограничено рыхлыми грунтами. Условия Азовского моря являются для водорослей рода *Cystoseira* граничными, характерна «пульсирующая» граница ареала. Факторы, вызывающие расширение ареала водорослей рода *Cystoseira* в Азовском море – увеличение солёности, прозрачности и температуры морской воды. Факторы, вызывающие сужение ареала водорослей рода *Cystoseira* в Азовском море – уменьшение солёности, прозрачности воды и увеличение количества суровых зим с ледоставом. Водоросли рода *Cystoseira* являются хорошими биологическими индикаторами для многолетних наблюдений за изменениями гидрологического режима моря.

Пример совместного воздействия изменений климата и неразумной хозяйственной деятельности является деградация филлофорного поля Зернова [346]. Начиная с 1960-х гг. деструктивные изменения Филлофорного поля Зернова связывалась исключительно с перепромыслом запасов красных водорослей [110], антропогенной сукцессией фитосообществ [231]. Однако, сопоставляя динамику

запасов филлофоры с колебаниями температуры и прозрачности в западной части Черного моря видно, что катастрофическое снижение запасов, отмеченное в 1940-х гг., увязывается с предшествующим периодом потепления, промысел в эти годы ещё не был столь масштабен (Рисунок 32). В 1950-х гг. на фоне наступившего похолодания видно некоторое восстановление запасов филлофоры. Но активный промысел в 1960–1980-е гг. окончательно подорвал существующие запасы водорослей, повышение температуры и снижение прозрачности воды лишь усугубило этот процесс. Т.е. увеличение температуры воды становится триггером, запускающим каскад изменений в черноморской экосистеме, что негативно отражается на сообществе филлофоры в такой уникальной экосистеме, как филофорное поле Зернова.

Отметим, что некоторые признаки восстановления запасов, отмеченные в конце 1990-х начале 2000-х гг. [233] можно увязать как с прекращением промысла, так и с периодом похолодания и увеличения прозрачности морской воды, отмеченными в это время. Несмотря на создание природного заказника в Украине в 2008 г. на «остатках» филофорного поля Зернова, при первых признаках восстановления запасов, началось хищническое истребление биоресурсов в этой акватории. Только усиление пограничного режима после 2014 г. прекратило браконьерский промысел биоресурсов, в т.ч. донными тралами. На Крымском полуострове проводится инвентаризация макрофитобентоса в сети прибрежных особо охраняемых природных территорий (ООПТ), ключевую роль в этом играют работы специалистов ИнБЮМ РАН [177–181, 306–319].

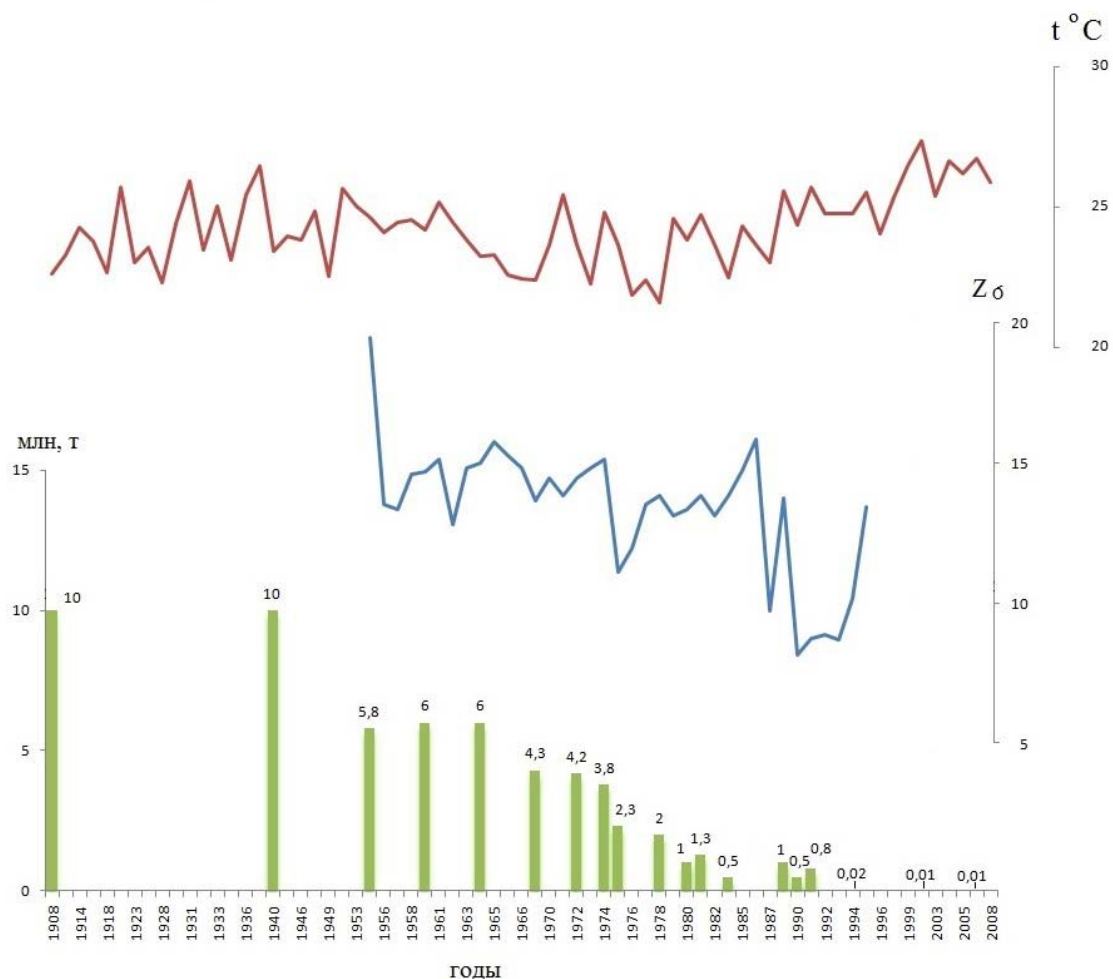


Рисунок 32 Многолетняя динамика запасов красных водорослей
Филлофорного поля Зернова

(по: [231]), температура поверхностного слоя (август) (по: [475]);
прозрачность морской воды в глубоководной части моря (по: [145])

В северной части Каспийского моря запасы *Z. noltei* в начале 1940–х гг. составляли 700 тыс. т [130]. Более поздние оценки запасов биомассы *Z. noltei* не делались, но, основываясь на данных Громова [68], их можно ориентировочно принять равными около 200 тыс. т для Северного и западной части Среднего Каспия. Исследования специалистов КаспНИИРХ [396], проведенные в середине 2000-х гг. показали рост значений биомассы *Z. noltei* по сравнению с 1980-ми гг. [68] в 1,5–2 раза, особенно это заметно в районе о-ов Тюлений возле казахстанского берега.

6.3 Макрофиты южных морей России – индикаторы устойчивого развития

В список водорослей – индикаторов устойчивого развития могут войти редкие, исчезающие виды, виды-эндемики: *Desmotrichum punctaroides*, *Phyllophora crispa*, *Gracelaria dura*, *Dasya apiculata*, *Laurencia coronopus*, *Chaetomorpha zernovii*, *Cladophora siwaschensis*, *Ulva maeotica*, включенные в Красную книгу РФ и региональные Красные книги, например, Республики Крым [140]. А также промысловые виды (*Cystoseira*, *Zostera*), которые являются эдификаторами подводных растительных сообществ и выполняют множество экосистемных функций - от биотопа и пищевого объекта для беспозвоночных и рыб до регулятора парниковых газов в системе океан / атмосфера и консерватора тяжелых металлов и радионуклидов (Таблица 13).

Макроводоросли являются важнейшим компонентом подводных сообществ южных морей России. Долговременные изменения температуры, солености и прозрачности морской воды в значительной степени влияют на функционирование фитобентоса [336, 346]. Нефть и нефтепродукты (например, при перевозке танкерами, с поверхностным стоком с суши) при попадании в морскую воду способны вносить дисбаланс в структуру и функционирование прибрежных экосистем, оказывая дополнительное негативное воздействие на растительные сообщества [327]. Поэтому, на наш взгляд, при проведении ОВОС и расчета ущерба для водорослей и трав необходимо учитывать действие, как антропогенных факторов, так и многолетние климатические тренды для конкретных морских акваторий.

Таблица 13 – Список видов макроводорослей и морских трав южных морях России – индикаторов состояния среды, рекомендуемых для включения в программы сохранения биологического разнообразия нефтегазовых компаний

Вид	Статус	Распространение
<i>Cystoseira barbata</i>	эдификатор	Черное море
<i>Cystoseira crinita</i>	эдификатор	Черное море
<i>Desmotrichum punctaroides</i>	эндемик	Черное море
<i>Cladophora siwaschensis</i>	эндемик	Азовское море, Черное море
<i>Chaetomorpha zernovii</i>	эндемик	Черное море
<i>Ulva meotica</i>	эндемик	Азовское море, Черное море
<i>Gelidiella antipai</i>	эндемик	Черное море
<i>Gracelaria dura</i>	исчезающий	Черное море
<i>Phyllophora crispa</i>	исчезающий	Черное море
<i>Laurencia coronopus</i>	эндемик	Черное море
<i>Zostera marina</i>	эдификатор	Азовское море, Черное море
<i>Zostera noltei</i>	эдификатор	Азовское море, Черное море, Каспийское море

6.4 Новый подход к определению уязвимых зон морского побережья

Имеющиеся подходы к определению уязвимых зон морского побережья, в том числе на основе оценки состояния сообществ макроводорослей, не лишены недостатков, на что указывают сами разработчики [400–403]. Основное внимание уделяется определению видового состава, биомассы, численности макрофитов и на основе этих показателей проводится оконтуривание ключевых водорослевых сообществ [156–157].

Нами предложен альтернативный подход к определению уязвимых зон морского побережья на основе оценки состояния макрофитобентоса. Наряду с указанным выше (видовой состав, биомасса численность ключевых видов макрофитов), необходимо использовать следующие параметры:

1. Выявлять морфо-физиологические особенности макрофитов (интенсивность роста, дыхания, фотосинтеза, стадии размножения, стадии зрелости) на конкретных участках побережья, в том числе подверженных антропогенному воздействию.
2. Экспериментально определять порог устойчивости доминирующих, средообразующих и массовых видов к конкретным маркам нефти и нефтепродуктов, вероятность попадания которых в морскую среду для определенных участков побережья значительна.
3. Использовать прогностические модели разливов нефти («поведения» нефтяного пятна) для конкретных районов побережья.
4. Оценивать ответную реакцию сообществ макрофитов на загрязнение и давать оперативный прогноз (от нескольких суток до нескольких лет) развития сообществ при вероятных или реальных разливах нефти.

Используя вышеуказанные подходы, возможно получить более точную оценку реакции и объективный прогноз развития сообществ макрофитов при нефтяном загрязнении в ближайшем или отдаленном будущем.

Максимально чувствительными тест-объектами к действию нефти и нефтепродуктов являются: прорастающие зиготы *F. vesiculosus* и *C. barbata*;

ювенильные спорофиты *S. latissima*; ювенильные спорофиты *Ulva prolifera*. В случае вероятной катастрофы судов, с последующим разливом нефти, максимальный ущерб популяциям (упомянутых выше видов) водорослей будет нанесен в период развития на указанных стадиях (Рисунок 33).

Отметим, что высокая устойчивость макрофитов к воздействию углеводородов нефти позволяет применять санитарные водорослевые плантации на основе *F. vesiculosus* и *S. latissima* для биоремедиации прибрежных акваторий от нефтепродуктов, что уже активно используется в нашей стране [48, 52, 233].

Нами экспериментально показано, что даже при наличии пленки нефти толщиной несколько миллиметров на поверхности воды не происходит прекращения процессов фотосинтеза [337]. Более того, через некоторое время экспозиции уровни фотосинтеза водорослей достигают практически первоначальных значений, что свидетельствует об определенных адаптивных механизмах в функциональной системе макроводорослей.

Район произрастания макроводорослей, его гидрохимическая характеристика, определенным образом накладывает отпечаток на развитие водорослей. Водоросли, произрастающие в загрязненных нефтью и нефтепродуктами акваториях, более устойчивы к воздействию нефтетоксикантов, чем аналогичные виды из относительно чистых участков литорали.

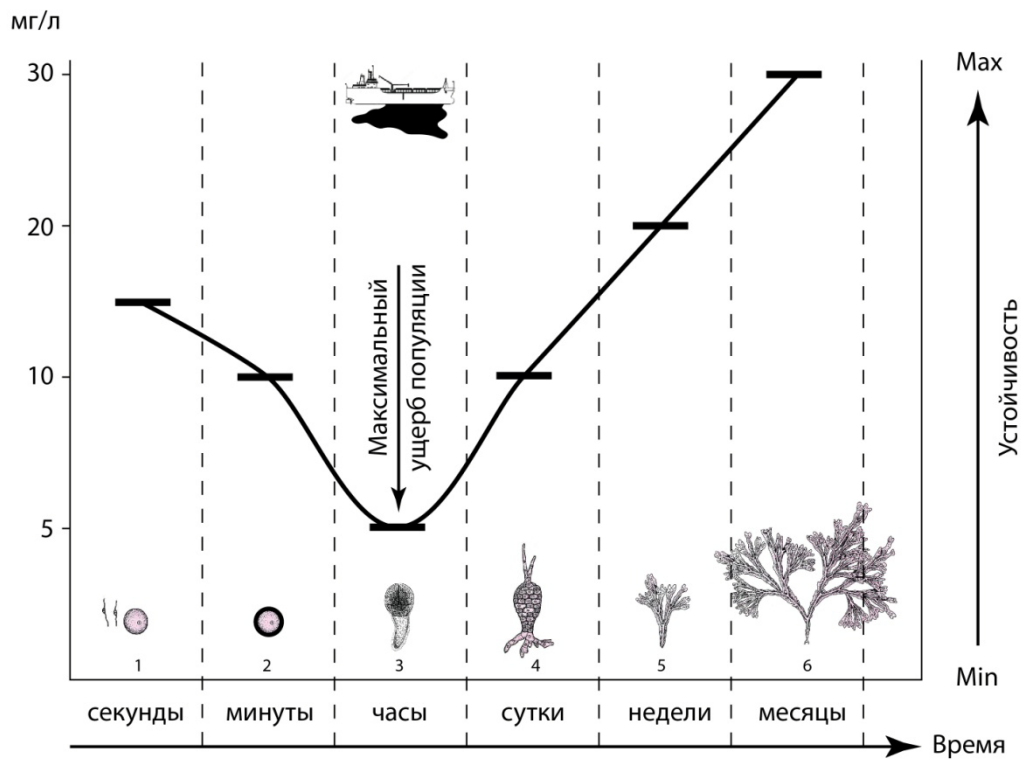


Рисунок 33 Устойчивость *Fucus vesiculosus* в течение жизненного цикла к действию нефти (1 - яйцеклетка и антерозоиды; 2 - зигота, 3 - прорастающая зигота с ризоидом; 4 - проросток с дифференцированной ризоидальной и талломической частями; 5 - ювенильный таллом; 6 - взрослый таллом)

6.5 Прогноз состояния макрофитобентоса эстуарных экосистем южных морей России

Климатические изменения (увеличение температуры вод в Черном море, колебания солености в Азовском и Каспийском морях) также повлияют на устойчивость сообществ макрофитов к действию поллютантов: происходит изменение видового состава, зоны распространения, продуктивности, сроков размножения и развития водорослей. Выявленные в результате экспериментальных исследований индивидуальные различия в толерантности макроводорослей к степени загрязнения внешней среды, процессы перестройки фитосообществ под воздействием изменений климата позволили представить прогноз состояния макрофитобентоса эстуарных экосистем южных морей России при дальнейшем воздействии имеющихся климатических изменений и уровне нефтяного загрязнения:

- в Черном море в долгосрочной перспективе (до середины XXI века) будет увеличиваться доля тепловодной флоры. Представители холодноводного комплекса водорослей будут сужать ареалы своего распространения, переходить в разряд редких и исчезающих видов.

- в Азовском море в ближайшие 10 лет будет и дальше происходить расширение зоны обитания черноморской флоры, формирование типичных черноморских сообществ.

- в Каспийском море в условиях стабильного уровня моря и солености существенных изменений для фитобентоса наблюдаться не будет, но возможно расширение зоны обитания промыслового вида морской травы *Zostera*.

- в Новороссийской бухте процесс трансформации фитосообществ будет продолжаться, что приведет в течение 10–15 лет к практически полному исчезновению типичных черноморских сообществ с участием *Cystoseira* и *Phyllophora*.

6.6 Чувствительность фитоценозов северных и южных морей России к воздействию нефтяного загрязнения

Долговременные изменения параметров морской воды в значительной степени влияют на функционирование фитобентоса. Нефть и нефтепродукты при попадании в морскую воду способны вносить дисбаланс в структуру и функционирование прибрежных экосистем, оказывая дополнительное негативное воздействие на сообщества. С долговременными трендами изменения океанографических параметров в южных и северных морях России может измениться скорость биодеструкции (в первую очередь нефтеокисляющими бактериями) углеводородов нефти в морской воде, что повлияет на устойчивость водорослевых популяций и сообществ. В тоже время макроводоросли (особенно многолетние виды со сложно дифференцированным талломом) являются субстратом для многих нефтеокисляющих бактерий, что значительно повышает эффективность такого живого биофильтра в очистке водных акваторий от нефтепродуктов, как в естественных условиях, так и при практическом применении в биремедиации.

Чувствительность (или реакция) фитоценозов северных и южных морей России к воздействию нефтепродуктов имеет выраженный сезонный характер. Весной происходит интенсивный рост практически всех макроводорослей [110, 144]. При катастрофическом воздействии (разливе нефтепродуктов) и гибели в весенний период большей части популяции, уже осенью могут появиться новые растения, образовавшиеся из спор и зигот оставшихся фертильных талломов многолетних водорослей. Однолетние макрофиты с высокой скоростью продуцирования гамет также могут достаточно быстро «нарастить свое присутствие». В этом случае восстановление популяции произойдет за 1 год, и ущерб для прибрежной экосистемы будет минимален. В случае катастрофы в летне-осенний период, когда происходят репродуктивные процессы у большинства водорослей, ущерб будет значителен. Могут погибнуть не только вегетативные талломы, но и ювенильные проростки макроводорослей. В этом

случае восстановление фитоценозов литорали и сублиторали займет 2–3 года в зависимости от наличия «фонда» фертильных водорослей, оставшихся за пределами участка катастрофы и сохраняющегося уровня нефтяного загрязнения воды и донных осадков.

На наш взгляд, разовая катастрофа скажется не столь значительно, как, например, хроническое поступление нефтетоксикантов в условиях полузакрытых губ. Попадание нефти не приведет к полному исчезновению бурых водорослей, которые являются доминантами прибрежной экосистемы (Рисунок 34). Структурный «скелет» сообщества сохранится, но вместе с тем, могут исчезнуть чувствительные к воздействию нефти группы беспозвоночных животных и водорослей. Это может привести к дисбалансу в прибрежных экосистемах и спровоцировать возникновение трудно прогнозируемых явлений, которые определенным образом способны повлиять на продуктивность и распределение макроводорослей на литорали и сублиторали. Вероятно, сукцессионные процессы в сообществе макроводорослей будут развиваться аналогично наблюдаемым в Новороссийской бухте или Кольском заливе. В тоже время, популяции макрофитов обитающие в условиях хронического загрязнения, вероятно, выработали способность к адаптации к неблагоприятным условиям. Наши эксперименты показали большую устойчивость фукусовых водорослей из загрязненных акваторий к действию нефтепродуктов, чем у их «собратьев» из относительно чистых местообитаний.

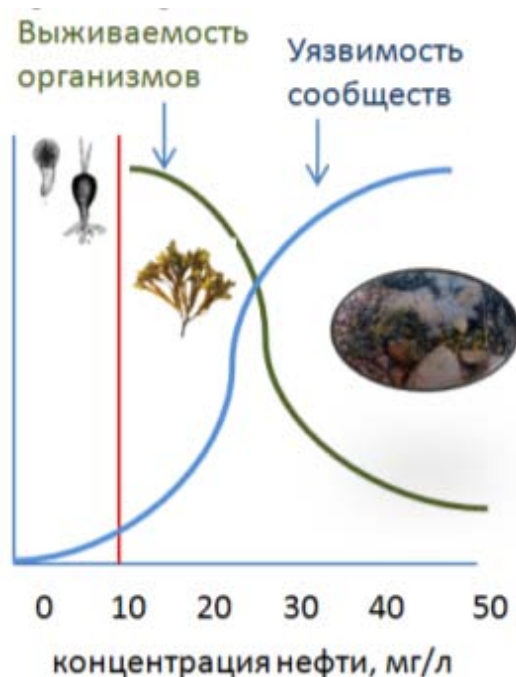


Рисунок 34 Концептуальная модель выживаемости фукусовых водорослей и уязвимости сообществ при нефтяном загрязнении

Новороссийская бухта и Кольский залив, несмотря на различия, во многом сходные морские водоемы. Главное сходство – крупные морские эстуарные экосистемы, подверженные значительному антропогенному воздействию на протяжении более чем 100 лет. Природа и Человек провели «совместный эксперимент» по вековой трансформации макрофитобентоса. Развитие сукцессий макроводорослей в случае попадания нефти будет развиваться по подобной схеме, что наблюдается в прибрежной зоне портов Мурманск и Новороссийск. Необходимо отметить, что уровень загрязнения нефтепродуктами достаточно высок на отдельных участках Черного моря (Керченский пролив, район Новороссийска и Туапсе), и в обжитых бухтах и заливах Баренцева моря, превышая ПДК в десятки раз [200, 216, 217].

ГЛАВА 7 КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ СХЕМА РЕАКЦИИ СООБЩЕСТВ МАКРОФИТОВ К ВОЗДЕЙСТВИЮ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Создание концептуальных схем устойчивости живых организмов к воздействию различных токсикантов – важная научная задача в гидробиологии. Следует отметить концептуальную модель академика Г.Г. Поликарпова [287, 506], где обоснованы, градуированы и визуализированы степени воздействия радиоизотопов на живые организмы: от бактерий, растений, животных до Человека и Биосферы, от клеток и организмов до популяций и биологических сообществ. Академик Г.Г. Поликарпов показывает, что негативные эффекты воздействия высоких доз радиации на одних уровнях организации Живого могут трудно предсказуемо отзываться на других уровнях организации Биосферы. Важно отметить, что Г.Г. Поликарпов выделяет условный верхний предел устойчивости Биосферы – «зону неопределенности», которая требует еще своего осмысления и расчета предельной устойчивости компонентов Биосферы к воздействию сверхмощных доз радиации.

Концептуальная схема профессора О.Г. Миронова [235] самоочищения вод морей умеренной зоны от токсикантов, в том числе нефтепродуктов показывает вклад абиотических и биотических факторов в этот процесс и ведущую роль живого биофильтра. О.Г. Миронов уделяет значительное внимание животной компоненте природных систем и показывает высокую устойчивость некоторых групп беспозвоночных (например, двусторчатых моллюсков) к токсическому воздействию различных поллютантов. При этом «живой биофильтр» не только осуществляет очистку водной толщи от углеводородов нефти, но и способствует их консервации и захоронению в донных отложениях, где может протекать дальнейшая химическая и биологическая деструкция токсикатов.

С.А. Патиным предложена схема восстановления и сукцессии прибрежных сообществ [273]. Показано, что после воздействия нефти восстановившаяся прибрежная экосистема может не совпадать по своим характеристикам с

первоначальным сообществом, существовавшим до фазы острого воздействия. С.А. Патин акцентирует, что главное – это восстановление уровней и динамики изменчивости (сезонной, межгодовой) продуктивности экосистемы, зафиксированных до воздействия, а какие виды сформируют новую экосистему не столь важно, исключением являются экосистемы, сложенные ключевыми промысловыми видами, исчезновение которых может нанести непоправимый ущерб экономике прибрежных территорий [273].

В концептуальной схеме Г.М. Воскобойникова [57] показаны взаимосвязи морских макрофитов и сообществ эпифитных нефтеокисляющих бактерий, исследованы процессы трансформации углеводородов нефти на поверхности талломов макрофитов. Выявлено участие различных бактериальных групп в процессах деструкции углеводородов нефти в зависимости от факторов водной среды, причем, от степени воздействия внешнего фактора, «в работу» включались различные группы нефтеокисляющих бактерий, что позволило в определенной степени регулировать этот процесс. В результате Г.М. Воскобойниковым и коллегам [57] созданы совершенно новые подходы и технологии в области биоремедиации морских акваторий.

На основе проведенных автором исследований предлагается концептуальная схема реакции сообществ макрофитов северных и южных морей России к воздействию нефтяного загрязнения (Рисунок 35). Можно выделить 4 стадии развития сообществ макрофитов: стимуляция, стабилизация, деградация и гибель. По отношению к хозяйственной деятельности человека это будет соответствовать зоне экологического неблагополучия, зоне экологического напряжения, региональной экологической катастрофе, глобальной экологической катастрофе. Что возможно соотнести с оценкой состояния природных систем: I – естественное, II – равновесное, III – кризисное, IV – критическое, V – катастрофическое, VI – коллапс [по: 404]. Концентрации нефти 10 мг/л и выше будут критичны для развития водорослей на стадии размножения и молодых проростков. По мере увеличения концентрации нефти в морской воде до 50 мг/л будет наблюдаться снижение выживаемости макроводорослей, в т.ч. фукусовых,

и увеличение уязвимости водорослевых сообществ. Концентрации нефти более 50 мг/л (соответствует 200 г/м²) приведут к тотальной гибели массовых видов водорослей. В тоже время возможна достаточно быстрая (1–2 года) колонизация поврежденных (уничтоженных) участков литорали макрофитами из соседних акваторий. При больших концентрациях нефти в морской воде, появлению нефтяного «мусса», возникновению нефтяных slickов различной толщины, будет отмечаться гибель популяций и прибрежных сообществ, при этом период восстановления прибрежных экосистем будет измеряться десятилетиями.

Вероятно, разливы сотен тысяч тонн и попадание данного объема нефти на морские мелководья, будут означать тотальную экологическую катастрофу, и восстановление таких участков побережья займет несколько десятилетий. Или это будет означать начало нового цикла развития прибрежных экосистем, где «жизненного места» макрофитам уже не найдется, а их экологическую нишу займет бактериальная экосистема?

Накопленный опыт подобных региональных или масштабных катастроф показывает, что запас прочности природных экосистем значителен. И даже катастрофы с разливами нефти 50–100 тыс. т и выше не приведут к тотальной гибели Живого. Прибрежные экосистемы восстановятся, однако этот процесс может затянуться на десятилетия, и вновь сформированные сообщества зачастую будут иметь упрощенную структуру и меньшую продуктивность.

Представленная работа является шагом в сторону познания устойчивости природных систем на основе макрофитов. Несмотря на многолетние исследования влияния нефтяного загрязнения на макрофиты многие аспекты данного процесса остаются неизученными.

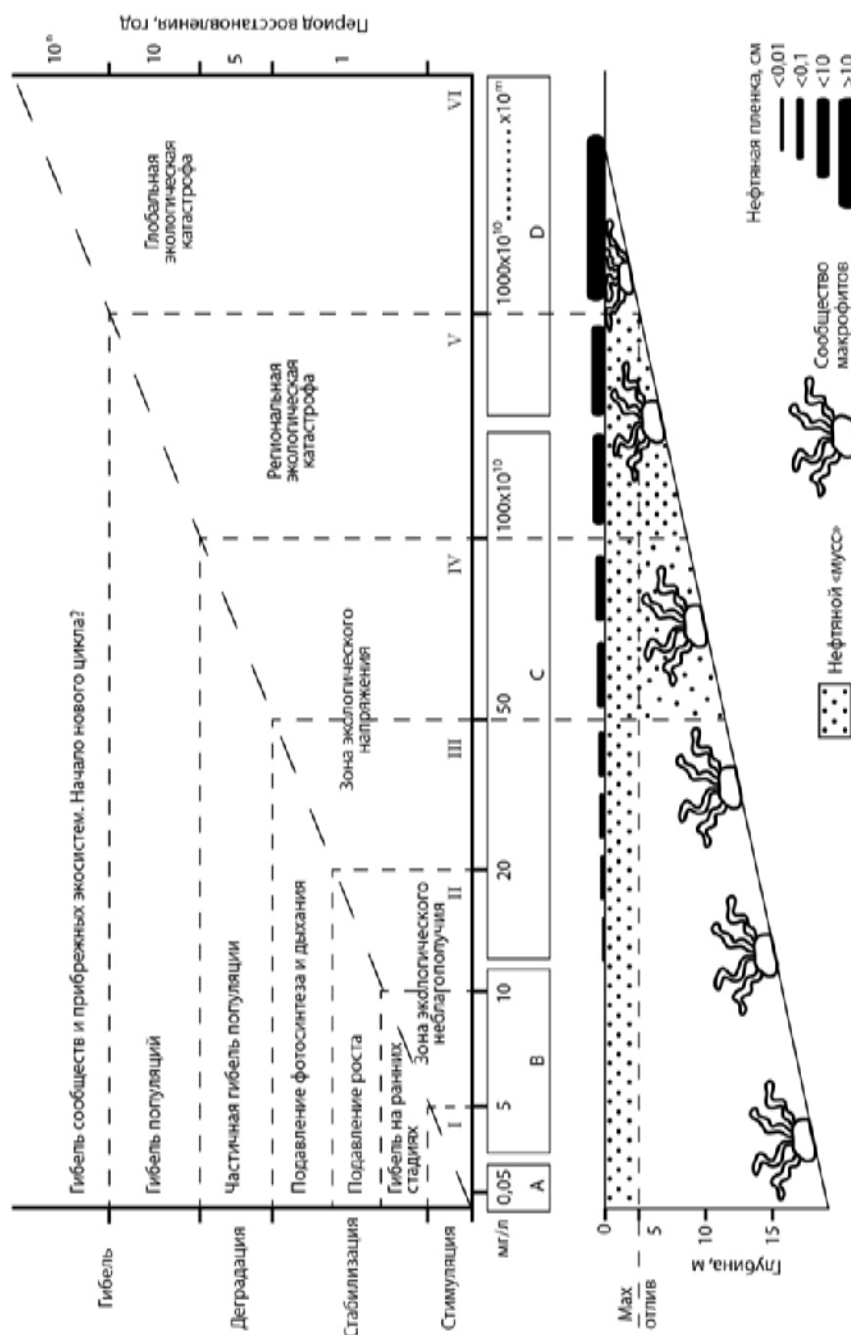


Рисунок 35 Концептуальная схема реакции сообществ макрофитов к воздействию нефтяного загрязнения.

Концентрация нефтепродуктов: А – ПДК по нефтепродуктам в водоемах, В – уровень загрязнения в портовых акваториях (до 200 ПДК), С – уровень загрязнения при региональных разливах нефти до 5 тыс. т (Балтийском море (1989 г.), в Керченском проливе (2007 г.)), D – уровень загрязнения при глобальных разливах нефти свыше 50 тыс. т (у берегов Франции (1967 г.), на Аляске (1989 г.), в Персидском (1991) и Мексиканском заливах (2010 г.)). Состояние природных систем [по: 404]: I – естественное, II – равновесное, III – кризисное, IV – критическое, V – катастрофическое, VI – коллапс

Прежде всего, неясны механизм проникновения и накопления углеводов нефти в талломах водорослей и их дальнейшая деструкция, а также границы устойчивости к нефтепродуктам водорослей со сложным жизненным циклом на ранних стадиях (для которых получение спорowego материала в экспериментальных условиях затруднительно). Мы можем только предполагать о некоторой части негативных эффектов в сложных экосистемах, где действие нефти влияет на все уровни экосистемы от бактерий и фототрофов, до растительноядных организмов, хищников и консументов. Только недавно в мире начаты исследования долговременных воздействий (при разливах нефтепродуктов) на генетическую структуру популяций фототрофов. Без окончательного ответа остается вопрос: как будут влиять глобальные климатические изменения в экосистемах на их устойчивость к возрастающему антропогенному воздействию, в том числе нефтяному загрязнению. Остается надеяться, что в ближайшие годы научное сообщество значительно продвинется в решение указанных проблем, будут получены новые результаты, дополняющие и расширяющие существующие представления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Макроводоросли являются важнейшим компонентом прибрежных экосистем северных и южных морей России. Нефть и нефтепродукты способны вносить дисбаланс в структуру и функционирование экосистем, оказывая негативное воздействия на макроводоросли – фототрофные организмы.

Наши исследования позволили установить ряд закономерностей, характерных для процесса взаимодействия растворенной и пленочной нефти с макроводорослями. Реакция макроводорослей на токсическое действие нефти и нефтепродуктов прослеживается на всех стадиях жизненного цикла. Действие нефтетоксикантов, как и других поллютантов и абиотических факторов окружающей среды (температура, освещенность, соленость и др.) способно вызывать изменения морфо-функциональных характеристик макроводорослей. При этом снижается уровень фотосинтеза, увеличивается интенсивность дыхания, что вызывает падение относительной скорости роста или гибель организма. Наименее устойчивыми к воздействию нефти и нефтепродуктов являются макроводоросли на ранних стадиях жизненного цикла. Максимальные концентрации, которые способны они переносить на этих стадиях развития, не изменяя своих морфо-функциональных характеристик, не превышают 5 мг/л (что соответствует 100 ПДК для нефтепродуктов для рыбохозяйственных водоемов) для нефти и бензина, хотя их рост и развитие возможны и при более высоких концентрациях нефтетоксикантов. Вегетативные талломы макроводорослей менее восприимчивы к воздействию токсикантов и их развитие возможно при концентрациях нефтепродуктов в воде достигающих 50 мг/л (1000 ПДК).

В то же время, высокая устойчивость макрофитов к воздействию углеводородов нефти позволяет использовать санитарные водорослевые плантации на основе *F. vesiculosus* и *S. latissima* для биоремедиации прибрежных акваторий от нефтепродуктов, что уже активно используется в нашей стране [52].

Нами экспериментально доказано, что даже при наличии пленки нефти толщиной несколько миллиметров на поверхности воды не происходит прекращения процессов фотосинтеза. Более того, через некоторое время уровни фотосинтеза водорослей достигают практически первоначальных значений, что свидетельствует об определенных адаптивных механизмах в функциональной системе макроводорослей.

Район произрастания макроводорослей, его гидрохимическая характеристика, определенным образом накладывает отпечаток на развитие водорослей. Водоросли, произрастающие в загрязненных нефтью и нефтепродуктами акваториях, более устойчивы к воздействию нефтетоксикантов, чем аналогичные виды из относительно чистых участков литорали. Климатические изменения (увеличение температуры вод в Черном и Баренцевом морях, колебания солености в Азовском и Каспийском морях) также повлияют на устойчивость сообществ макрофитов к действию поллютантов: происходит изменение видового состава, зоны распространения, продуктивности, сроков размножения и развития водорослей.

При колебаниях параметров водной среды может измениться скорость биодеструкции углеводородов нефти в морской воде, что повлияет на устойчивость водорослевых популяций и сообществ. Макроводоросли (многолетние виды со сложно дифференцированным талломом) являются субстратом для многих нефтеокисляющих бактерий, что значительно повышает эффективность такого живого биофильтра в очистке водных акваторий от нефтепродуктов, как в естественных условиях, так и при практическом применении в биремедиации.

Новороссийская бухта и Кольский залив, несмотря на различия, во многом сходные морские водоемы. Главное сходство в том, что они являются крупными морскими эстуарными экосистемами, подверженные значительному антропогенному воздействию на протяжении более 100 лет. Природа и Человек провели «совместный эксперимент» по вековой трансформации макрофитобентоса. В случае попадания нефти в прибрежную зону морей реакция

фитоценозов будет подобной произошедшей в районе портов Мурманск и Новороссийск. Необходимо отметить, что уровень загрязнения нефтепродуктами в настоящее время уже достаточно высок на отдельных участках Черного моря (Керченский пролив, район Новороссийска и Туапсе), и в обжитых бухтах и заливах Баренцева моря, превышая ПДК в десятки раз.

Представленная работа является небольшим шагом в сторону познания устойчивости природных систем на основе макрофитов. Хотелось бы указать на некоторые нерешенные вопросы. Не ясен механизм проникновения и накопления углеводородов нефти в талломах водорослей и их дальнейшая деструкция. Не ясны границы устойчивости к нефтепродуктам водорослей со сложным жизненным циклом на ранних стадиях (для которых получение спорowego материала в экспериментальных условиях затруднительно). Мы можем только предполагать о некоторой части негативных эффектов в сложных экосистемах, где действие нефти влияет на все уровни экосистемы от бактерий и фототрофов, до растительноядных организмов, хищников и консументов. Только недавно в мире начаты исследования генетической структуры популяций фототрофов, пострадавших при разливах нефтепродуктов. Без окончательного ответа остается вопрос: как будут влиять глобальные климатические изменения в экосистемах на их устойчивость к возрастающему антропогенному воздействию, в том числе нефтяному загрязнению.

ВЫВОДЫ

1. Циклические изменения океанографических факторов (соленость, температура, прозрачность воды) могут влиять на устойчивость фитоценозов к нефтяному загрязнению, повышая или понижая уязвимость отдельных компонентов водорослевых сообществ. В условиях повышения солёности Азовского и Каспийского морей устойчивость фитоценозов к воздействию нефтяных разливов увеличивается, в Черном и Баренцевом море (в условиях повышения температуры и снижения прозрачности воды) уязвимость фитоценозов возрастает.

2. Многолетняя трансформация фитобентоса Кольского залива Баренцева моря и Новороссийской бухты Черного моря (двух наиболее крупных морских акваторий, имеющих в настоящее время и в перспективе большое хозяйственное значение) имеет сходные черты, что обусловлено, как климатическими изменениями, так и антропогенным воздействием, в т.ч. нефтяным загрязнением.

3. В Черном море и Керченском проливе масштабная катастрофа танкера (ноябрь 2007 г.) с разливом более 2000 т нефтепродуктов (мазута) не оказала долговременного значительного воздействия на прибрежные сообщества макрофитов, что связано с сукцессионными процессами фитоценозов в позднеосенний период.

4. На основе натурных и экспериментальных данных для водорослей Баренцева и Черного морей определено, что наиболее устойчивыми к действию нефти и нефтепродуктов являются фукусовые и ламинариевые, менее – ульвовые, бангиевые, церамиевые и пальмариевые. Фукусовые водоросли менее восприимчивы к воздействию токсикантов и их развитие возможно при концентрациях нефтепродуктов в морской воде до 50 мг/л.

5. Макроводоросли на ранних стадиях развития наиболее чувствительны к действию углеводов нефти и могут являться индикаторами оценки состояния водной среды. Максимальные концентрации нефтепродуктов, которые способны

переносить устойчивые виды (фукусовые водоросли) на ранних стадиях развития, не превышают 5 мг/л.

6. Экспериментальные исследования показали, что макрофиты, произрастающие в умеренно загрязненных акваториях, в отличие от водорослей из чистых районов, адаптированы к воздействию высоких концентраций углеводородов нефти. При крупных техногенных авариях и попадании нефти в морскую среду устойчивость водорослевых сообществ умеренно загрязненных прибрежных зон будет выше, чем у сообществ из чистых акваторий.

7. Отмеченный широкий диапазон толерантности к нефтепродуктам у ряда доминантных видов бурых водорослей Баренцева и Черного морей, наряду с представленными в литературе сведениями об их способности к поглощению и нейтрализации углеводородов нефти, позволяет дать более высокую оценку роли макрофитов в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения.

8. Предложен новый подход к определению уязвимых зон морского побережья на основе оценки состояния макрофитобентоса, включающий исследование морфо-физиологических характеристик макрофитов; экспериментальное обоснование устойчивости макрофитов к конкретным сортам нефти и нефтепродуктов, вероятность попадания которых в морскую среду для ключевых участков побережья значительна; применение прогностических моделей разливов нефти («поведения» нефтяного пятна) для наиболее чувствительных прибрежных акваторий; оценка ответной реакции сообществ макрофитов на нефтяное загрязнение и скорости восстановления подводных сообществ.

9. На основе оригинальных многолетних экспериментов и литературных данных по влиянию нефтепродуктов на морские макрофиты впервые предложены адаптированные математические модели, которые позволяют прогнозировать ущерб водным биоресурсам при разливах нефти в Азовском, Каспийском и Баренцевом морях.

10. Впервые разработанная концептуальная схема реакции сообществ макрофитов северных и южных морей России к нефтяному загрязнению,

выявляющая и описывающая сходные реакции макрофитов различных широт к данному фактору, адекватно отражает реально происходящие природные процессы, дает возможность прогнозирования долговременных изменений и может служить методической основой для проведения экологического картирования прибрежных акваторий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азовский А.И. Структура населения переходных зон в условиях сложных средовых градиентов (на примере макробентоса эстуария реки Черной, Кандалакшский залив, Белое море) / А.И. Азовский, С.В. Обридко, И.В. Бурковский, А.П. Столяров // Океанология. – 1998. – Т. 38, № 3. – С. 412–420.
2. Аладин Н.В. Палеолимнология и палеогалинность Каспия и предшествующих ему водоемов за последние 15 миллионов лет / Н.В. Аладин, И.С. Плотников // Каспийский плавучий университет. Научный бюллетень. – 2000. – Вып. 1. – С. 51–64.
3. Алфимов Н.Н. Влияние загрязнений на распределение водорослей / Н.Н. Алфимов // Труды Всесоюзного совещания работников водорослевой промышленности СССР. – 1962. – Т. 1. – С. 124–130.
4. Амиргалиев Н.А. К эколого-токсикологической оценке Урало-Каспийского бассейна / Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений // Материалы 1 Международ. научно-практич. конфер. (Астрахань, 16-18 февраля 2005 г.). Астрахань: КаспНИИРХ. – 2005. – С. 13–16.
5. Арнольди В.М. Кубанский Витязевский лиман: Альгологическая экспедиция / В.М. Арнольди // Журнал Рус. ботан. о-ва. – Петроград. – 1922. – Т. 7. – С. 47–51.
6. Водоросли Суджукской лагуны (у Новороссийска) / В.М. Арнольди // Изв. Рус. гидрол. ин-та. – Л. – 1924. – Вып. 10. – С. 45–58.
7. Арнольди Л.В. О литорали в Черном море / Л.В. Арнольди // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1948. – Т. 6. – С. 353–359.
8. Артюхин Ю.В. Перестройки береговой зоны Азовского моря как фактор некоторых исторических событий XVIII-XX вв. / Ю.В. Артюхин / Историко-географический сборник. – Вып. 1. Краснодар: ООО «Карика». – 2007. – С. 313–328.

9. Афанасьев Д.Ф. Макрофитобентос российского Азово-Черноморья. / Д.Ф. Афанасьев, И.Г. Корпакова – Ростов-на-Дону: АзНИИРХ. – 2008. – 291 с.
10. Афанасьев Д.Ф. Размерно-возрастная структура популяций цистозеры Северо-Кавказского побережья Черного и Азовского морей. в кн.: Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море / Д.Ф. Афанасьев, О.В. Степаньян. – Апатиты: КНЦ РАН. – 2001. – С. С. 125–135.
11. Балашова Н.Б. Альгология на кафедре ботаники Санкт-Петербургского Государственного университета / Н.Б. Балашова, Н.И. Стрельникова // Вестник СПбГУ. – Сер. 3. – 2013. – Вып. 3. – С. 109–133.
12. Бейдеман И.Н. Смены растительного покрова по берегам и дну залива им. Кирова, в связи с отступлением Каспийского моря / И.Н. Бейдеман // Ботанический журнал. – 1951. – Т. 36. №1. – С. 80–85.
13. Беленикина О.А. Красные водоросли в системе биомониторинга сублиторали Черного моря: автореф. дис. ... канд. биология наук / Беленикина Ольга Александровна. – М., 2005. – 20 с.
14. Бердников С.В. Пространственно-детализированная модель многолетней динамики прибрежно-водной растительности и численности водоплавающих птиц устьевой области Волги / С.В. Бердников, Л.В. Маркитан, О.В. Степаньян // Успехи современной биологии. – 2009. – №1. Т. 129. – С. 80–92.
15. Бердников С.В. Воздействие нефтегазового комплекса на экосистему Северного Каспия и экологическое районирование акватории / С.В. Бердников, О.В. Степаньян, А.А. Курапов // Современные проблемы аридных и семиаридных экосистем юга России. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. – 2006. – С. 431–451.
16. Бердников С.В. Оценка влияния разливов нефти на распределение прибрежно-водной растительности и водоплавающих птиц Северного Каспия (модельный эксперимент) / С.В. Бердников, О.В. Степаньян, Л.В. Маркитан // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2018. – №5. – С. 14–19. DOI: 10.30713/2411-7013-2018-5-14-19.

- 17.Березенко Н. С. Изменение донной растительности Новороссийской бухты (1997–2001 гг.) // Геоэкологические исследования и охрана недр. – М.: Геоинформцентр, 2002. – Вып. 2. – С. 67–77.
- 18.Березенко Н.А. Эколого-таксономический состав макрофитобентоса района выпуска нефтесодержащих сточных вод ПНБ «Шесхарис» (Цемесская бухта, Черное море) / Н.А. Березенко // Фундаментальные исследования. – 2015. – Вып. 6. – С. 219–224.
- 19.Березенко Н.А. Анализ изменений фитоценотической структуры макрофитобентоса в районе выпуска нефтесодержащих сточных вод / Н.А. Березенко, С.А. Литвинская // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2014. – № 3. – С. 45–49.
- 20.Биологические аспекты загрязнения морской среды / Под ред. О.Г. Миронова. – Киев: Наукова думка. – 1988. – С. 124–156.
- 21.Биологические ресурсы моря и нефтяное загрязнение / Под ред. О.Г. Миронова. – М.: Пищ. пром-сть. – 1972. – 105 с.
- 22.Богданова А.К. Сгонно-нагонная циркуляция и термический режим Черного моря / А.К. Богданова // Тр. Севаст. биол. ст. – Киев: Наукова думка. – 1959. – Вып. 2. – С. 335–352.
- 23.Блинова Е.И. Макрофиты восточного побережья Каспийского моря / Е.И. Блинова // Новости систематики низших растений. – 1974. – Т. 11. – С. 105–112.
- 24.Блинова Е.И. Типы растительности макрофитов сублиторали Мурмана / Е.И. Блинова // Тр. молодых ученых ВНИРО. – М., 1964. – С. 136–140.
- 25.Блинова Е.И. Вертикальное распределение и количественный учет макрофитов Айновых островов (Баренцево море) / Е.И. Блинова // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 41–55.
- 26.Блинова Е.И. Водоросли–макрофиты и травы морей европейской части России / Е.И. Блинова. – М.: ВНИРО. – 2007. – 114 с.

27. Блинова Е.И. Сезонная и многолетняя динамика и скорость восстановления климаксовых фитоценозов цистозеры Чёрного моря / Е.И. Блинова, М.Ю. Сабурин // Прибрежные гидробиологические исследования. – М.: ВНИРО. – 1999. – С. 46–59.
28. Болтачёв А.Р. Морские рыбы Крымского полуострова. / А.Р. Болтачёв, Е.П. Карпова – Симферополь: Бизнес-Информ. – 2012. – 224 с.
29. Бурковский И.В. Структура макробентоса беломорской литорали при выраженном градиенте факторов среды / И.В. Бурковский, А.И. Азовский, А.П. Столяров, С.В. Обридко // Журн. общ. биол. – 1995. – Т.56. Вып. 1. – С. 59–70.
30. Виноградова К.Л. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. / К.Л. Виноградова – Л.: Наука. – 1974. – 168 с.
31. Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли / К.Л. Виноградова. – Л.: Наука. – 1979. – 147 с.
32. Виноградова К.Л. Роды *Chaetomorpha* Kützinger и *Rhisoclonium* Kützinger (Siphonocladales) в северных морях СССР / К.Л. Виноградова // Новости систематики низших растений. – 1986. – Т. 23. – С. 13–25.
33. Виноградова К.Л. Виды *Ceramium* (Ceramiales, Rhodophyta) в северных морях России. / К.Л. Виноградова // Ботанич. журнал. – 2005. – Т. 90, № 6. – С. 884–890.
34. Виноградова К.Л. Виды *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) в северных морях России. / К.Л. Виноградова // Ботанич. журнал. – 2007. – Т. 92, № 4. – С. 532–543.
35. Виноградова К.Л. Порядок Ceramiales (Rhodophyta) во флоре Северного Ледовитого океана. / К.Л. Виноградова // Ботанич. журнал. – 2011. – Т. 96, № 6. – С. 681–695.
36. Вилкова О.Ю. Распределение и состояние запасов цистозеры в российской части Черного моря / О.Ю. Вилкова // Рыбное хозяйство. 2005. №5. С. 70–71.
37. Водоросли. Справочник / Под ред. Вассер С.П., Кондратьева Н.В.. Масюк

- Н.П. и др. – Киев: Наукова думка. – 1989. – 608с.
38. Возжинская В.Б. Эколого-биологические основы культивирования и использование морских донных водорослей. / В.Б. Возжинская, А.Н. Камнев. – М.: Наука. – 1994. – 202 с.
 39. Возжинская В.Б., Цапко А.С., Блинова Е.И., Калугина А.А., Петров Ю.Е. Промысловые водоросли СССР. Справочник. / В.Б. Возжинская, А.С. Цапко, Е.И. Блинова, А.А. Калугина, Ю.Е. Петров. – М.: Пищ. пром-сть. – 1971. – 270 с.
 40. Волков Л.И. Растительность Каспийского моря / Л.И. Волков // Изв. Ростовского пед. института. – 1934. – Т. I. – С. 69–77.
 41. Воронихин Н.Н. Бурые водоросли (Phaeophyceae) Черного моря / Н.Н. Воронихин // Русский бот. журн. – 1908. – №1-2. – С. 19–46.
 42. Воронихин Н.Н. Бурые водоросли (Phaeophyceae) Черного моря / Н.Н. Воронихин // Русский бот. журн. – 1908. – №3-4. – С. 113–138.
 43. Воронихин Н.Н. О распределении водорослей в Черном море / Н.Н. Воронихин // Русский бот. журн. – 1908. – №7. – С. 181–200.
 44. Воронихин Н.Н. Зеленые водоросли (Chlorophyceae) Черного моря / Н.Н. Воронихин // Русский бот. журн. – 1909. – №6. – С. 137–180.
 45. Воскобойников Г.М. Механизмы адаптации, регуляции роста и перспективы использования макрофитов Баренцева моря: автореферат дис. ... доктора биологических наук. / Воскобойников Григорий Михайлович. – Мурманск, 2006. – 45 с.
 46. Воскобойников Г.М. Опыт плантационного выращивания ламинарии в заливе Грен-фьорд (Шпицберген) / Г.М. Воскобойников, В.А. Шахвердов / Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа // Мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Мурманск, 2–4 ноября 2016 г.). Вып. 13. (под общ. ред. Г.Г. Матишова и Г.А. Тарасова). – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. – 2016. – С. 62–65.

47. Воскобойников Г.М. Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей. / Г.М. Воскобойников, А.Н. Камнев. – Л.: Наука. – 1991. – 96 с.
48. Воскобойников Г.М. Проблемы и перспективы биотехнологии культивирования бурых водорослей в Баренцевом море / Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, Н.Н. Пантелеева // Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей. – М.: Наука. – 2005. – С. 256–273.
49. Воскобойников Г.М. Изменения у макрофитов литорали Баренцева моря под влиянием нефтепродуктов / Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, И.В. Рыжик, О.В. Степаньян // Сб. мат. междунар. конф. Нефть и газ арктического шельфа. – Апатиты: КНЦ РАН, 2004. – С. 67–69.
50. Воскобойников Г.М. Об устойчивости морских макрофитов к нефтяному загрязнению / Г.М. Воскобойников, Г.Г. Матишов, О.Д. Быков и др. // Доклады АН. – 2004. – Т. 397, № 6. – С. 842–844.
51. Воскобойников Г.М. Морфофункциональные изменения макроводорослей и прогноз развития прибрежных фитоценозов мурманского побережья под влиянием нефтяного загрязнения / Г.М. Воскобойников, О.В. Степаньян // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. – Владивосток: Дальнаука. – 2007. – С. 392–418.
52. Воскобойников Г.М. Санитарная водорослевая плантация для очистки прибрежных акваторий от нефтепродуктов: от теории к практике / Г.М. Воскобойников, В.В. Ильинский, Е.М. Лопушанская, М.В. Макаров, Д.В. Пуговкин, И.В. Рыжик, А.В. Ляймер, Д.Б. Йенсен // Вопросы современной альгологии. – 2017. – № 3 (15). – С. 1–76.
53. Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. / Л.Д. Гапочка. – М.: МГУ. – 1981. – 204 с.
54. Гаргопа Ю.М. Сопряженность крупномасштабных изменений биопродуктивности Азовского моря и гидрометеорологических условий ее

- формирования / Ю.М. Гаргопа // Изв. вузов Сев.-Кавк. региона. Естеств. науки. – 2003. – №2. – С. 78–82.
55. Гасанов Р.А. Нефтяное и промышленное загрязнение. Фотосинтез фитопланктона / Р.А. Гасанов // Человек и Биосфера. Выпуск 7. – М.: МГУ. – 1982. – С. 163–167.
56. Гейдаров Ф.А. Содержание нефтяных углеводородов в донных отложениях и его взаимосвязь с источниками их поступления / Ф.А. Гейдаров // Исследования гидрохимических процессов в море // Тр. ГОИН. – Л.: Гидрометиздат, 1979. – Вып. 149. – С. 48–51.
57. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Том V. Азовское море. – Л.: Гидрометиздат, 1991. – 299 с.
58. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды: справочные материалы. – М.: Социально-экологический Союз, 2000. – 148 с.
59. Гоби Хр.Я. Флора водорослей Белого моря и прилегающих к нему частей Северного Ледовитого океана. / Хр.Я. Гоби. – СПб. – 1878. – 85 с.
60. Громов В.В. Морская водная растительность Новороссийской бухты в зоне верхней сублиторали / В.В. Громов // Сб. статей, посвященный 50-летию Новороссийской биостанции. – Ростов-на-Дону: РГУ. – 1973. – С. 52–54.
61. Громов В.В. Экологические особенности развития донной растительности Новороссийской бухты / В.В. Громов // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии и макрофитобентосу. – М. 1974. – С. 41–44.
62. Громов В.В. Бентосная растительность Азовского моря / В.В. Громов // Тез. докл. обл. научн. конфер. по итогам работы АзНИИРХа за 25 лет (г. Ростов-на-Дону, 30 сентября 1983 г.). – Ростов-на-Дону, 1983. – С. 28–30.
63. Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. / Громов Валентин Валентинович. – СПб. – 1998. – 50 с.
64. Громов В.В. Особенности динамики, распределения и продуктивности макрофитобентоса Азовского моря / В.В. Громов // Закономерности

- океанографических и биологических процессов в Азовском море. – Апатиты: КНЦ РАН. – 2000. – С. 245–258.
65. Громов В.В. Появление бурой водоросли *Cystoseira crinita* в Азовском море / В.В. Громов // Тез. докл. науч. семинара «Виды-вселенцы в европейских морях России» (г. Мурманск, 27–28 января 2000 г.). – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000. – С. 31–32.
66. Громов В.В. Водная и прибрежно–водная растительность авандельты р. Волги и Северного Каспия / В.В. Громов // J. of Siberian Federal University. – 2009. – Biology 3 (2). – P. 286–298.
67. Громов В.В. Водная прибрежно–водная растительность авандельты р. Волги, калмыцкого и казахского побережья / В.В. Громов // J. of Siberian Federal University. – 2010. – Biology 2 (3). – P. 250–266.
68. Громов В.В. Макрофитобентос южных морей России. Водоросли северо-кавказского побережья Черного моря, прибрежно-водная растительность Азовского моря и Северного Каспия. / В.В. Громов // Palmarium Academic Publishing. – 2012. – 337 с.
69. Громов В.В. Особенности развития донных биоценозов в прибрежной зоне Азовского моря / В.В. Громов, Е.И. Студеникина, Л.Н. Фроленко, В.Н. Шевченко // Тез. докл. 6 съезда Всесоюз. гидробиология общества (г. Мурманск, 8-11 октября 1991 г.). Ч. 1. – Мурманск: Полярная Правда, 1991. – С. 45–46.
70. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassis) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. – Ростов-на-Дону: БКН. – 2000. – 500 с.
71. Гусев М.В. Физиолого-биохимические основы микробиологического окисления нефтепродуктов в море / М.В. Гусев, Т.В. Коронелли // Человек и биосфера. Вып. 7. – М.: МГУ. 1982. – С. 20–31.
72. Гусев М.В. Биodeградация дизельного топлива в присутствии легкодоступного органического вещества / М.В. Гусев, Т.В. Коронелли,

- В.Н. Максимов, В.В. Ильинский // Человек и биосфера. Вып. 7. – М.: МГУ. – 1982. – С. 8–19.
73. Гусев М.В., Коронелли Т.В., Сенцова О.Ю., Стоева С. Нефтеокисляющая микрофлора арктических морей СССР / М.В. Гусев, Т.В. Коронелли, О.Ю. Сенцова, С. Стоева // Микробиология. – 1978. – Т. 47, № 4. – С. 762–764.
74. Гурьянова Е.Ф. Литораль Восточного Мурмана / Е.Ф. Гурьянова, П.В. Ушаков // Исследования морей СССР. – 1929. – Т. 10. – С. 5–40.
75. Гурьянова Е.Ф. Литораль Кольского залива / Е.Ф. Гурьянова, И.Г. Закс, П.В. Ушаков // Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспытателей. – 1930. – Т. 60, № 2. – 120 с.
76. Дашкевич Л.В. Оценка ледовитости Азовского моря в XXI веке по спутниковым снимкам Terra/Aqua MODIS и результатам математического моделирования / Л.В. Дашкевич, Л.Д. Немцева, С.В. Бердников // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2016. – Т. 13, №5. – С. 91–100.
77. Декенбах К.Н. К характеристике флоры водорослей Черного моря / К.Н. Декенбах // Труды Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. – Отд. ботаники. – Т. 37. № 2–3. СПб. – 1908. – С. 47–52.
78. Дивавин И.А. О различной чувствительности к нефтяному загрязнению фракций ДНК *Polysiphonia* ораса / И.А. Дивавин // Биологическая продуктивность южных морей. – Киев: Наукова думка. – 1974. – С. 291–297.
79. Дивавин И.А. Изменение биохимических показателей некоторых прибрежных гидробионтов Баренцева моря при экспериментальной нефтяной интоксикации / И.А. Дивавин, В.Е. Ерохин // Гидробиолог. журн. – 1978. – Т. 14, № 5. – С. 73–77.
80. Димитрова-Конаклиева С. Флора на морските водорасли в България (Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta). / С. Димитрова-Конаклиева. – София: Pensoft, 2000. – 304 с.

- 81.Дмитриева Б.Ю. Симбиотическая микрофлора бурых водорослей рода *Laminaria* как биоиндикатор экологического состояния прибрежных ламинариевых биоценозов / Б.Ю. Дмитриева, С.М. Дмитриев // Биология моря. – 1996. – Т. 22, № 5. – С. 300–305.
- 82.Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2013 году. Мурманск. – 2014. – 177.
- 83.Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2015 году. Мурманск. – 2016. – 166.
- 84.Евстигнеева И.К. Видовой состав и количественная характеристика эпифитов *Cystoseira crinita* Bory / И.К. Евстигнеева // Альгология. – 1993. – Т. 3, №4. – С. 52–57.
- 85.Евстигнеева И.К. Некоторые аспекты структуры эпифитных компонентов цистозировых сообществ в Чёрном море / И.К. Евстигнеева // Экология моря. – 1990. – Вып. 34. – С. 33–37.
- 86.Евстигнеева И.К., Евстигнеев П.В. Многомерный анализ некоторых признаков системы «базифит - эпифит» / И.К. Евстигнеева, П.В. Евстигнеев // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 2. – С. 13–19.
- 87.Егоров И.Г. Заращение водной растительностью устьевого взморья Волги и его влияние на гидрологический режим / И.Г. Егоров, Е.И. Зубрилкин, Г.В. Русаков // Сб. работ Астрах. зональн. гидрометеообсерв. Вып. 2. – Л.: Гидрометеоиздат, 1980. – С. 41–51.
- 88.Забержинская Е.Б. Флора водорослей-макрофитов Каспийского моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. / Забержинская Е.Б. – Баку, 1968. – 16 с.
- 89.Завалко С.Е. Многоуровневая морфофизиологическая оценка состояния фукусовых водорослей в условиях антропогенного загрязнения (Кольский залив, Баренцево море) / С.Е. Завалко, Е.В. Шошина // Вестник МГТУ. – 2008. – Т.11, № 3. – С.423–431.
- 90.Зайцев Ю.П. Введение в экологию Черного моря. / Ю.П. Зайцев. – Одесса: Эвен, 2006. – 224 с.

91. Зевина Г.Б. Новые организмы в Каспийском море / Г.Б. Зевина // Природа. – 1959. – №7. – С. 79–80.
92. Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря / С.А. Зернов // Записки Импер. Акад. наук по физ.-мат. отд-нию. – 1913. – Т. 32, №1. – 299 с.
93. Зинова Е.С. Водоросли Мурмана. Введение. Зеленые и красные водоросли / Е.С. Зинова // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. – 1912. – Т.23, вып. 23, ч. 1. – С. 170–343.
94. Зинова Е.С. Водоросли Мурмана. Часть II. Бурые водоросли / Е.С. Зинова // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. – 1914. – Т. 44–45, вып. 3, № 4. – С. 212–326.
95. Зинова А.Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. / Е.С. Зинова. – М.,Л.: АН СССР, 1953. – 225 с.
96. Зинова А.Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. / Е.С. Зинова. – М.,Л.: АН СССР, 1955. – 220 с.
97. Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. / Е.С. Зинова. – М–Л.: Наука, 1967. – 398 с.
98. Зинова А.Д. Водоросли из Ахтопольского залива (юго-восточная Болгария). 2. / А.Д. Зинова, С. Димитрова-Конаклиева // Новости систематики низших растений. – 1975. – Т. 12. – С. 119–123.
99. Зинова А.Д. Водоросли из Ахтопольского залива (юго-восточная Болгария). 4. / А.Д. Зинова, С. Димитрова-Конаклиева // Новости систематики низших растений. – 1981. – Т. 18. – С. 16–21.
100. Зинова А.Д., Забержинская Э.Б. Новые для Каспийского моря виды водорослей / А.Д. Зинова, Э.Б. Забержинская // Новости систематики низших растений. – 1965. – Т. 2. – С. 97–100.
101. Зинова А.Д., Забержинская Э.Б. Новые виды красных водорослей из Каспийского моря / А.Д. Зинова, Э.Б. Забержинская // Новости систематики низших растений. – 1968. – Т. 5. – С. 28–33.
102. Зинова А.Д., Калугина–Гутник А.А. Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей / А.Д. Зинова, А.А. Калугина–Гутник //

- Биологическая продуктивность южных морей. – Киев: Наукова думка, 1974. – С. 43–51.
103. Зинова А.Д. Новая паразитическая багрянка из Каспийского моря / А.Д. Зинова, Л.П. Перестенко // Новости систематики низших растений. – 1964. – Т. 2. – С. 132–138.
 104. Зинова Е.С. Водоросли Черного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование / Е.С. Зинова // Труды Севастопольской биолог. станции. – М.: АН СССР, 1935. – Т. 4. – 136 с.
 105. Иванов В.А.. Керченский пролив в осенний период 2011 года: результаты совместных комплексных исследований, выполненных в экспедиции МГИ НАН Украины и ЮНЦ РАН / В.А. Иванов, Г.Г. Матишов, В.М. Кушнир, С.В. Бердников, А.И. Чепыженко, В.В. Поважный, О.В. Степанян // Морской гидрофизический журнал. – 2014. – №1. – С. 44–57.
 106. Иванов В.П. Научные основы стратегии защиты биоресурсов Каспийского моря от нефтяного загрязнения. / В.П. Иванов, А.Ф. Сокольский. – Астрахань: КаспНИИРХ, 2000. – 181 с.
 107. Ильин Г.В. Современные черты и характерные особенности гидролого-гидрохимического режима прибрежных вод Азовского моря / Г.В. Ильин, Д.В. Моисеев, А.Г. Беляев // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. – Апатиты: КНЦ РАН, 2001. – С. 17–33.
 108. Калугина А.А. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа / А.А. Калугина // Запасы морских растений и их использование. – М.: Наука, 1964. – С. 26–72.
 109. Калугина-Гутник А.А. Изменения в составе флоры водорослей Новороссийской бухты за последние 40 лет и ее фитогеографический состав / А.А. Калугина-Гутник // Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. – Ростов-на-Дону: РГУ, 1973. – С. 29–49.
 110. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. / А.А. Калугина-Гутник. – Киев: Наукова думка, 1975. – 248 с.

111. Калугина-Гутник А.А. Влияние загрязнения воды на структуру донных фитоценозов Черного моря / А.А. Калугина-Гутник // Биологическое самоочищение и формирование качества воды. – М.: Наука. 1975. – С. 103–106.
112. Калугина-Гутник А.А. Изменение видового состава фитобентоса в бухте Ласпи за период 1964–1983 гг. / А.А. Калугина-Гутник // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 7–11.
113. Калугина-Гутник А.А. Изменения в донной растительности Карадага за период 1970–1980 гг. / А.А. Калугина-Гутник // Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Черного моря. – Краснодар, 1984. – С. 85–96.
114. Калугина-Гутник А.А. Долговременная динамика видового состава и структуры донных фитоценозов филлофорного поля Зернова / А.А. Калугина-Гутник, И.К. Евстигнеева // Экология моря. 1993. – Вып. 43. – С. 90–97.
115. Калугина-Гутник А.А. Изменения донной растительности на открытом побережье Севастопольской бухты за период с 1964 по 1990 гг. / А.А. Калугина-Гутник, И.К. Евстигнеева, Н.В. Миронова // Альгология. – 1993. – Т. 3, №2. – С. 42–48.
116. Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. / А.Н. Камнев. – М: МГУ. – 1989. – 200 с.
117. Капков В.И. Сообщества макроводорослей арктической зоны Баренцева моря и изменение климата / В.И. Капков, Е.В. Шошина // Вестник МГТУ. – 2018. – Т. 21. № 2. – С. 185–198.
118. Капков В.И. Биоремедиация морских прибрежных экосистем: использование искусственных рифов / В.И. Капков, Е.В. Шошина, В.А. Беленикина // Вестник МГТУ. – 2016. – Т. 19. – Вып. 1–2. – С. 286–295.
119. Караева Н.И. Динамика *Zostera noltii* Hornem у азербайджанского побережья Каспия / Н.И. Караева, Э.Б. Забержинская // Вісник ОНУ. – 2008. – Т. 13. Вип. 4. – С. 196–199.

120. Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий / М.Г. Карпинский // Рос. журн. биол. инвазий. – 2009. – №2. – С. 2–7.
121. Катунин Д.Н. Многолетнее распределение солености в Северной части Каспийского моря / Д.Н. Катунин // Тр. КаспНИИРХ. – 1971. – Т. 26. – С. 54–66.
122. Катунин Д.Н. Влияние волжского стока на гидролого-гидрохимический режим Каспийского моря / Д.Н. Катунин, И.А. Хрипунов, Н.П. Беспарточный, Л.Н. Никитина, Н.В. Галушкина, Г.В. Радованов // Каспийский плавучий университет. Научный бюллетень. – 2000. – №1. – С. 111–118.
123. Катунин Д.Н. Гидролого-гидрохимический режим дельты Волги и Каспийского моря в 2001 г. / Д.Н. Катунин, И.А. Хрипунов, Н.П. Беспарточный, Н.В. Галушкина, Л.Н. Никитина, Е.А. Кравченко, Г.В. Радованов, А.Б. Дулимов // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2001 г. – Астрахань: КаспНИИРХ, 2002. – С. 14–32.
124. Катунин Д.Н. Основные черты гидролого-гидрохимического режима нижнего течения р. Волги и Каспийского моря / Д.Н. Катунин, С.Н. Егоров, Д.В. Кашин, И.А. Хрипунов, Н.В. Галушкина, Е.А. Кравченко, В.Ю. Гуляев, О.А. Дектярева // Вопросы промысловой океанологии. – 2004. – Вып. 1. – С. 69–96.
125. Катунин Д.Н. Гидролого-гидрохимические основы формирования биологической продуктивности Каспийского моря в 2007 г. / Д.Н. Катунин, С.Н. Егоров, Д.В. Кашин // Вопросы промысловой океанологии. – 2008. – № 2 (5). – С. 12–25.
126. Каспийское море: Фауна и биологическая продуктивность. – М.: Наука, 1985. – 277 с.
127. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. – М.: Наука, 1986. – 261 с.
128. Кафанов А.И. Морская биогеография. / А.И. Кафанов, В.А. Кудряшов. – М.: Наука, 2000. 176 с.

129. Кизеветтер И.В. Химический состав и народнохозяйственное значение промысловых макрофитов морей / И.В. Кизеветтер // Использование биологических ресурсов мирового океана. – М. 1980. – С. 131–150.
130. Киреева М.С. Растительные богатства морей Советского Союза / М.С. Киреева // Растительные ресурсы, 1965. – Т.1. Вып. 3. – С. 323–335.
131. Ключкова Н.Г. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. / Н.Г. Ключкова, В.А. Березовская. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 208 с.
132. Ковардаков С.А. Комплексная адаптация цистозиры к градиентным условиям: научные и прикладные проблемы / С.А. Ковардаков, А.В. Празукин, Ю.К. Фирсов, А.Е. Попов. – Киев: Наукова думка, 1985. – 215 с.
133. Копелевич О.В. Проблемы индикации кокколитофоридных цветений по спутниковым данным / О.В. Копелевич, В.И. Буренков, С.В. Вазюля, С.В. Шеберстов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2012. – Т. 9, №5. – С. 241–250.
134. Копытов Ю.П. Влияние некоторых экофакторов на самоочищение морской воды от нефти / Ю.П. Копытов, О.Г. Миронов, А.В. Цуканова // Водные ресурсы. – 1982. – № 2. – С.129–136.
135. Коренников С.П. О видовом составе сублиторальных водорослей в районе полуострова Канин / С.П. Коренников, К.П. Гемп // Ботанический журнал. – 1976. – Т. 61, № 4. – С. 561–565.
136. Коренников С.П. Состав и распределение водорослей в юго-восточной части Баренцева моря от мыса Микулкин до мыса Русский Заворот / С.П. Коренников, Е.В. Шошина // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 65, Вып. 6. – С. 855–859.
137. Костенко Н.С. Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор) / Н.С. Костенко // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: Н.Оріанда. 2015. – С. 401–456.
138. Костенко Н.С. Воздействие экстремальных штормов на прибрежную донную растительность Карадагского природного заповедника

- Национальной академии наук Украины / Н.С. Костенко, Е.А. Дикий, А.А. Заклецкий, В.С. Марченко // Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: Эко-Гидрофизика, 2009. – С. 327–343.
139. Костенко Н.С. Многолетние изменения в сообществах макрофитобентоса района Карадага (Крым, Черное море) / Н.С. Костенко, Е.А. Дикий, А.А. Заклецкий, В.С. Марченко // Морской экологический журнал. Отдельный выпуск. – 2005. – №1. – С.48–60.
 140. Красная книга Республики Крым: Растения, водоросли и грибы / отв. ред. А.В. Ена, А.В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
 141. Красная книга Украины. 2013. <http://redbook-ua.org> (дата обращения 10.09.2017 г.)
 142. Крицкий С.Н. Колебания уровня Каспийского моря (анализ режима и вероятностный прогноз). / С.Н. Крицкий, Д.В. Коренистов, Д.Я. Раткович. – М.: Наука, 1975. – 151 с.
 143. Кричагин Н.А. Отчет о фаунистических исследованиях, произведенных по поручению КОЕ на восточном берегу Черного моря летом 1872 г. / Н.А. Кричагин // Записки КОЕ. – 1873. – Т. 3. Вып. 3. – С. 346–370; Материалы для фауны восточного берега Черного моря // Там же. – С. 370–429.
 144. Кузнецов Л.Л. Фитоценозы Баренцева моря. Физиологические и структурные характеристики. / Л.Л. Кузнецов, Е.В. Шошина. – Апатиты: КНЦ РАН, 2003. – 307 с.
 145. Кукушкин А.С. Многолетняя изменчивость прозрачности вод в шельфовых и глубоководных районах Черного моря в XX столетии / А.С. Кукушкин, Ю.А. Прохоренко, С.А. Хорошун // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2013. – №27. – С. 243–248.

146. Кураков А.В. Биоиндикация и реабилитация экосистем при нефтяных загрязнениях. / А.В. Кураков, В.В. Ильинский, С.В. Котелевцев, А.П. Садчиков. – М.: Изд. «Графикон», 2006. – 336 с.
147. Кучерук Н.В. Бентос / Н.В. Кучерук, А.В. Котов, О.В. Максимова, О.А. Пронина, Ф.В. Сапожников, Е.А. Малыз // Печорское море, системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы). – М.: МОРЕ, 2003. – С. 217–230.
148. Кушнир В.М. Результаты комплексных исследований совместной экспедицией МГИ НАН Украины и ЮНЦ РАН в Керченском проливе в осенний период 2011 г. / В.М. Кушнир, С.В. Бердников, А.И. Чепыженко, В.В. Поважный, А.Н. Морозов, О.В. Степанян // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Черном море. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2012. – С. 29–36.
149. Лисовская О.А. Разнообразие макроводорослей побережья Таманского п-ова в летний период / О.А. Лисовская, О.В. Степанян // Альгология. – 2009. – Т. 19. №4. – С. 341–348.
150. Лукина Л.Ф. Физиология высших водных растений. / Л.Ф. Лукина, Н.Н. Смирнова. – Киев: Наукова думка, 1988. 188 с.
151. Малавенда С.В. Влияние абиотических факторов на структуру популяции бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Восточного Мурмана (Баренцево море) / С.В. Малавенда, Г.М. Воскобойников // Биология моря. – 2008. – Т. 34. № 1. – С. 30–34.
152. Малавенда С.В. Особенности макрофитобентоса Грен-фьорда архипелага Шпицберген / С.В. Малавенда / Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа // Материалы Международной научной конференции. – Мурманск, 2014. – С. 190–196.
153. Малавенда С.В. Ламинариевые водоросли Грен-фьорда (Шпицберген): распределение и продуктивность / С.В. Малавенда / Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа

- // Мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Мурманск, 2–4 ноября 2016 г.). Вып. 13. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2016. – С. 254–259.
154. Малавенда С.В. Флора водорослей макрофитов Кольского залива (Баренцево море) / С.В. Малавенда // Вестник МГТУ. – 2018. – Т. 21. № 2. – С. 245–252.
 155. Малавенда С.В. Обрастание макрофитами крупнообломочного материала в зависимости от скорости абразии (мурманское побережье) / С.В. Малавенда, М.В. Митяев, С.С. Малавенда, М.В. Герасимова // Доклады АН. – 2017. – Т. 474. № 1. – С. 99–103.
 156. Малавенда С.В. Оценка видового разнообразия макрофитобентоса для карт уязвимости Кольского залива от разливов нефти / С.В. Малавенда, А.А. Шавыкин, П.С. Ващенко // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2017. – № 1. – С. 7–14.
 157. Малавенда С.В. Биомасса макрофитобентоса и районы его наибольшей уязвимости от разливов нефти в Кольском заливе / С.В. Малавенда, А.А. Шавыкин, П.С. Ващенко // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2015. – № 12. – С. 5–12.
 158. Малавенда С.В. Видовое разнообразие макроводорослей в различных районах Баренцева моря / С.В. Малавенда, Е.В. Шошина, В.И. Капков // Вестник МГТУ. – 2017. – Т. 20. № 2. – С. 336–351.
 159. Малавенда С.С. Черты деградации в фитоценозах южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря / С.С. Малавенда, С.В. Малавенда // Вестник Мурманского государственного технического университета. – 2012. – Т. 15. № 4. – С. 794–802.
 160. Малавенда С.В. Устойчивость фукоидов Баренцева моря к переменной солености / С.В. Малавенда // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. № 3. – С. 342–349.
 161. Малавенда С.В. Флора водорослей макрофитов Кольского залива (Баренцево море) / С.В. Малавенда // Вестник МГТУ. – 2018. – Т. 21. № 2. – С. 245–252.

162. Малавенда С.В. Видовое разнообразие макроводорослей в различных районах Баренцева моря / С.В. Малавенда, Е.В. Шошина, В.И. Капков // Вестник МГТУ. – 2017. – Т. 20. № 2. – С. 336–351.
163. Малавенда С.В. Влияние солёности на фукусовые водоросли Баренцева моря: автореф. ...канд. биол. наук. / Малавенда Светлана Владимировна / – Мурманск, 2007. – 27 с.
164. Малавенда С.В. Роль интенсивности движения воды и солёности в формировании структуры популяции *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) Баренцева моря / С.В. Малавенда, Г.М. Воскобойников, Г.Г. Матишов // Доклады Академии наук. – 2007. – № 3. – С. 424–426.
165. Малавенда С.С. Исследование фитобентосных сообществ литорали губы Тюва Кольского залива / С.С. Малавенда, П.П. Кравец, Е.В. Шошина // Рыбное хозяйство. – 2010. – № 5. – С. 62–65.
166. Малавенда С.В. Изменение структуры литоральных фитоценозов Мурмана при антропогенном воздействии / С.В. Малавенда, Д.Г. Комракова, С.С. Малавенда // Вестник МГТУ. – 2013. – Т. 16, № 3. – С. 486–492.
167. Малавенда С.В. Особенности макрофитобентоса Грен-фьорда архипелага Шпицберген // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа. – М.: Изд. ГЕОС. – 2014 – С. 190–196.
168. Малавенда С.В. Запасы фукусовых водорослей Баренцева моря: степень изученности и новые данные / С.В. Малавенда / Современные эколого-биологические и химические исследования, техника и технология производств // Материалы международной научно-практической конференции. – 2018. – С. 43–50.
169. Макаревич П.Р. Полевые и природные испытания индикаторных видов / П.Р. Макаревич, А.В. Гудимов, О.С. Любина, А.А. Фролов, Е.А. Фролова, Г.М. Воскобойников, Г.В. Ильин, Н.Е. Касаткина, О.В. Степаньян, С.В. Кренева, К.В. Кренева, В.Л. Семин // Новые технологии мониторинга

- природных процессов в зоне взаимодействия пресных и морских вод (биологическая индикация). – Апатиты: КНЦ РАН, 2009. – С. 132–161.
170. Макаров В.Н. Поведение зооспор и ранние стадии развития *Saccharina latissima* (L.) Lamour. Белого и Баренцева морей: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Макаров Владимир Николаевич /. – Л., 1987. – 23 с.
 171. Макаров В.Н. Современное состояние зарослей ламинарии сахаристой Баренцева моря, методы прогнозирования запасов и паспортизация ее коммерческой ценности / В.Н. Макаров, М.В. Макаров, Е.В. Шошина. – Апатиты: КНЦ РАН, 1997. – 44 с.
 172. Макаров В.Н. Динамика и стратегия сезонного роста / В.Н. Макаров, Е.В. Шошина // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. – Апатиты: КНЦ РАН, 1998. – С. 97–115.
 173. Макаров М.В. Адаптация водорослей Баренцева моря к условиям освещения: автореф. дис. ... докт. биол. наук. /Макаров Михаил Владимирович /. – Мурманск, 2010. – 51 с.
 174. Макаров М.В. Выбор потенциальных биоиндикаторов состояния морских экосистем. Водоросли / М.В. Макаров, О.В. Степаньян // Новые технологии мониторинга природных процессов в зоне взаимодействия пресных и морских вод (биологическая индикация). – Апатиты: КНЦ РАН, 2009. – С. 60–69.
 175. Макаревич П.Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. / П.Р. Макаревич /. – М.: Наука, 2007. – 223 с.
 176. Максимова О.В. Современное состояние макрофитобентоса у побережья Северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию Черноморского бассейна / О.В. Максимова, Н.П. Лучина // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. – М.: Наука, 2002. – С. 297–308.
 177. Маслов И.И. Альгофлора заповедных морских акваторий Крымского

- полуострова: макрофитобентос / И.И. Маслов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.). Часть 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 60–62.
178. Маслов И.И. О зимнем макрофитобентосе отдельных участков литорали Черного моря (Украина) / И.И. Маслов // Альгология. – 1998. – Т.8. №2. – С. 156–161.
179. Маслов И.И. Продуктивность водорослей-макрофитов морских гидротехнических сооружений на южном берегу Крыма / И.И. Маслов // Биоиндикация антропогенного влияния на экосистемы южного берега Крыма. – Ялта, 1997. – С. 109–134.
180. Маслов И.И. Фитобентос прибрежного аквального комплекса у мыса Ай-Тодор, Черное море (Украина) / И.И. Маслов // Альгология. – 2001. – Т.11. №2. – С. 194–201.
181. Маслов И.И. Виды водорослей-макрофитов, новые для южного берега Крыма / И.И. Маслов, Т.В. Белич, С.Е. Садогурский // Материалы конф. «Экол.-физиол. исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод» (Борок, 3-5 декабря 1996). – Ярославль, 1996. – С. 64–65.
182. Матишов Г.Г. Особенности распределения водорослей и птиц залива Грен-фьорд (Шпицберген) / Г.Г. Матишов, Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, С.Ф. Марасаев // Арктика и Антарктика. – 2004. – №3(37). – С. 85–101.
183. Матишов Г.Г. Новые данные о геоморфологии дна Азовского моря / Г.Г. Матишов // Доклады АН. – 2006. – Т. 409. № 3. – С. 375–380.
184. Матишов Г.Г. Керченский пролив и дельта Дона: безопасность коммуникаций и населения / Г.Г. Матишов // Вестник Южного научного центра. – 2015. – Т. 11. №1. – С. 6–15.

185. Матишов Г.Г. Влияние изменчивости климатического и ледового режимов на судоходство / Г.Г. Матишов // Вестник Российской академии наук. – 2008. – Т. 78. № 10. – С. 896–902.
186. Матишов Г.Г. Случаи экстремальной адвекции соленых вод в дельту Дона и льда в Керченский пролив / Г.Г. Матишов // Доклады Академии наук. – 2015. – Т. 465. № 1. – С. 99–103.
187. Матишов Г.Г. Замерзание Азовского моря и климат в начале XXI века / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, Ю.М. Гаргопа, Л.В. Дашкевич // Вестник Южного научного центра. – 2010. – Т. 6. № 1. – С. 33–40.
188. Матишов Г.Г. Ледовый режим Азовского моря и климат в начале XXI века / Г.Г. Матишов, А.Л. Чикин, Л.В. Дашкевич, В.В. Кулыгин, Л.Г. Чикина // Доклады АН. – 2014. – Т. 457. № 5. – С. 603–607.
189. Матишов Г.Г. Экологический атлас Азовского моря. / Г.Г. Матишов, О.Е. Архипова, Н.И. Булышева, Ю.М. Гаргопа, Н.И. Голубева, Ю.И. Инжебейкин, Г.В. Ковалева, Н.В. Лебедева, В.А. Лужняк, Р.М. Савицкий, В.В. Сорокина, О.В. Степаньян, В.В. Титов, И.В. Толочко, И.В. Шохин. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. – 2011. – 328 с.
190. Матишов Г.Г. Атлас климатических изменений в больших морских экосистемах северного полушария (1878–2013). / Г.Г. Матишов, С.В. Бердников, А.П. Жичкин, П.Р. Макаревич, С.Л. Дженюк, В.В. Кулыгин, Н.А. Яицкая, В.В. Поважный, И.В. Шевердяев, И.А. Третьякова, Цыганкова А.Е. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2014. – 256 с.
191. Матишов Г.Г. Комплексный экосистемный подход с использованием современных информационных технологий при проведении экологического картирования акватории и береговой зоны Азовского моря / Г.Г. Матишов, С.В. Бердников, О.В. Степаньян, Л.А. Беспалова, Г.В. Ковалева, В.В. Поважный, В.Л. Сёмин, К.В. Кренёва, В.В. Польшин, Л.В. Дашкевич, Е.П. Коваленко, И.В. Шохин, М.В. Набоженко, В.А. Лужняк // Наука Кубани. – 2008. – №3. – С. 57–63.

192. Матишов Г.Г. Комплексная оценка воздействия на экосистему Северного Каспия при освоении морских нефтегазовых месторождений / Г.Г. Матишов, С.В. Бердников, О.В. Степаньян, А.А. Курапов, О.Е. Арихипова, В.В. Сорокина, А.Е. Цыганкова, Л.В. Дашкевич, В.В. Поважный, С.В. Бирюкова, В.В. Кулыгин, В.В. Сапрыгин., Н.А. Яицкая // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2009. – №1. – С. 5–20.
193. Матишов Г.Г. Морские вселенцы в Черном и Азовском морях: разнообразие, динамика вселения, продуктивность / Г.Г. Матишов, А.Р. Болтачев, О.В. Степаньян // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Черном море. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2012. – С. 207–211.
194. Матишов Г.Г. Современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение сообществ рыб и высших ракообразных экотона эстуарной зоны реки Дон / Г.Г. Матишов, А.Р. Болтачев, О.В. Степаньян, А.В. Старцев, Е.П. Карпова, С.В. Статкевич, Э.Р. Аблязов, Р.Е. Прищепа // Наука Юга России. – 2017. – Т. 13. №1. – С. 84–101.
195. Матишов Г.Г. Труды ЮНЦ РАН. Т. 4. Моделирование и анализ гидрологических процессов в Азовском море / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2009. – С. 196–212.
196. Матишов Г.Г. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. / Г.Г. Матишов, С.М. Игнатьев, Ю.А. Загородняя, Т.Н. Климова, И.В. Вдодович, О.В. Степаньян, В.В. Саяпин // Вестник Южного научного центра. – 2015. – Т. 11. №3. – С. 81–91.
197. Матишов Г.Г. Численные исследования сейшевых колебаний уровня Азовского моря / Г.Г. Матишов, Ю.И. Инжебейкин // Океанология. – 2009. – Т. 49, №4. – С. 485–493.

198. Матишов Г.Г. Субинерционные движения на северо-восточном шельфе Черного моря / Г.Г. Матишов, Ю.И. Инжебейкин // Доклады АН. – 2012. – Т. 446. №6. – С. 686–689.
199. Матишов Г.Г. Особенности внутривекового режима солености Каспийского моря / Г.Г. Матишов, Н.А. Яицкая, С.В. Бердников // Доклады АН. – 2012. – Т. 444. №5. – С. 549–553.
200. Матишов Г.Г. Климат и большие морские экосистемы Арктики. / Г.Г. Матишов, П.Р. Макаревич, Д.В. Моисеев. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2016. – 96 с.
201. Матишов Г.Г. Комплексные экосистемные исследования Азовского моря в зимний период (2003-2006 гг.). Ледокольные экспедиции и береговые наблюдения. / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, О.В. Степаньян. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2006. – 100 с.
202. Матишов Г.Г. Морская экспедиционная деятельность Южного научного центра РАН в 2004-2005 гг. // Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Океанология. – 2007. – Т. 47. №3. – С. 469–472.
203. Матишов Г.Г. Морские экспедиционные исследования Южного научного центра РАН и Института аридных зон на научно-исследовательском судне «Денеб» в 2008–2011 гг. / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Океанология. – 2013. – Т. 53. №2. – С. 276–278.
204. Матишов Г.Г. Морские экспедиционные исследования Южного научного центра РАН и Института аридных зон на нис «Денеб» в 2007–2011 гг. / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Черном море. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2012. – С. 17–28.
205. Матишов Г.Г. Оценка современного состояния экосистемы Черного моря (Республика Абхазия) / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Доклады АН. – 2014. – Т. 454. № 6. – С. 715–719.
206. Матишов Г.Г. Механизмы осолонения Таганрогского залива в условиях экстремально низкого стока Дона / Г.Г. Матишов, К.С.

- Григоренко, А.Ю. Московец // Наука Юга России. – 2017. – Т. 13. № 1. – С. 35–43. doi:10.23885/2500-0640-2017-13-1-35-43.
207. Матишов Г.Г. Комплексные исследования Азовского, Черного и Каспийского морей на НИС “Денеб” в 2007 г. / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Океанология. – 2009. – №2. – С. 313–319.
208. Матишов Г.Г. В Азовском море и зимой кипит жизнь / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Природа. – 2013. – №3. – С. 20–23.
209. Матишов Г.Г. Морские исследования у берегов Абхазии / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Природа. – 2014. – № 11. – С. 70–78.
210. Матишов Г.Г. Научно-исследовательское судно «Денеб»: 5 лет морских экспедиционных исследований / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Вестник Южного научного центра. – 2012. – Т. 8. №3. – С. 92–96.
211. Матишов Г.Г. Научно-исследовательское судно «Профессор Панов»: 10 лет морских экспедиционных исследований / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян // Вестник Южного научного центра. – 2012. – Т. 8. №2. – С. 91–93.
212. Матишов Г.Г. Морские исследования Южного научного центра РАН на научно-исследовательских судах «Денеб» и «Профессор Панов» в 2013 г. / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян, К.С. Григоренко, В.М. Харьковский, В.В. Поважный, В.В. Польшин, В.Г. Соьер // Океанология. – 2015. – Т. 55. №5. – С. 861–865.
213. Матишов Г.Г. Особенности гидролого-гидрохимического режима Азовского и Черного морей в 2013 г. / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян, К.С. Григоренко, В.М. Харьковский, В.В. Поважный, В.Г. Соьер // Вестник Южного научного центра. – 2015. – Т. 11. №2. – С. 36–44.
214. Матишов Г.Г. Особенности структуры пелагической экосистемы Азовского моря в условиях аномально холодной зимы 2005–2006 гг. / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян, Г.В. Ковалева, В.В. Поважный, К.В. Кренева // Вестник Южного научного центра. – 2012. – Т. 8. №4. – С. 66–75.

215. Матишов Г.Г. Функционирование экосистемы Азовского моря в зимний период / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян, Г.В. Ковалева, В.В. Поважный, К.В. Кренева // Доклады АН. – 2007. – Т. 413. №1. – С. 112–115.
216. Матишов Г.Г. Современные данные по загрязнению Азовского и Чёрного морей углеводородами нефти / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян, В.М. Харьковский, В.Г. Соьер // Вестник Южного научного центра. – 2014. – Т. 10, №4. – С. 49–52.
217. Матишов Г.Г. Нефтяное загрязнение Азовского и Черного морей растёт / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян, В.М. Харьковский, В.Г. Соьер // Природа. – 2016. – №5. – С. 64–69.
218. Матишов Г.Г. Особенности водной экосистемы Нижнего Дона в позднеосенний период / Г.Г. Матишов, О.В. Степаньян, В.М. Харьковский, А.В. Старцев, Н.И. Булышева, В.В. Сёмин, В.Г. Соьер, К.В. Кренёва, Г.Ю. Глущенко, Л.Д. Свистунова // Водные ресурсы. – 2016. – Т. 43. №6. – С. 620–632.
219. Матишов Г.Г. Экосистемный мониторинг и оценка воздействия разливов нефтепродуктов в Керченском проливе. Аварии судов в ноябре 2007 г. / Г.Г. Матишов, С.В. Бердников, Р.М. Савицкий. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2008. – 80 с.
220. Матишов Г.Г. Воздействие на среду и биоту аварийного разлива нефтепродуктов в Керченском проливе в ноябре 2007 г. / Г.Г. Матишов, Ю.И. Инжебейкин, Р.М. Савицкий // Водные ресурсы. – 2013. – Т. 40. № 3. – С. 259–273.
221. Матишов Г.Г. Условия и последствия аварии судов в Керченском проливе во время шторма 11 ноября 2007 г. / Г.Г. Матишов, Ю.И. Инжебейкин, Р.М. Савицкий // Вестник Южного научного центра. – 2008. – Т. 4. № 3. – С. 54–63.
222. Микаэлян А.С. Развитие кокколитофорид в Черном море: межгодовые и многолетние изменения / А.С. Микаэлян, В.А. Силкин, Л.А. Паутова // Океанология. – 2011. – Т. 51. №1. – С. 45–53.

223. Мильчакова Н.А. Статистический анализ влияния гранулометрического состава донных осадков на численность и размерную структуру популяций морфоструктуры *Zostera marina* L. в Черном море / Н.А. Мильчакова // Экология моря. – 1989. – Вып. 32. – С. 59–63.
224. Мильчакова Н.А. Бурые водоросли Черного моря: систематический состав и распространение / Н.А. Мильчакова // Альгология. – 2002. – Т. 12. № 3. – С. 324–337.
225. Мильчакова Н.А. Макрофитобентос / Н.А. Мильчакова // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152–208.
226. Мильчакова Н.А. Систематический состав и распространение зеленых водорослей-макрофитов (*Chlorophyceae* Wille s.l.) Черного моря / Н.А. Мильчакова // Альгология. – 2003. – Т. 13. № 1. – С. 70–82.
227. Мильчакова Н.А. Красные водоросли (*Rhodophyceae* Rabenh.) Черного моря. *Ceramiales*: систематический состав и распространение / Н.А. Мильчакова // Альгология. – 2004. – Т. 17. № 1. – С. 73–85.
228. Мильчакова Н.А. Систематический состав и распространение красных водорослей (*Rhodophyceae* excl. *Ceramiales*) Черного моря / Н.А. Мильчакова // Альгология. – 2006. – Т. 16. № 2. – С. 227–245.
229. Мильчакова Н.А. Морские травы южных морей Евразии: состав, распространение и структурно-функциональные особенности (обзор) / Н.А. Мильчакова // Тр. ЮгНИРО. – 2008. – Т. 46. – С. 93–101.
230. Мильчакова Н.А. Систематический состав и распространение красных водорослей (*Rhodophyceae*, excl. *Ceramiales*) Черного моря / Н.А. Мильчакова, В. Айзель, Х. Эрдуган // Альгология. – 2006. – №2. – С. 227–245.
231. Мильчакова Н.А., Миронова Н.В., Рябогина В.Г. Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / Н.А. Мильчакова, Н.В. Миронова, В.Г. Рябогина. – Севастополь, 2011. – С. 117–139.

232. Миничева Г.Г. Новый вселенец в Черном море: бурая водоросль *Chorda tomentosa* Lyngb / Г. Г. Миничева // Альгология. – 2015. – Т. 25. № 3. – С. 323–329.
233. Миничева Г.Г. Современная морфофункциональная трансформация сообщества макрофитов филлофорного поля Зернова / Г.Г. Миничева // Альгология. – 2007. – Т. 17. № 2. – С. 171–190.
234. Миронов О.Г. Влияние уровня загрязнения на состояние макрозообентоса (по данным многолетних наблюдений) / О.Г. Миронов // Геоэкологические исследования и охрана недр. – М.: ООО «Геоинформцентр», 2002. – Вып. 2. – С. 3–11.
235. Миронов О.Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. / О.Г. Миронов. – Л.: Гидрометеоиздат, 1985. – 127 с.
236. Миронов О.Г., Цымбал И.М. Развитие водорослей макрофитов в условиях нефтяного загрязнения / О.Г. Миронов, И.М. Цымбал // Науч. докл. высш. школы. Биолог. науки. – 1975. – № 5. – С. 53–56.
237. Миронов О.Г., Щекатурина Т.Л. Углеводороды в морских организмах / О.Г. Миронов, Т.Л. Щекатурина // Гидробиол. журн. – 1976. – Т. 12. № 6. – С. 5–14.
238. Митясева Н.А. Флора макроводорослей северной части российского побережья Черного моря / Н.А. Митясева, О.В. Максимова, А.А. Георгиев // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 24–28.
239. Михайлова Т.А. Развитие ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Михайлова Татьяна Александровна /. – СПб, 2000. – 23 с.
240. Михайлов В.Н. Гидрологические процессы в устьях рек. / В.Н. Михайлов. – М.: Геос, 1997. – 171 с.
241. Монахов С.К. Уровенный режим Каспия и задачи экологии / С.К. Монахов, Ш.Ш. Гасанов, А.М. Бутаев // Наука и социальный прогресс Дагестана. Махачкала, 1997. – Том II. – С. 228–233.

242. Морозов Н.В. Микроорганизмы, окисляющие нефть в присутствии высших водных растений / Н.В. Морозов, А.В. Торпищева // Гидробиол. журн. – 1973. – № 4. – С. 66–73.
243. Морозов Н.В., Телитченко М.М. Ускорение очищения поверхностных вод от нефти и нефтепродуктов вселением в них макрофитов / Н.В. Морозов, М.М. Телитченко // Водные ресурсы. – 1977. – № 6. – С. 120–131.
244. Морозова-Водяницкая Н.В. Донная растительность Чёрного моря и её промысловое значение. / Н.В. Морозова-Водяницкая. – М.-Л.: АН СССР, 1936. – 43с.
245. Морозова-Водяницкая Н.В. Эпидемическое заболевание морской травы-зостеры в Черном море / Н.В. Морозова-Водяницкая // Природа. – 1938. – № 1. – С. 94–98.
246. Морозова-Водяницкая Н.В. Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты / Н.В. Морозова-Водяницкая // Труды Кубано-Черноморского НИИ. Краснодар, 1927. – Вып. 52. – С.5–35.
247. Морозова-Водяницкая Н.В. Материалы к санитарно-биологическому анализу морских вод / Н.В. Морозова-Водяницкая // Раб. Новоросс. Биология ст. Новороссийск, 1930. – Вып. 4. – С. 163–180.
248. Морозова-Водяницкая Н.В. Растительные ассоциации в Черном море / Н.В. Морозова-Водяницкая // Труды Севастопольской биологической станции. – М.: Изд. АН СССР, 1959. – Т. 11. – С. 3–28.
249. Морозова-Водяницкая Н.В. Растительные обрастания в Туапсинском порту / Н.В. Морозова-Водяницкая // Труды Новороссийской биологической станции. – Ростов-на-Дону: РГУ, 1961. – С. 11–39.
250. Морские охраняемые акватории Крыма: научный справочник / под ред. Н.А. Мильчаковой / Симферополь: Н. Оріанда, 2015. 312 с.
251. Мукатова М.Д. Водные растения Волго–Каспия и возможность их переработки / М.Д. Мукатова, А.В. Привезенцев, Н.А. Киричко, Р.Р. Утеушев // Вест. АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. – 2005. – №3. – С. 158–165.

252. Муравьева И.П. Химический состав зеленой водоросли *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link из обрастаний причалов Севастопольских бухт (Черное море) / И.П. Муравьева // Экология моря. – 2000. – Т. 60. – С. 39–44.
253. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
254. Нельсон-Смит А. Загрязнение моря нефтью. / А. Нельсон-Смит. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – 123 с.
255. Нельсон-Смит А. Нефть и экология моря. / А. Нельсон-Смит. Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 302 с.
256. Немировская И.А. Нефть в океане (загрязнение и природные потоки). / И.А. Немировская. – М.: Научный мир, 2013. – 432 с.
257. Немировская И.А. Распределение и состав углеводородов в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря / И.А. Немировская, А.В. Полякова, В.Д. Юхимук // Вестник Московского университета. – Серия 5. География. – 2013. – №6. – С. 16–22.
258. Немировская И.А. Исследование р. Волги в рейсе научно-исследовательского судна «Академик Топчиев» / И.А. Немировская, А.Г. Боев, А.М. Титова, Н.И. Торгунова // Водные ресурсы. – 2017. – Т. 44. №2. – С. 342–345.
259. Новиков М.А. Эколого-рыбохозяйственное картографирование акваторий Баренцева и Белого морей: теоретические основы и методические подходы. / М.А. Новиков. – Мурманск: ПИНРО, 2006. – 250 с.
260. Нижегородова Л.Е. Биохимическая активность эпифитов микрофлоры некоторых прибрежных макрофитов Одесского залива // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии - макрофитобентосу. / Л.Е. Нижегородова, Т.В. Домчинская. – М.: Наука, 1974. – С. 94–96.
261. Никитина В.Н. Макрофитобентос верхних отделов береговой зоны российского побережья Черного моря / В.Н. Никитина, О.А. Лисовская // Труды СПб о-ва естествоиспыт. Сер. 3. Т. 81. – СПб: СПбГУ, 2013. – 132 с.

262. Облучинская Е.Д. Технологии лекарственных и лечебно-профилактических средств из бурых водорослей. / Е.Д. Облучинская. – Апатиты: КНЦ РАН, 2005. – 164 с.
263. Облучинская Е.Д. Полисахариды в бурых водорослях / Е.Д. Облучинская, Г.М. Воскобойников, С.А. Минина // Фармация. – 2004. – № 3. – С. 15–18.
264. Облучинская Е.Д. Комплексное использование бурых водорослей / Е.Д. Облучинская // Рос. химич. журн. – 2004. – Т. XLVIII. №3. – С. 136–142.
265. Облучинская Е.Д. Сравнительное исследование бурых водорослей Баренцева моря / Е.Д. Облучинская // Прикладная биохимия и микробиология. – 2008. – Т. 44. № 3. – С. 377–342.
266. Облучинская Е.Д. Использование фукусовых водорослей Баренцева моря / Е.Д. Облучинская, Е.В. Шошина // Рыбное хозяйство. – 2008. – № 2. – С. 105–107.
267. Овчинников И.М. Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения прикавказской зоны Черного моря. / И.М. Овчинников. – М.: Недра, 1996. – С. 133–202.
268. Одум Ю. Основы экологии. / Ю. Одум /. – М.: Мир, 1975. – 741 с.
269. Определитель пресноводных водорослей СССР. 13. Зеленые, красные и бурые водоросли. / Под ред. К.Л. Виноградовой, М.М. Голлербаха, Л.М. Зауера, Н.В. Сдобниковой. – Л.: Наука, 1980. – 248 с.
270. Очерки истории Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей (1871–2011) / отв. ред. Шадрин Н.В. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – 366 с.
271. Панин Г.Н. Современное состояние Каспийского моря. / Г.Н. Панин, Р.М. Мамедов, И.В. Митрофанов. – М.: Наука, 2005. – 256 с.
272. Патин С.А. Экологические проблемы освоения нефтегазовых ресурсов морского шельфа. / С.А. Патин. – М.: ВНИРО. 1997. – 350 с.

273. Патин С.А. Нефть и экология континентального шельфа. Изд. 2-е преработанное и дополненное. В 2-х томах / С.А. Патин. – М.: ВНИРО, 2017. – 610 с.
274. Петров К.М. Вертикальное распределение подводной растительности Черного и Каспийского морей / К.М. Петров // Океанология. – 1967. – Т.7. №2. – С. 314–320.
275. Петров К.М. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. I. / К.М. Петров // Вестник Ленинград. Универ. Серия геологии и географии. Вып. 3. – 1960. – № 18. – С. 124–143.
276. Петров К.М. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. II. / К.М. Петров // Вестник Ленинград. Универ. Серия геологии и географии. Вып. 2. – 1961. – № 12. – С. 116–134.
277. Петров К.М. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова. III. Характеристика фитоценозов, обитающих в нижней сублиторали на каменистом грунте. Характеристика фитоценозов, обитающих на песчано-илистом и ракушечном грунтах / К.М. Петров // Вестник Ленинград. Универ. Серия геологии и географии. Вып. 2. – 1961. – № 24. – С. 90–98.
278. Петров К.М. Подводная растительность черноморского побережья Таманского полуострова и Северного Кавказа. / К.М. Петров // Использование аэрометодов при исследовании природных ресурсов. – М.-Л.: АН СССР, 1961. – С. 190–256.
279. Петров К.М. Биogeография океана. / К.М. Петров. – СПб: СПбГУ, 1999. – 232 с.
280. Петров Ю.Е. Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов / Ю.Е. Петров // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59. №7. – С. 955–966.
281. Переяславцева С.М. Материалы для характеристики флоры Чёрного моря

- (посмертное издание под ред. Н.Н. Воронихина) / С.М. Переяславцева // Зап. СПб. Акад. Наук. – 1910. – Сер.8. – Т. 25, №9. – С. 1–39.
282. Переладов М.В. Экологическая физиология водных фототрофов // Мат-лы междунаро. конфер. I Сабининские чтения (15 ноября–29 декабря 2012 г.). / М.В. Переладов. – <http://algology.ru/116> (дата обращения 1.01.2017).
283. Перестенко Л.П. Род *Acrosiphonia* J. Agardh. на Мурманском побережье (Баренцево море) / Л.П. Перестенко // Новости систематики низших растений. – 1965. – Т. 2. – С. 50–64.
284. Пропп М.В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря (по материалам водолазных работ). / Пропп М.В. – Л.: Наука, 1971. – 128 с.
285. Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей / Отв. ред. Г. Г. Матишов. – Апатиты: КНЦ РАН, 1998. – 628 с.
286. Погребняк И.И. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря: автореф. дис... докт. биол. наук. / Погребняк Иван Иванович/. – Одесса, 1965. – 34 с.
287. Поликарпов Г.Г. Морская динамическая радиохемозология. / Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н./ – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 176 с.
288. Проблемы химического загрязнения вод Мирового океана // Эколого-токсикологические аспекты загрязнения морских вод. / Отв. ред. С.А. Патин. – Л.: Гидрометеоиздат, 1985. – Т. 5. С. 1–115.
289. Прохорова С.А. Действие нефтепродуктов на фотосинтез бурой водоросли *Fucus vesiculosus* L. / С.А. Прохорова // Биол. науки. – 1982. – № 6. – С. 69–72.
290. Прохорова С.А. Влияние интенсивности волноприбойного движения воды на возрастные, размерно-весовые и репродуктивные характеристики *Fucales* Баренцева моря: автореферат диссертации ... канд. биол. наук. /Прохорова Светлана Алексеевна/ – Мурманск, 2004. – 25 с.

291. Пузанов И.И. Медитерранизация фауны Черного моря и перспективы ее усиления / И.И. Пузанов // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46. Вып. 9. – С. 1287–1296.
292. Пьянков В.П. Влияния засоления на мезоструктуру фотосинтетического аппарата тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steund.) в условиях аридной зоны / В.П. Пьянков // Экология. – 1991. – №4. – С. 81–83.
293. Разнообразие водорослей Украины / Отв. ред. С.П. Вассер, П.М. Царенко // Альгология. – 2000. – Т. 10. № 4. – 309 с.
294. Раилкин А.И. Самосборка сообществ морского микрообрастания / А.И. Раилкин // Доклады АН. – 1994. – Т. 337. №1. – С. 140–143.
295. Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. / А.И. Раилкин. – СПб: СПбГУ, 1998. – 269 с.
296. Ратушняк А.А. Механизмы симбиотической связи высших водных растений с сопутствующей углеводородокисляющей микрофлорой / А.А. Ратушняк, М.Г. Андреева // Гидробиол. журн. – 1998. – №4. – С. 49–56.
297. Рейнгард Л.В. Альгологические исследования. I. Материалы для морфологии и систематики водорослей Черного моря. / Л.В. Рейнгард. – Одесса, 1885. – 302 с.
298. Рыжик И.В. Метаболическая активность клеток *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря в условиях нефтяного загрязнения / И.В. Рыжик // Биология моря. – 2012. – Т. 38. № 1. – С. 86–88.
299. Рыжик И.В. Влияние солености на морфо-функциональные показатели *Fucus vesiculosus* и *F. serratus* / И.В. Рыжик, С.В. Колбеева // Мат. XX юбил. конф. мол. учен. ММБИ. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. – 2001. С. 53–55.
300. Русанов К.В. Харьков в становлении Н.В. Морозовой-Водяницкой как ботаника-альголога / К.В. Русанов // Морской биологический журнал. – 2017. – Т. 2. №2. – С. 86–98.

301. Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря. / Л.И. Рябушко. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.
302. Рябушко Л.И. Продукционные характеристики фитоперифитона экспериментальных стеклянных пластин и фитопланктона в Карантинной бухте (крымское побережье Чёрного моря) / Л.И. Рябушко, Д.С. Балычева, В.Н. Поповичев, Ю.К. Фирсов, В.И. Рябушко // Альгология. – 2014. – Т. 24, № 4. – С. 504–517.
303. Рябушко Л.И. Диатомовые эпифитона некоторых видов зелёных водорослей-макрофитов и перифитона антропогенных субстратов крымского побережья Чёрного моря / Л.И. Рябушко, Д.С. Балычева, А.В. Стрижак // Альгология. – 2013. – Т. 23, № 4. – С. 419–437.
304. Сабинин Д.А. Темп роста, возраст и продукция *Cystoseira barbata* в Черном море / Д.А. Сабинин, Т.Ф. Щапова // Тр. ИО АН СССР. – 1954. – Т. VIII. – С. 119–146.
305. Сабурин М.Ю. Фитоценозы черноморской цистозире: структура, восстановление и перспективы использования: автореф. дис. ... канд. биол. наук. /Сабурин Михаил Юрьевич/ – М., 2004. – 24 с.
306. Садогурский С.Е. Зостеровые фитоценозы в Керченском проливе (Чёрное море) / С.Е. Садогурский // Актуальные вопросы Азово-Черноморского региона и Средиземноморья. Симферополь, 1993. – С. 199–203.
307. Садогурский С.Е. Эколого-флористическая характеристика фитоценозов морских трав у берегов Крыма: автореф. дис. ... канд. биол. наук. /Садогурский Сергей Ефремович/. – Ялта, 1996. – 22 с.
308. Садогурский С.Е. К изучению макрофитобентоса заповедных акваторий Каркинитского залива (Черное море) / С.Е. Садогурский // Альгология. – 2001. – Т. 11, №3. – С. 342–357.
309. Садогурский С.Е. Макрофитобентос водоемов острова Тузла и прилегающих морских акваторий (Керченский пролив, Украина) / С.Е. Садогурский // Альгология. – 2006. – Т. 16. №3. – С. 337–354.

310. Садогурский С.Е. К изучению макрофитобентоса у черноморского побережья Керченского полуострова (Крым) / С.Е. Садогурский // Альгология. – 2007. – Т. 17. №3. – С. 345–360.
311. Садогурский С.Е. Макрофитобентос у побережья ботанического заказника «Канака» (Черное море): современное состояние и пути сохранения / С.Е. Садогурский // Заповідна справа в Україні. – 2009. – Т. 15, вып. 1. – С. 31–39.
312. Садогурский С.Е. Современное состояние макрофитобентоса Опукского природного заповедника (Черное море) / С.Е. Садогурский, Т.В. Белич // Альгология. – 2003. – Т. 13. №2. – С. 185–202.
313. Садогурский С.Е. Современное состояние макрофитобентоса прибрежного аквального комплекса у мыса Чауда (Чёрное море) / С.Е. Садогурский, Т.В. Белич // Альгология. – 2005. – Т. 15. №2. – С. 181–194.
314. Садогурский С.Е., Степаньян О.В. *Ruppia maritima* // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / С.Е. Садогурский, О.В. Степаньян. – Киев: Альтерпрес, 2012. – С. 256–257.
315. Садогурский С.Е., Степаньян О.В. *Z. poltei* // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / С.Е. Садогурский, О.В. Степаньян. – Киев: Альтерпрес, 2012. – С. 270–272.
316. Садогурский С.Е., Степаньян О.В. *Zannichellia palustris* susp *polycarpa* // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / С.Е. Садогурский, О.В. Степаньян. – Киев: Альтерпрес, 2012. – С. 265–267.
317. Садогурский С.Е., Степаньян О.В. *Zostera marina* // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / С.Е. Садогурский, О.В. Степаньян. – Киев: Альтерпрес, 2012. – С. 267–269.
318. Садогурский С.Е., Степаньян О.В. *Ruppia cirrhosa* // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / С.Е. Садогурский, О.В. Степаньян. – Киев: Альтерпрес, 2012. – С. 254–256.
319. Садогурский С.Е. К распространению цветковых растений в прибрежной акватории Азовского моря (в связи с их включением в сводку

- "Красная книга Приазовского региона") / С.Е. Садогурский, О.В. Степаньян, Т.В. Белич, С.А. Садогурская // Бюллетень ГНБС. – 2015. – Вып. 115. – С. 31–37.
320. Саут Р. Основы альгологии. / Р. Саут, А. Уиттик. – М.: Мир, 1990. 595 с.
321. Семенова Е.В. Бактерии-эпифиты бурых водорослей в утилизации нефти в экосистемах северных морей / Е.В. Семенова, Д.С. Шлыкова, А.М. Семенов, М.Н. Иванов, О.В. Шеляков, А.И. Нетрусов // Вестник Московского университета. – 2009. – Серия 16. – Биология. №3. – С. 18–22.
322. Семенов А.М. Микроорганизмы на поверхности морских макрофитов в северных морях России и их возможное практическое использование / А.М. Семенов, В.Н. Федоренко, Е.В. Семенова // Биосфера. – 2014. – Т.6. – №1. – С. 60–76.
323. Симакова У.В. Структура и распределение сообществ макрофитобентоса в зависимости от рельефа дна (Северо-кавказское побережье Черного моря): автореф. ... канд. биол. наук. /Симакова Ульяна Вадимовна/. – Москва. 2011. – 27 с.
324. Смоляр Р.И. Актуальные вопросы экологии и охраны природы Азовского моря и Восточного Приазовья // Тез. докл. науч.-практич. конф. / Р.И. Смоляр, Н.С. Березенко. – Краснодар. 1990. – Ч. 2. – С. 278–280.
325. Сорокин А.Л. Ламинариевые водоросли Баренцева моря. / А.Л. Сорокин, Т.С. Пельтихина. – Мурманск: ПИНРО, 1991. – 87 с.
326. Степаньян О.В. Фитоценозы макрофитов Таманского залива и косы Чушка и перспективы создания искусственных рифов / О.В. Степаньян // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. – Апатиты: КНЦ РАН, 2001. – С. 120–125.
327. Степаньян О.В. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфо-функциональные особенности морских макроводорослей / О.В. Степаньян, Г.М. Воскобойников // Биология моря. – 2006. – Т. 32. №4. – С. 241–248.

328. Степаньян О.В. Действие нефти и нефтепродуктов на развитие *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae, Fuciales) / О.В. Степаньян // Матер. конф. мол. учен. ММБИ (апрель 2002 г.). – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2002. – С. 153–160.
329. Степаньян О.В. Макроводоросли и морские травы Азовского и Черного морей. Оценка биологического разнообразия / О.В. Степаньян // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива. Т. VI. – Апатиты: КНЦ РАН, 2005. – С. 119–126.
330. Степаньян О.В. Влияние сырой нефти на основные функциональные параметры макроводорослей Баренцева моря / О.В. Степаньян // Биология моря. – 2008. – Т. 34. №2. – С. 144–147.
331. Степаньян О.В. Распределение макроводорослей и морских трав Азовского моря, Керченского пролива и Таманского залива / О.В. Степаньян // Океанология. – 2009. – №3. – С. 393–399.
332. Степаньян О.В. Лука Илларионович Волков: к 125-летию со дня рождения / О.В. Степаньян // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. №12. – С. 1589–1599.
333. Степаньян О.В. Макроводоросли и морские травы Азовского моря, Керченского пролива и Таманского залива / О.В. Степаньян // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2012. – С. 158–164.
334. Степаньян О.В. Нина Васильевна Морозова-Водяницкая: к 120-летию со дня рождения / О.В. Степаньян // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98. №3. – С. 111–116.
335. Степаньян О.В. Влияние сырой нефти на ранние стадии развития макроводорослей Баренцева моря / О.В. Степаньян // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, №7. – С. 903–912.
336. Степаньян О.В. Современное разнообразие макроводорослей Азовского, Черного и Каспийского морей / О.В. Степаньян // Доклады АН. – 2014. – Т. 458. №2. – С. 229–232.

337. Степаньян О.В. Воздействие нефтяной пленки на фотосинтез бурых водорослей Баренцева моря / О.В. Степаньян // Ботанический журнал. – 2014. – Т. 99. №10. – С. 1095–1100.
338. Степаньян О.В. Хроническое загрязнение повышает устойчивость бурой водоросли *Fucus vesiculosus* (L.) к действию углеводов нефти / О.В. Степаньян // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2015. – №2. – С. 22–25.
339. Степаньян О.В. Зоя Петровна Тиховская. Неизвестные страницы жизни / О.В. Степаньян // Современные проблемы альгологии. – 2016. – №1. – С. 1–17.
340. Степаньян О.В. Как меняется фитобентос Южных морей России? / О.В. Степаньян // Природа. – 2016. – №2. – С. 32–42.
341. Степаньян О.В. Макроводоросли абхазского шельфа Черного моря / О.В. Степаньян // Научный альманах стран Причерноморья. – 2016. – Т. 8. №4. – С. 40–47.
342. Степаньян О.В. Макрофитобентос Каспийского моря: разнообразие, распределение, продуктивность / О.В. Степаньян // Океанология. – 2016. – Т. 56. №3. – С. 429–439.
343. Степаньян О.В. Макрофитобентос Новороссийской бухты (Черное море): деградация в условиях хозяйственной деятельности и климатических изменений / О.В. Степаньян // Вестник КамчатГТУ. – 2018. – №45. – С. 110–116. doi: 10.17217/2079-0333-2018-45-110-116.
344. Степаньян О.В. Влияние нефти и нефтепродуктов на ранние стадии развития макроводорослей Черного моря / О.В. Степаньян // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2018. – №3. – С. 32–37. doi: 10.30713/2411-7013-2018-3-32-37.
345. Степаньян О.В. Расширение ареала *Ulva maeotica* и *Cladophora siwaschensis* в Азовском и Черном морях / О.В. Степаньян // Альгология. – 2019. – №3. – С. 287–297. doi: 10.15407/alg29.03.287

346. Степаньян О.В. Филлофорное поле Зернова: 110 лет открытию уникального биологического объекта в Черном море / О.В. Степаньян // Природа. – 2019. – №6. – С. 62–70. doi: 10.7868/S0032874X19060085.
347. Степаньян О.В. Воздействие разливов нефтепродуктов на прибрежно-водные и водные растения / О.В. Степаньян // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2019. – №2. – С. 12–17. doi: 10.33285/2411-7013-2019-2(287)-12-17.
348. Степаньян О.В. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей / О.В. Степаньян, Г.М. Воскобойников // Биология моря. – 2006. – Т. 32. №4. – С. 241–248.
349. Степаньян О.В., Матишов Г.Г., Кулыгин В.В. Устойчивость макроводорослей Баренцева моря к нефтяному загрязнению / О.В. Степаньян, Г.Г. Матишов, В.В. Кулыгин // Наука Юга России. – 2017. – Т. 13. №3. – С. 103–108. doi: 10.23885/2500-0640-2017-13-3-103-108.
350. Степаньян О.В. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей / О.В. Степаньян, Г.М. Воскобойников // Морские нефтегазовые разработки и рациональное природопользование на шельфе. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2009. – С. 337–353.
351. Степаньян О.В. Морфо-функциональное состояние макрофитов и прогноз развития фитоценозов Баренцева моря в условиях нефтяного загрязнения / О.В. Степаньян, Г.М. Воскобойников // Современные технологии в полярных исследованиях. – М.: Наука, 2005. – С. 235–255.
352. Степаньян О.В. Влияние разливов нефти на прибрежно-водные и водные растения Азовского моря (модельный эксперимент) / О.В. Степаньян, В.В. Кулыгин // Вестник КамчатГТУ. – 2018. – №46. – С. 114–122. doi: 10.17217/2079-0333-2018-46-114-122.
353. Столяров А.П. Структурно-функциональная организация эстуарных экосистем Белого моря: автореф. ... на соиск. учен. ст. доктора биол. наук. /Столяров Андрей Павлович/. – М.: МГУ, 2011. – 49 с.

354. Столяров А.П. Эстуарные экосистемы Белого моря. / А.П. Столяров. – Владимир: Калейдоскоп, 2017. – 360 с.
355. Телеш И.В. Влияние биологических инвазий на разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в эстуарных экосистемах Балтийского моря (обзор) / И.В. Телеш // Известия Самарского НЦ РАН. – 2006. – Т. 8. №3. – С. 220–232.
356. Теплинская Н.Г. Бактериопланктон и бактерии–деструкторы органического вещества / Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. / Н.Г. Теплинская. – Апатиты: КФ АН СССР, 1990. – С. 74–98.
357. Теюбова В.Ф. Видовой состав макрофитобентоса Новороссийской бухты в многолетней динамике / В.Ф. Теюбова // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: мат. XVIII межреспуб. науч.-практ. конф. (Краснодар, 23 апреля 2005 г.). – Краснодар: КубГУ, 2005. – С. 25–26.
358. Теюбова В.Ф. Макрофитобентос Новороссийской бухты Черного моря в условиях антропогенного воздействия // В.Ф. Теюбова // Современные проблемы альгологии: Материалы международной научной конференции и VII Школы по морской биологии (9–13 июня 2008 г., г. Ростов-на-Дону). – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2008. – С. 362–364.
359. Теюбова В.Ф. Особенности межгодовой динамики видового состава и структуры макрофитобентоса в бухте Новороссийская (Черное море) / В.Ф. Теюбова // Экология моря. – 2005. – Вып. 69. – С. 53–57.
360. Теюбова В.Ф. Разнообразие и экологические особенности макрофитобентоса российского сектора Черного мор: автореф. ... канд. биол. наук. /Теюбова Виктория Федоровна/ – Краснодар. 2012. – 20 с.
361. Теюбова В.Ф. Изменение фиторазнообразия черноморских макрофитов у берегов России / В.Ф. Теюбова, Н.А. Мильчакова // Биоразнообразие и устойчивое развитие: тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. – Симферополь, 2010. – С. 230–232.

362. Теюбова В.Ф. Флористическое разнообразие макрофитов российского шельфа Чёрного моря (от м. Панагия до м. Видный) / В.Ф. Теюбова, Н.А. Мильчакова // Состояние экосистем шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия // Сборник статей, посвящённый 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. профессора В.М. Арнольди. – Краснодар: КубГУ, 2011а. – С. 152–165.
363. Теюбова В.Ф. Эколого-фитоценотическая структура макрофитобентоса открытого побережья Чёрного моря (от м. Панагия до м. Видный) / В.Ф. Теюбова, Н.А. Мильчакова // Состояние экосистем шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия // Сборник статей, посвящённый 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. профессора В.М. Арнольди. Краснодар: КубГУ, 2011б. С. 165–178.
364. Теюбова В.Ф. Макрофитобентос урезовой зоны Новороссийской бухты (Чёрное море) в условиях антропогенного воздействия / В.Ф. Теюбова, О.В. Ефимова // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 67–71.
365. Титлянов Э.А. Новый тип адаптации водных растений к свету / Э.А. Титлянов, П.В. Колмаков, В.А. Лелеткин, Г.М. Воскобойников // Биология моря. – 1987. – №2. – С. 48–57.
366. Титлянов Э.Д. Адаптация бентических растений к свету. II. Устойчивость к фотодеструкции пигментного аппарата морской зеленой водоросли *Ulva fenestrata* / Э.Д. Титлянов, В.И. Звалинский, А.А. Дыкин, Б.Д. Ли, С.И. Чернова // Биология моря. – 1977. – № 2. – С. 3–10.
367. Тиховская З.П. Опыты над фотосинтезом у морских зеленых, бурых и красных водорослей в связи с изучением хроматической адаптации / З.П. Тиховская, В.Н. Любименко // Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в 1928 г. – Л. 1928. – С. 40–41.
368. Тиховская З.П. Некоторые данные о величине рН в тканях водорослей Чёрного моря / З.П. Тиховская // Труды Севастоп. биол. ст. – 1932. – Т. III. – С. 1–10.

369. Тиховская З.П. Сезонные изменения продуктивности и фотосинтеза *Laminaria saccharina* в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря / З.П. Тиховская // Доклады АН СССР. – 1940. – Т. XXIX. №2. – С. 122–126.
370. Тиховская З.П. Первичная продуктивность бурых водорослей литорали на Восточном Мурмане / З.П. Тиховская // Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук. – М.-Л. 1947. – С. 210–211.
371. Тиховская З.П. Видовой состав морских водорослей в районе Мурманской биологической станции / З.П. Тиховская // Труды Мурман. биол. ст. – 1948. – Т. 1. – С. 164–188.
372. Тиховская З.П. Первичная продуктивность фукоидов в губах Восточного Мурмана / З.П. Тиховская // Труды Мурман. биол. ст. – 1948. – Т. 1. – С. 189–192.
373. Тиховская З.П. Сезонные циклы развития фукоидов на Восточном Мурмане / З.П. Тиховская // Сборник трудов памяти академика Сергея Александровича Зернова. – М.-Л. – С. 94–107.
374. Тиховская З.П. Циклы жизни *Fucus vesiculosus* (L.) на Восточном Мурмане / З.П. Тиховская // Труды Мурман. биол. ст. – 1955. – Т. 2. – С. 93–107.
375. Тиховская З.П. Последствие температуры на фотосинтез, дыхание и продуктивность *Fucus vesiculosus* (L.) в Баренцевом море / З.П. Тиховская // Бот. журн. – 1960. – Т. 45. №8. – С. 1147–1160.
376. Ткаченко Ф.П. Макрофитобентос Одесского залива Черного моря и его динамика / Ф.П. Ткаченко // Альгология. – 2001. – Т.11, №1. – С. 115–122.
377. Ткаченко Ф.П. Морской макрофитобентос Черноморского биосферного заповедника / Ф.П. Ткаченко, И.И. Маслов // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 34–40.
378. Ткаченко Ф.П. Макрофитобентос филлофорного поля Зернова в современных условиях (Черное море, Украина) / Ф.П. Ткаченко, И.П. Третьяк, Э.Ф. Костылев // Альгология. – 2008. – Т.18. №4. – С. 423–431.

379. Трапидо М.А. Экспериментальное исследование деструкции бенз(а)пирена в водной экосистеме / М.А.Трапидо, И.А. Велдре // Экспериментальная водная токсикология. – 1990. – Вып. 14. – С. 44–50.
380. Тропин И.В. Экологические и биохимические аспекты аккумуляции некоторых тяжелых металлов морскими макроводорослями: автореф. дис. ... канд. биол. наук. /Тропин Иван Викторович/ – М., 1992. – 20 с.
381. Ушивцев В.Б. Распространение фитобентоса в отдельных районах Каспийского моря / В.Б. Ушивцев, О.Л. Чиженкова // Рыбохозяйственные исследований на Каспии. Результаты НИР за 2003 год. – Астрахань: КаспНИРХ, 2004. – С. 139–146.
382. Устьевая область Волги гидролого-морфологические процессы, режим загрязняющих веществ и влияние колебаний уровня Каспийского моря. /Отв. ред. В.Ф. Полонский/. – М.: ГЕОС, 1998. – 280 с.
383. Федоренко А.В. Исследование сезонных и внутривековых колебаний основных ледовых параметров на южных морях (Азовское и Каспийское) / А.В. Федоренко // Тр. ГОИН. – 2011. – Т. 215. – С. 15–25.
384. Флёров Б.К. Водоросли побережий Новой Земли. 1. Распределение водорослей у берегов Новой Земли / Б.К. Флёров // Труды ГОИН, 1932. – Т. II, вып. 1. – С. 7–45.
385. Флёров Б.К. Список водорослей Новой Земли / Б.К. Флёров, Н.В. Корсакова // Труды ГОИН, 1932. – Т. II, вып. 1. – С. 46–73.
386. Хайлов К.М. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений./ К.М. Хайлов, В.П. Парчевский. – Киев: Наукова думка, 1983. – 254 с.
387. Хайлов К.М. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей / К.М. Хайлов, А.В. Празукин, С.А. Ковардаков, В.Е. Рыгалов. – Киев: Наукова думка, 1992. – 280 с.
388. Хайлов К.М. О химическом воздействии морских макрофитов на водную среду / К.М. Хайлов // Бот. журнал. – 1964. – Т. 49. № 3. – С. 338–347.

389. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. / К.М. Хайлов. – Киев: Наукова думка, 1971. – 251 с.
390. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. / В.В. Хлебович. – Л.: Наука, 1974. – 236 с.
391. Хромов В.М. Влияние машинного масла и дизельного топлива на фотосинтез водорослей-макрофитов Баренцева моря / В.М. Хромов, С.А. Прохорова // Экспериментальные исследования влияния загрязнителей на водные организмы. Апатиты: КФ АН СССР, 1979. – С. 41–43.
392. Цымбал И.М. Влияние нефти и фенола на водоросли макрофиты: автореф. ... канд. биол. наук. /Цымбал Ирина Михайловна/. – Одесса. 1977. – 23 с.
393. Цымбал И.М. Нормальные и разветвленные алканы в водорослях Черного моря / И.М. Цымбал // Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по альгологии – макрофитобентосу (Севастополь, октябрь 1979 г.). – Киев: Наукова думка, 1979. – С. 128–129.
394. Цымбал И.М. Углеводородный состав некоторых водорослей Средиземного моря / И.М. Цымбал // Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по альгологии – макрофитобентосу (Севастополь, октябрь 1979 г.). – Киев: Наукова думка, 1979. – С. 129–130.
395. Чернышева Е.Б. Структурные особенности эпифитной синузии цистозировых фитоценозов Карадагского природного заповедника / Е.Б. Чернышева // Экология моря. – 2007. – Вып. 74. – С. 84–90.
396. Чиженкова О.А. Особенности формирования и распределения макрофитов и зообентоса на различных типах грунта Северном Каспии / О.А. Чиженкова, В.Ф. Зайцев // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. – 2011. – №2. – С. 69–73.
397. Чиженкова О.А. Некоторые аспекты развития донных биоценозов северной части Каспийского моря / О.А. Чиженкова, А.М. Камакин, В.Ф. Зайцев // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. – 2009. – №1. – С. 65–69.
398. Чичерина О.В. Географо-экологический портрет Каспийского моря и

- современные тенденции изменения его экосистемы / О.В. Чичерина, А.В. Леонов, Д.Я. Фащук // Водные ресурсы. – 2004. – Т. 31. – № 3. – С. 299–317.
399. Чумаков А.А. К бентосной флоре водорослей-макрофитов Кавказского побережья Черного моря в районе Большого Сочи / А.А.Чумаков, В.Н. Никитина, П.М. Николаев // Вестник СПбГУ. – 2000. – Сер. 3. – Вып.4. – №27. – С.27–32.
400. Шавыкин А.А. Оценка интегральной уязвимости акватории Баренцева моря от нефтяного загрязнения. / А.А. Шавыкин, Г.В. Ильин. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2010. – 110 с.
401. Шавыкин А.А. Эколого-океанологическое сопровождение освоения нефтегазовых месторождений арктического шельфа (на примере Баренцева моря): автореф. доктора геогр. наук. /Шавыкин Анатолий Александрович/ – Мурманск, 2015. – 44 с.
402. Шавыкин А.А. Оценка интегральной уязвимости акватории Баренцева моря к нефтяному загрязнению / А.А. Шавыкин, О.П. Калинка, Г.Н. Духно, В.В. Сапрыгин, С.В. Зырянов // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2008. – №3. – С. 13–22.
403. Шавыкин А.А. Уязвимость макрофитобентоса Кольского залива от разливов нефти / А.А. Шавыкин, С.В. Малавенда // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2015. – №10. – С. 12–18.
404. Шахин Д.А. Оценка современного состояния окружающей среды в рамках экологического сопровождения проектов. / Д.А. Шахин, В.Е. Пинаев. – Москва: МАКС Пресс, 2013. 214 с.
405. Шерстнева О.А. Пигментный аппарат и газообмен *Potamogeton perfoliatus* (Potamogetonaceae), произрастающего на литорали восточной части Финского залива / О.А. Шерстнева // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, №6. – С. 118–125.
406. Шиганова Т.А. Вселенец в Каспийское море гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему / Т.А.

- Шиганова, А.М. Камакин, О.П. Жукова, В.Б. Ушивцев, А.Б. Дулимов, Э.И. Мусаева // Океанология. – 2001. – Т. 41, № 4. – С. 542–549.
407. Шикломанов И.А. Антропогенные изменения водности рек. / И.А. Шикломанов. – Л.: Гидрометеиздат, 1979. – 302 с.
408. Шперк Г.Ф. Очерки альгологической флоры Черного моря в систематическом, морфологическом и физиологическом отношении. / Г.Ф. Шперк. – Харьков, 1869. – 118 с.
409. Шкляревич Г.А. Макроводоросли эстуарной зоны на примере Порьей губы Белого моря / Г.А. Шкляревич, Е.В. Шошина // Труды Карельского научного центра РАН. – 2015. – №6. – С. 89–95.
410. Щапова Т.Ф. Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *L. digitata* Кольского залива. / Т.Ф. Щапова // Тр. ВНИРО. – 1938. – Т. VII.
411. Щапова Т.Ф. Донная растительность северо-восточных заливов Каспийского моря –Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак / Т.Ф. Щапова // Бот. журн. –1938. – Т. 23. №2. – С. 122–144.
412. Щапова Т.Ф. Донная растительность северо-восточной части Каспийского моря / Т.Ф. Щапова, М.С. Киреева // Бюлл. МОИП, отд. Биологии. – 1939. – Т. 48, вып. 2-3. – С. 3–14.
413. Щапова Т.Ф. Донная растительность восточного берега Каспийского моря / М.С. Киреева, Т.Ф. Щапова // Бюл. МОИП, отд. Биологии. – 1939. – № 48. вып. 5–6.
414. Щапова Т. Ф. Запасы и промысел морской травы / Т.Ф. Щапова, М.С. Киреева // Рыбн. хозяйство. – 1939. № 3.
415. Щапова Т.Ф., Киреева М.С. Донная растительность Красноводского залива / Т.Ф. Щапова, М.С. Киреева // Тр. ИО АН СССР. – 1957. – Т. XXIII.
416. Щапова Т.Ф. Амфипацифическое распространение некоторых видов бурых водорослей / Т.Ф. Щапова // Доклады АН СССР. – 1946. – Т.52. – № 2.
417. Щапова Т.Ф. Биполярное распространение некоторых видов бурых водорослей / Т.Ф. Щапова // Доклады АН СССР. – 1946. – Т.52, № 5.

418. Щапова Т.Ф. Географическое распространение представителей порядка Laminariales в северной части Тихого океана / Т.Ф. Щапова // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. – 1948. – Т.2. – С.89–138.
419. Щапова Т.Ф. Донные макрофиты водоемов Таманского полуострова / Т.Ф. Щапова // Сборник «Современные аналоги нефтеносных фаций». – М.-Л.: Гостоптехиздат, 1950.
420. Щапова Т.Ф. Филлофора Черного моря / Т.Ф. Щапова // Труды Института океанологии АН СССР. – 1954. – Т. 11. – 272 с.
421. Щербакова А.А. История ботаники в России (дарвиновский период, 1861–1917 гг.). / А.А. Щербакова, Н.А. Базилевская, К.Ф. Калмыков. – Новосибирск: Наука, 1983. – 365 с.
422. Щербина В.Г. Экологическая оценка макрофитобентоса в пляжной полосе Олимпийской столицы–2014 / В.Г. Щербина, И.С. Белюченко // Экологический Вестник Северного Кавказа. – 2009. – Т. 5. №4. – С. 77–83.
423. Шошина Е.В. Возрастная структура поселений *Fucus vesiculosus* на литорали Кольского залива / Е.В. Шошина, О.В. Канищева // Вестник Удмуртского университета. – 2015. – Т. 25. Вып. 1. – С. 40–47.
424. Шошина Е.В. Макроводоросли из района бухты Ледяная Гавань / Е.В. Шошина, Н.А. Анисимова // Вестник МГТУ. – 2013. – Т.16, №3. – С. 530–535.
425. Ярцева И.А. Филлофора и нефтяное загрязнение / И.А. Ярцева // Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по альгологии - макрофитобентосу (Севастополь, октябрь 1979 г.). – Киев: Наукова думка, 1979. – С. 130–131.
426. Яценко Г.К. Кислородный обмен и фотосинтетические пигменты черноморской цистозеры / Г.К. Яценко // Физиол. раст. – 1963. – Т. 10. № 6. – С. 661–666.
427. Adams J.K. Method for ranking biological resources in oil spill response planning / J.K. Adams, R.P. Hannah, A.J. Heikamp // Proc. Oil Spill Conf., San Antonio, Tex., 28 Febr. - 3 March, 1983. – Washington, 1983. – P. 159–164.

428. Aydin A. The list algae and seagrass of Marmara Sea and Bosphorus between 1986-1994 / A. Aydin, A. Tomruk, H. Koç, K. Aysenur, O. Nalan, S. İlker, F. Gören, G. Gümüşpala, S. Mert // J. Black Sea/Mediterranean Environment. – 2006. – №12. – P. 5–16.
429. Aysel V. Checklist of Black Sea seaweeds. / V. Aysel, H. Erduğan // Tr. J. of Bot. – 1995. – №19. – P. 545–554.
430. Aysel V. Marine algae of Bartın / V. Aysel, H. Erduğan, A. Sukatar, H. Güner, M. Öztürk // Tr. J. of Bot. – 1996. – № 20. – P. 251–258.
431. Aysel V. Marine flora of Sinop (Black Sea, Turkey) / V. Aysel, H. Erduğan, B. Dural-Tarakçı, E.Ş. Okudan, A. Şenkardeşler, F. Aysel // J. of Fisheries & Aquatic Sciences. – 2004 – Vol. 21. №1-2. – P. 59–68.
432. Aysel V. Marine algae and seagrasses of Samsun (Black Sea, Turkey) / V. Aysel, B. Dural, A. Şenkardeşler, H. Erduğan, F. Aysel // J. Black Sea/Mediterranean Environment. – 2008. – Vol. 14. – P. 53–67.
433. Bartsch I. Changes in kelp forest biomass and depth distribution in Kongsfjorden, Svalbard, between 1996–1998 and 2012–2014 reflect Arctic warming / I. Bartsch, M. Paar, S. Fredriksen, M. Schwanitz, C. Daniel, H. Hop, C. Wiencke // Polar Biol. – 2016. doi: [10.1007/s00300-015-1870-1](https://doi.org/10.1007/s00300-015-1870-1)
434. Bavaru A. A Checklist of the benthic marine algae (Except the Diatoms) along the Romanian shore of the Black Sea / A. Bavaru, S.A. Bologna, H.V. Skolka // Rev. Roum. Biol. – Biol. Végét. – 1991. – Vol. 36. – P. 7–22.
435. Berdnikov S.V. Trophodynamic model of the Black and Azov Sea pelagic ecosystem: consequences of the comb jelly, *Mnemiopsis leydei*, invasion / S.V. Berdnikov, V.V. Selyutin, V.V. Vasilchenko, J.F. Caddy // Fisheries Research. – 1999. – Vol. 42. №3. – P. 261–289.
436. Bird C.J. The effect of salinity on distribution of *Gracillaria* Grev. (Rhodophyta, Gigartinales): an experimental assessment. / C.J. Bird, J. McLachlan // Bot. Mar. – 1986. – Vol. 29. – P. 231–238.

437. Bitton G. Resistance of Bacterial Chemotaxis to Blockage in Petroleum Waters / G. Bitton, D.A. Chuckran, I. Chet, R. Mitchell // Mar. Poll. Bull. – 1979. – Vol. 10, № 2. – P. 48–49.
438. Binark N. Oil Pollution of Marine Algae / N. Binark, K. C. Güven, T. Gezgin, S. Ünlü // Bull. Environ. Contam. Toxicol. – 2000. – 64. – P. 866–872. doi: 10.1007/s001280000083
439. Boudouresque Ch.F. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes / Ch.F. Boudouresque, V.Verlaque // Mar. Poll. Bull. – 2002. – Vol. 44. – P. 32–38.
440. Chapman D.J. Occurrence and production of carbon monoxide in some brown alge. / D.J. Chapman, R. D. Tocher Can. // J. of Botan. – 1966. – Vol. 44. – P. 1438–1442.
441. Coleman M.A. Variability in temperature and historical patterns in reproduction in the *Fucus distichus* complex (Heterokontophyta; Phaeophyceae): implications for speciation and the collection of herbarium specimens / M.A. Coleman, S.H. Brawley // J. of Phycol. – 2005. – Vol. 41. – P. 1110–1119.
442. Clayton M.N. The apical meristem of *Splachnidium rugosum* (Phaeophyta). / M.N. Clayton, C.M. Shankly // J. of Phycol. – 1987. – Vol. 23. – P. 296–307.
443. Clendenning K.A. Effects of wastes on the giant kelp *Macrocystis pyrifera* / K.A. Clendenning, W.J. North // Proc. Int. Conf. Waste Dispos. mar. Envir., 1960. – P. 82–91.
444. Coombs J. Techniques in. Bioproductivity and Photosynthesis. / J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long, J.M.B. Scurlock (Eds.)/ – Oxford: Pergamon Press, 1985. – 340 p.
445. Correa J. Effect of temperature and daylength on morphogenesis of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonales, Phaeophyta) from eastern Canada / J. Correa, I. Novaczek, J. McLachlan // Phycologia. – 1986. – Vol. 25 (4). – P. 469–475.

446. Coutinho R. The horizontal distribution of the benthic algae flora in the Patos lagoon estuary, Brazil, in relation to salinity, substratum and wave exposure / R. Coutinho // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1984. – Vol. 80. – P. 247–257.
447. Cross W.E. Effects of Experimental Releases of Oil and Dispersed Oil on Arctic Nearshore Macrobenthos. III. Macroalgae / W.E. Cross, R.T. Wilce, M.F. Fabuan // Arctic. – 1987. – Vol. 1. Supp. 1. – P. 211–219.
448. Davison I.R. Effect of freezing on seaweed photosynthesis / I.R. Davison, S.R. Dudgeon, H.M. Ruan // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1989. – Vol. 58. – P. 123–131.
449. Delaune R.D. Effect of Sediment pH and Redox Conditions on Degradation of Benzo(a)pyrene / R.D. Delaune, W.H. Patrick, J.R. Casselman, M.E. Casselman // Mar. Poll. Bull. – 1981. – V. 12, № 7. – P. 251–253.
450. Dickson D.M.J. Osmotic adjustment in marine eukaryotik algae: the role of inorganic ions, quaternary ammonium, tertiary sulphonium and carbohydrate solutes. I. diatoms and Rhodophyta / D.M.J. Dickson, G.O. Kirst // New phytol. – 1987. – Vol. 106. №4. – P. 645–655.
451. Divavin I.A. Influence of oil on nucleic acids of algae / I.A. Divavin, O.G. Mironov, I.M. Tsimbal // Mar. Pollut. Bull. – 1975. – Vol. 6. № 1. – P. 13.
452. Dring M.J. Photoperiodism and phycology / M.J. Dring // Prog. Phycol. Res. – 1984. – № 3. – P. 159–162.
453. Dring M. J., Luning K. Photomorphogenesis of marine macroalgae. / M.J. Dring, K. Luning // In: Encyclopedia of Plant Physiology. Berlin: Springer-Verlag. – 1983. – Vol. 16. – P. 545–568.
454. Dromgoole F.I. Form and function of the pneumatocysts of marine algae. 1. Variations in the pressure and composition of internal gases / F.I. Dromgoole // Bot. Mar. – 1981. – Vol. 24. – P. 257–266.
455. Dudgeon S.R. Effect of freezing on photosynthesis of intertidal macroalgae: tolerance of *Chondrus crispus* and *Mastocarpus stellatus* (Rhodophyta) / S.R. Dudgeon, J.R. Davison, R.L. Vadas // Mar. Biol. – 1989. – Vol. 101. – P. 107–114.

456. Fredriksen S. The algal vegetation in the outer part of Isfjorden, Spitsbergen: a revisit of Per Svendsens sites after 50 years / S. Fredriksen, M.R. Kile // *Polar Res.* – 2012. doi:10.3402/polar.v31i0.17538.
457. Feldmann G. Les physodes et les corps irisants du *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux / G. Feldmann, G. Guglielmi // *C.R. Acad. Sci. Paris.* – 1972. – Vol. 275, № 7. – P. 751-754.
458. Jueterbock A. The fate of the Arctic seaweed *Fucus distichus* under climate change: An ecological niche modeling approach / A. Jueterbock, I. Smolina, J.A. Coyer // *Ecology and Evolution* 6(6). DOI: 10.1002/ece3.2001
459. Gessner F. *Hydrobotanik. Die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser.* / F. Gessner. – Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften. – 1955. – 517 p.
460. Guiry M.D., Guiry G.M. 2017. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 08 August 2017.
461. Güven K.C. Über die marinen Algen an den Küsten der Türkei / K.C. Güven, F. Öztig // *Bot. Marina.* – 1971. – Vol. 14. – P. 121–128.
462. Güven K.C. Studies on marine algae of Turkey in 1899-1990 / K.C. Güven, N. Zeybek, Ş. Cirik // *I.Ü. Deniz Bilimleri ve Coğrafya Enstitüsü Bülteni Sayı.* – 1991. – Vol. 7. – P. 51–81.
463. Hop H. Distribution of macroalgae in Kongsfjorden, Svalbard / H. Hop, N.A. Kovaltchouk, C. Wiencke // *Polar Biology.* – 2016. – Vol. 39. Is. 11. – P. 2037–2051.
464. Hansen J.R. Benthic marine algae and cyanobacteria. / Hansen J.R. Jenneborg L.H. // *A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria.* – Norsk Polar institutt Skrifter. – 1996. – P. 361–374.
465. Heldal M. Toxic responses of the green alga *Dunaliella bioculata* (Chlorophyceae, Volvocales) to selected oxidized hydrocarbons / M. Heldal, S. Norland, T. Lien, G. Knutsen, K. Tjessem, A. Aarberg // *Environ. Pollut.* – 1984. – Vol. 34. № 2. – P. 119–132.

466. Henley W.J. Photoacclimation of *Ulva rotundata* (Clorophyta) under natural irradiance. / W.J. Henley, J. Ramus // Mar. Biol. – 1989. – №103. – P. 261–266.
467. Hoek C. van den The geographic distribution of seaweed species in relation to temperature: present and past / C. Hoek van den, A.M. Breeman, W.T. Stam // Expected Effects of Climatic Change of Marine Coastal Ecosystems. – Netherlands, 1990. – P. 55–67.
468. Hsiao S.T.C. Effect of crude oils and the oil dispersant “Corexit®” on primary production of arctic marine phytoplankton and seaweed / S.T.C. Hsiao, D.W. Kettle, M.G. Foy // Environ. Pollut. – 1978. – Vol. 15. № 3. – P. 209–221.
469. Ivanov S.K. Carcinogenic transpollutants – a resultat of extreme actions on fuels and lubricating oils / S.K. Ivanov // J. of Environ. Protect. and Ecol. – 2001. – № 3. – P. 669–677.
470. Karsten U. The effect of salinity on growth, photosyntesis, and respiration in the estuarine red alga *Bostrychia radicans* Mont. / U. Karsten, G.O. Kirst // Helgolander Meersunters. – 1989. – Vol. 43. – P. 61–66.
471. Krause-Jensen D. Seasonal sea ice cover as principal driver of spatial and temporal variation in depth extension and annual production of kelp in Greenland / D. Krause-Jensen, N. Marbà, B. Olesen, M.K. Sejr, P.B. Christensen, J. Rodrigues, P.E. Renaud, T.J.S. Balsby // Global Change Biology. – 2012. –18. – P. 2981–2994. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02765.x.
472. Kenchington E. Kernel Density Surface Modelling as a Means to Identify Significant Concentrations of Vulnerable Marine Ecosystem Indicators / E. Kenchington, F.J. Murillo, C. Lirette, M. Sacau, M. Koen-Alonso, A. Kenny, N. Ollerhead, V. Wareham, L. Beazley // PLOS ONE. – 2014. – 10(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117752>
473. Kjellman F.R. The Algae of the Arctic Sea. A survey of the species, together with an exposition of the general characters and development of the flora / F.R. Kjellman // K.Sv. Vet.-Akad. Handl. – 1883. – Vol. 20. – 417 p. (<https://archive.org/details/algaeofarcticsea00kjel>)

474. Klein J. The *Caulerpa racemosa* invasion: a critical review / J. Klein, M. Verlaque // *Mar. Poll. Bull.* – 2008. – Vol. 56. – P. 205–258.
475. Kontoyiannis H. Climatic variability of the sub-surface sea temperatures in the Aegean-Black Sea system and relation to meteorological forcing / H. Kontoyiannis, V. Papadopoulos, A. Kazmin, A. Zatsepin, D. Georgopoulos // *Climate Dynamics*. – 2012. – V. 39. – P. 1507–1525.
476. Kornmann P. Meeresalgen von Helgoland. Benthische Grün-, Braun- und Rotalgen. / P. Kornmann, P.-H Sahling. – Hamburg, 1989. – 289 p.
477. Kuck K.O. Effects of crude oil and aromatic hydrocarbons on the photosynthesis of three species of *Acrosiphonia* grown in the laboratory / K.O. Kuck // *Bot. Mar.* – 1980. – Vol. 23. – P. 587–593.
478. Lewis M. Toxicities of oils, dispersants and dispersed oils to algae and aquatic plants: Review and database value to resource sustainability / M. Lewis, R. Pryor // *Environmental Pollution*. 2013. – Vol. 180. – P. 345–367.
479. Lacaze J.C. Sensibilités de deux algues marines *Phaeodactylum tricornutum* et *Acetabularia mediterranea* vis-à-vis d'un pétrole brut soumis à différentes conditions de photo-oxydation. Influence de l'évaporation / J.C. Lacaze, P. Gutierrez, V. Joseph // *Rev. int. oceanogr. med.* – 1982. – Vol. 66–67. – P. 61–70.
480. Lee J.A. Effect of temperature and light on gametogenesis of *Laminaria saccharina* at its southern limit of distribution in the western Atlantic Ocean / J.A. Lee, B.H. Brinkhuis // *J. Phycol.* – 1988. – Vol. 24. – P. 181–191.
481. Lane C.E. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization / C.E. Lane, C. Mayes, L.D. Druehl, G.W. Saunders // *J. Phycol.* – 2006. – Vol. 42. – P. 493–512.
482. Lee J.A. Effect of temperature and light on gametogenesis of *Saccharina latissima* at its southern limit of distribution in the western Atlantic Ocean / J.A. Lee, B.H. Brinkhuis // *J. Phycol.* – 1988. – Vol. 24. – P. 181–191.

483. Lobban C.S. The physiological ecology of seaweeds / C.S. Lobban, P.J. Harrison, M.J. Duncan. – Cambridge: University Press, 1985. – 242 p.
484. Luder U.H. Acclimation of photosynthesis during and after six months of darkness in *Palmaria decipiens* (Rhodophyta): a study to simulate Antarctic winter sea ice cover / U.H. Luder, C. Wiencke, J. Knoetzel // J. Physiol. – 2002. – Vol. 38. – P. 904–913.
485. Luder U. Induction of phlorotannins in the brown macroalga *Ecklonia radiata* (Laminariales, Phaeophyta) in response to simulated herbivory the first microscopic study / U. Luder, M.N. Clayton // Planta. – 2004. – Vol. 218. № 6. – P. 928–937.
486. Lüning K. Seaweeds, their environment, biogeography, and ecophysiology. / K. Lüning. – New York: John Wiley, 1990. – 527 p.
487. Makarov M.V. The influence of ultraviolet-B radiation on spore release and growth of the Kelp *Laminaria saccharina* / M.V. Makarov, G.M. Voskoboinikov // Botanica Marina. – 2001. – Vol. 44. – P. 89–94
488. Maier I. Sexual pheromones in algae / I. Maier, D.J. Muller // Biol. Bull. – 1986. – Vol. 170. – P. 145–175.
489. Malavenda S. Occurrence of *Ulva lactuca* L. 1753 (Ulvaceae, Chlorophyta) at the Murman Coast of the Barents Sea / Sv. Malavenda, M. Makarov, I. Ryzhik, M. Mityaev, Ser. Malavenda // Polar Research. – 2018. – 37 (1). doi: 10.1080/17518369.2018.1503912.
490. Maximova O.V. Anthropogenic eutrophication of near-shore waters and macroalgal biodiversity in the Levantine Sea / O.V. Maximova, N.V. Kucheruk // The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems. Eds. P.Malanotte-Rizzoli and V.N.Eremeev. NATO Science Series, Ser. 2 – Environmental Security. – Vol. 51. – Kluwer Academic Publishers. 1999. – P. 431-436.
491. Maximova O.V. Long-term anthropogenic transformation and contemporary state of the north caucasian macrophytobenthos (Black Sea) / O.V.

- Maximova, N.A. Moruchkova // *Oceanology*. – 2005. – Vol. 45. – Suppl. 1. – P. 168–175.
492. McLachan J. Photosynthesis of eggs, sperm, zygotes and embryos of *Fucus serratus* / J. McLachan, R.G.S. Bidwell // *Can. J. Bot.* – 1978. – Vol. 56, № 4. – P. 371–373.
493. Merzouka A. Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate / A. Merzouka, L.E. Johnson // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2011. – Vol. 400, I. 1–2. – P. 90–98.
494. Milchakova N.A. *Marine Plants of the Black Sea. An Illustrated Field Guide.* / N.A. Milchakova. – Sevastopol: DigitPrint. – 2011. – 144 pp.
495. Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. *Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos.* 2014 (http://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf)
496. Müller R. Impact of oceanic warming on the distribution of seaweeds in polar and cold-temperate waters / R. Müller, T. Laepple, I. Bartsch., C. Wiencke // *Bot. Mar.* – 2014. – Vol. 52. – P. 617–638.
497. National Report for Biological Diversity Conservation in Bulgaria 1998 (<http://enrin.grida.no/biodiv/ru/nrcbd/bulgaria.pdf>) (дата обращения 1.01.2017)
498. O'Brien P.Y. The effects of oils and oil components on algae: a review / P.Y. O'Brien, P.S. Dixon // *Brit. Phycol. J.* – 1976. – № 11. – P. 115–142.
499. O'Sullivan A.J. The Amoco Cadiz Oil Spill / A.J. O'Sullivan // *Mar. Poll. Bull.* – 1978. – Vol. 9. № 5. – P. 123–128.
500. Oliver F. On the obliteration of the sieve-tubes' in *Laminariaceae* / F. Oliver // *Ann. Bot.* 1987. – Vol. 1. – P. 95–117.
501. Oguz T. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales / T. Oguz, J.W. Dippner, Z. Kaymaz // *Journal of Marine Systems*. – 2006. – Vol. 60 (№3–4). – P. 235–254.
502. Ocheretryana S.O. Seasonal development of filamentous green algae under conditions of the anthropogenic pollution in the Avacha Bay (Southeast

- Kamchatka) / S.O. Ocheretryana, N.G. Klochkova // Program and Proceedings of the 2011 The 6-th Asian Pacific Phycological Forum. (Yeosu, Korea. October 9-14, 2011). – 2011. – P. 270.
503. Pengerud B. Photo-induced toxicity of North Sea crude oils toward bacterial activity / B. Pengerud, F. Thingstad, K. Tjessem, A. Aaberg // Mar. Poll. Bull. – 1984. – Vol. 15. № 4. – P. 142–146.
504. Petkoff S. Matériaux pour la flore algologique du littoral bulgare de la mer Noire / S. Petkoff // Spis. Bulg. Akad. Nauk. – 1919. – Vol. 17 (8). – P. 25–135. (in Bulgarian).
505. Petkoff S. Sur la flore algologique des côtes bulgares de la Mer Noire / S. Petkoff // Izv. Bulg. Bot. Druzh. – 1932. – Vol. 5. – P. 117–127 (in Bulgarian).
506. Polikarpov G.G. Conceptual model of responses of organisms, populations and ecosystems to all possible dose rates of ionising radiation in the environment / Polikarpov G.G. // Radiation Protection Dosimetry. – 1998. – Vol. 75 (1–4). – P. 181–185.
507. Reddin A. Effect of oils on cell membrane permeability in *Fucus serratus* and *Laminaria digitata* / A. Reddin, G.N. Prendeville // Mar. Pollut. Bull. – 1981. – Vol. 12. № 1. – P. 339–342.
508. Reed D.C. Effects of an oil and gas-production effluent on the colonization potential of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) zoospores / D.C. Reed, R.J. Lewis // Mar. Biol. – 1994. – Vol. 119. – P. 277–283.
509. Reed D.C. Effects of an open-coast oil-production outfall on pattern of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) recruitment / D.C. Reed, R.J. Lewis, M. Anghera // Mar. Biol. – 1994. – Vol. 120. – P. 25–31.
510. Reed R.H. The influence of salinity upon cellular mannitol concentration of the euryhaline marine alga *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm. (Phaeophyta, Ectocarpales): preliminary observations. / R.H. Reed // Botanika mar. – 1980. – Vol. 23. – P. 603–605.
511. Report on preliminary results of the expedition of the P.P. Shirshov Institute of Oceanology and WWF-Russia to the Kerch Strait area for investigating

- consequences of the black oil spill after the accident with tanker “Volgoneft-139” on 11 November 2007. Moscow. 2008. 67 p. (https://wwf.ru/upload/iblock/ffb/taman_web.pdf, дата обращения 20.12.2019)
512. Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy / E.S. Reynolds // J. of Cell Biology. – 1963. – Vol. 17. – P. 208–212.
 513. Robertson A.I. Disturbance by ice and life-history adaptations of the seagrass *Zostera marina* / A.I. Robertson, K.H. Mann // Mar. Biol. – 1984. – Vol. 80. – P. 131–141.
 514. Russell G. Some anatomical and physiological differences in *Chorda filum* from coastal waters of Finland and Great Britain / G. Russell // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1985. – Vol. 65. – P. 343–349.
 515. Russell G. The seaweed flora of a young semi- enclosed sea: the baltik. Salinity as a possible agent of a flora divergence. / G. Russell // Helgolander Meeresunters. – 1988. – Vol. 42. – P. 243–250.
 516. Russell G. Variation and natural selection in marine macroalgae / G. Russell // Oceanogr. mar. Biol. Annu. Rev. – 1986. – V. 24. – P. 309–377.
 517. Russell G. Recent evolutionary changes in the algae of the Baltik sea / G. Russell // Br. Phycol. J. – 1985. – Vol. 20. – P. 87–104.
 518. Russell G. Some anatomical and physiological differences in *Chorda filum* from coastal waters of Finland and Great Britain / G. Russell // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1985. – Vol. 65. – P. 343–349.
 519. Russell G. The seaweed flora of a young semi- enclosed sea: the baltik. Salinity as a possible agent of a flora divergence / G. Russell // Helgolander Meeresunters/ – 1988. – Vol. 42. – P. 243–250.
 520. Ryzhik I.V. The physiological state of intertidal brown seaweeds *Fucus serratus* Linnaeus, 1753 and *Fucus distichus* Linnaeus, 1767 cultivated on a biofiltration system in the Barents sea / I.V. Ryzhik, M.V. Makarov, G.M. Voskoboinikov // Russian Journal of Marine Biology. – 2014. – Vol. 40. № 2. – P. 119–124.

521. Sjøtun K. Climatic and environmental factors influencing occurrence and distribution of macroalgae - A fjord gradient revisited / K. Sjøtun, V. Husa, L. Asplin, A. Sandvik // Marine Ecology Progress Series. – 2015. doi: 10.3354/meps11341.
522. Sherman K. A global movement toward an ecosystem approach to management of marine resources / K. Sherman, M. Sissenwine, V. Christensen, A. Duda, G. Hempel, C. Ibe, S. Levin, D. Lluch-Belda, G. Matishov, J. McGlade, M. O'Toole, S. Seitzinger, R. Serra, H.-R. Skjoldal, Q. Tang, J. Thulin, V. Vandeweerdt, K. Zwanenburg // Marine Ecology - Progress Series. – 2005. – Vol. 300. – C. 275–279.
523. Shiels W. E. Crude oil phytotoxicity studies / W.E. Shiels, J.J. Goering, D.W. Hood // Environmental Studies of Port Valdez. – Braun-Brumfield Inc., USA, 1973. – P. 413–446.
524. Steele R.L. Sensitivity of some brown algal reproductive stages to oil pollution / R.L. Steele // J. Phycol. – 1977. – Vol. 13. № 2. – P. 776–780.
525. Stekoll M.S. Response of the Dominant Alga *Fucus gardneri* (Silva) (Phaeophyceae) to the Exxon Valdez Oil Spill and Clean-up / M.S. Stekoll, L. Deysher // Mar. Pollut. Bull. – 2000. – Vol. 40, № 11. – P. 1028–1041.
526. Stengel D.B. Seasonal variation in the pigment content and photosynthesis of different thallus regions of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) in relation to position in the canopy / D.B. Stengel, M.J. Dring // Phycologia. – 1998. – Vol. 37. № 4. – P. 259–268.
527. Schmitz K. CO₂-fixierung und Stofftransport in bentischen marinen Algen. II. Zum Ferntransport C¹⁴-markierter Assimilate bei *Laminaria hyperborea* und *Laminaria saccharina*. / K. Schmitz, K. Liming, J. Willenbrink // Z. Pflanzenphysiol. – 1972. – V. 67. – P. 418–429.
528. Schoenwaelder M.E.A. The role of the cytoskeleton in brown algal photosynthetic movement / M.E.A. Schoenwaelder, M.N. Clayton // Eur. J. Phycol. – 1999. – Vol. 34. – P. 223–229.

529. Schoschina E.V. Growth and reproductive phenology of nine intertidal algae on the Murman coast of the Barents Sea / E.V. Schoschina, V.N. Makarov, G.M. Voskoboinikov, C. Hoek van den. // Bot. Mar. – 1996. – Vol. 39. – P. 83–93.
530. Tatarek A. Sublittoral macroflora of Hornsund / A. Tatarek, J. Wiktor, M.A. Kendall // Polar Research. – 2012. – Vol. 31. <http://dx.doi.org/10.3402/polar.v31i0.189003>.
531. Thélin I. Effects, en culture, de deux pétroles bruts et d'un dispersant pétrolier sur les zygotes et les plantules de *Fucus serratus* Linnaeus (Fucales, Phaeophyceae) / I. Thélin // Bot. Mar. – 1981. – Vol. 24. – P. 515–519.
532. Teodoresko E.S. Matériaux pour la flore algologique de la Roumanie / E.S. Teodoresko // An. sci. nat. bot. – 1907. – Vol. 9. №5. – P. 25–35.
533. Temniskova D. Red List of the Bulgarian algae. I. Macroalgae / D. Temniskova, M.P. Stoyneva, I.K. Kirjakov // Phytologia Balcanica. – 2008. – Vol. 14 (2). – P. 193–206.
534. Vadas R.L. Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality / R.L. Vadas, W.A. Wright, S.L. Miller // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – Vol. 61. – P. 263–272.
535. Van de Poll W.H. Atlantic Advection Driven Changes in Glacial Meltwater: Effects on Phytoplankton Chlorophyll-a and Taxonomic Composition in Kongsfjorden, Spitsbergen / Van de W.H. Poll, D.S. Maat et al. // Front. Mar. Sci. – 2016. [doi.org/10.3389/fmars.2016.00200](http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2016.00200).
536. Vinogradova K.L. Algae / K.L. Vinogradova, E.V. Schoschina // Environment and ecosystems of the Franz Josef Land (Archipelago and shelf). – Apatity: KSC RAS Press, 1993. – P. 109–116.
537. Vinogradova K.L. Seaweeds introduction / K.L. Vinogradova // Atlas of the marine flora of southern Spitsbergen. – Gdansk: Inst. Ocean. Polish Acad. Sci., 1995. – P. 297–505.
538. Voskoboinikov G.M. Influence of temperature and photoperiod on survival and growth of north east Atlantic isolates of *Phycodrys rubens* (Rhodophyta)

- from different latitudes / G.M. Voskoboinikov, A.V. Breeman, van den C. Hoek, V.N. Makarov, E.V. Shoshina // *Botanica Marina*. – 1996. – Vol. 39. №4. – P. 341–346.
539. Wheeler W.N. Nitrogen nutrition of *Macrocystis*. / W.N. Wheeler // In: *Synthetic and degradative processes in marine macrophytes*. – Berlin, 1982. – P. 121–135.
540. Węśławski J.M. Climate change effects on Arctic fjord and coastal macrobenthic diversity—observations and predictions / J.M. Węśławski, M.A. Kendall, M. Włodarska-Kowalczyk, K. Iken, M. Kędra, J. Legezyńska, M. Sejr // *Mar. Biodiv.* – 2011. – Vol. 41. – P. 71–85.
541. Wilce R.T. The Boulder Patch (North Alaska, Beaufort Sea) and its benthic algal flora / R.T. Wilce, K.H. Dunton // *Arctic*. – 2014. – V. 67. №1. – P. 43–56.
542. Wiencke C. Respiration and photosynthesis in the intertidal alga *Cladophora rupestris* (L.) Kütz. under fluctuating salinity regimes. / C. Wiencke, J. Davenport // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1987. – Vol. 114. – P. 183–197.
543. Wilkinson M. Estuarine benthic algae and their environment: a review. / M. Wilkinson // In: *The shore environment. Vol. 2. Ecosystems*. London: Academic Press, 1980. – P. 425–486.
544. Wrabel M.L. Effects of Bioremediation on Toxicity and Chemical Composition of No. 2 Fuel Oil: Growth Responses of the Brown Alga *Fucus vesiculosus* / M.L. Wrabel, P. Peckol // *Mar. Pollut. Bull.* – 2000. – V. 40. № 2. – P. 135–139.
545. Youngblood W.W. Alkanes and Alkenes in Marine Benthic Algae / W.W. Youngblood, M. Blumer // *Mar. Biol.* – 1973. – V. 21. – P. 163–172.