

УДК 581.526.323(262.81)

МАКРОФИТОБЕНТОС КАСПИЙСКОГО МОРЯ: РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ПРОДУКТИВНОСТЬ

© 2016 г. О. В. Степаньян

Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону

e-mail: step@ssc-ras.ru

Поступила в редакцию 29.11.2014 г.

После доработки 27.11.2015 г.

В российском секторе Северного и Среднего Каспия выявлено 36 видов макроводорослей. Преобладают зеленые и красные водоросли мезосапробной группы. Выявлено увеличение числа видов зеленых водорослей. Распределение макроводорослей неравномерно и приурочено к твердым субстратам и эпифитону. Биомасса альгосообществ достигает 1.5 кг/м^2 . Изменение климата слабо влияет на появление новых видов в Северном Каспии, но в Среднем и Южном Каспии возможны новые вселенцы. Распределение водной и прибрежно-водной растительности показывает значительную пространственную динамику, обусловленную колебаниями уровня и солености Каспийского моря. Биомасса водной растительности изменяется в широком диапазоне от 0.5 до 10.0 кг/м^2 . Пространственно-детализированные математические модели адекватно отражают изменение ключевых видов водных растений в пространстве и во времени. Показано, что в настоящее время происходит расширение зоны распространения морской травы *Zostera noltii* в мелководные области и сужение ареала доминанта прибрежно-водной растительности тростника южного *Phragmites australis*.

DOI: 10.7868/S0030157416030217

Макрофитобентос играет важную роль в прибрежной экосистеме Каспийского моря. Макроводоросли и морские травы, являясь фосинтетиками, обеспечивают постоянный приток органического вещества для гетеротрофных организмов и образуют растительный полог — биотоп для беспозвоночных и фитофильных рыб. Динамика водной растительности во многом определяет изменения в донных сообществах, их распределения и запасах. Особенно актуально изучение фитобентоса для северной и средней части Каспийского моря, где изменчивость параметров водной среды, уровня моря максимальные [26]. В последние годы сообщества морских трав и водорослей рассматриваются как индикаторы долговременных климатических и антропогенных изменений [39].

Изучение флоры Каспийского моря началось с экспедиций П.-С. Паласса, М.К. Бэра, С.Г. Гмелина и насчитывает более двухсот лет. Первые комплексные обследования фитобентоса Каспия проведены Волковым [5] в 1913–1917 гг. в знаменитых рейсах Н.М. Книповича. В 1930–1960-х гг. в ходе масштабных экспедиций был выявлен видовой состав макроводорослей и морских трав, обнаружены места скопления водной растительности и определены промысловые запасы, изучена биология и экология отдельных видов [3, 8, 10–13, 18, 27]. Указанные выше исследования

проходили на фоне падения уровня Каспийского моря. Последовавшее в конце 1970-х гг. повышение уровня моря, изменение гидролого-гидрохимических параметров водной среды, снижение солености, усиление эвтрофирования привело к середине 1990-х гг. к существенной перестройке экосистемы Северного Каспия [21–23, 26]. Трансформация каспийской экосистемы отразилась на фитобентосе — изменилось пространственное распределение водорослей и трав, в значительной степени изменился видовой состав и продукционные характеристики на отдельных участках акватории, уменьшились запасы [4, 6, 7]. В начале 2000-х гг. всеми прикаспийскими странами начато активное освоение нефтегазовых месторождений на каспийском шельфе, возросла интенсивность крупнотоннажного судоходства [23]. В этот же период проник и интенсивно развился гребневик *Mnemiopsis leidyi*, существенно повлиявший на жизнь морской экосистемы [21–23, 26]. Несмотря на возрастающий интерес к проблемам Каспийского моря, современное состояние водной растительности освещено незначительно.

Цель работы — оценить современное разнообразие, продуктивность и пространственное распределение макрофитобентоса Каспийского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили сборы автора, а также сотрудников АФ ММБИ КНЦ РАН и ЮНЦ РАН на Северном и Среднем Каспии в период с 2004 по 2011 гг. (рис. 1), а также анализ доступных литературных данных [6, 7, 15, 25, 31–36].

Отбор проб фитобентоса на рыхлых грунтах проводили с борта научно-исследовательского судна “Денеб” с использованием дночерпателя Ван–Вина (площадь захвата 0.13 м^2), в прибрежной зоне – с использованием небольших рамок (0.025 м^2) и скребка. На каждой станции отбирали 1–2 пробы. Общее число количественных проб – 117, качественных – 258.

Для анализа многолетней динамики растительности использовали методы математического моделирования, совмещенные с ГИС-технологиями. Предложены две пространственно-детализированные математические модели динамики растительности – водной (*Potamogeton pectinatus* и *Zostera noltii*) и прибрежно-водной (*Phragmites australis*). Подробная методология проведения математических экспериментов приведена в [2].

В структуру математической модели в качестве переменных состояния включены: соленость, глубина, биогенные элементы, температура воды, тип грунта. Результатом расчета является карта 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 1930 по 2010 гг. 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 – n -ого вида морских цветковых растений.

Предполагается, что скорость роста является функцией солености – $f_1(S)$, глубины (освещенности) – $f_2(H)$, наличия питательных веществ – $f_3(B_k)$, температуры воды – $f_4(T)$, типа грунта – $f_5(D)$,

т.е. $P_k = P_k^0 f_1(S) f_2(H) f_3(B_k) f_4(T) f_5(D)$, где P_k^0 – оптимальная скорость роста k – n -ого вида.

Изменяемыми параметрами расчета являются: временной диапазон, для которого производится расчет,

- шаг, с которым выполняются вычисления – τ ,
- характеристики каждого вида растений,
- параметры функций скорости роста,
- параметры интенсивности отмирания,

оптимальные скорости роста,

начальная биомасса (определенная или случайная – нормально распределенная).

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое разнообразие. В 1970-е г. список макроводорослей Каспийского моря насчитывал 63 вида, из них 29 видов зеленых водорослей, 13 – бурых и 21 – красных [14, 16]. В ходе исследований было выявлено 36 видов макроводорослей, 3 вида морских трав (таблица). Динамика соотношения основных групп водорослей зависит от изменений уровня и солености Каспийского моря (рис. 2). Видно, что в последние годы соотношение групп водорослей изменилось, количество видов зеленых водорослей возросло. В то же время нужно учесть, что нашими исследованиями не затронута восточная часть Среднего Каспия, которая ранее указывается как зона локализации красных водорослей [8]. По видовому богатству макроводорослей Каспийское море занимает промежуточное положение между Азовским и Черным морями [30]. В Северном Каспии преобладают зеленые водоросли и морские травы, в Среднем и Южном Каспии – зеленые и красные водоросли. Основное ядро каспийской флоры составляют зеленые водоросли родов *Ulva*, *Cladophora*, *Ulothrix*, что свидетельствует о значительном влиянии речного стока. Однако в ведущей группе, как и ранее [8], доминируют красные водоросли морского происхождения родов *Polysiphonia*, *Laurencia*, *Ceramium*. Флора водорослей Каспийского моря имеет атлантическое происхождение [14]. 79.3% водорослей Каспия встречаются в Атлантике, 77.8% – в Черном море. По биогеографическому составу флора Каспийского моря является широкобореальной, но наличие двух эндемичных родов и восьми видов-эндемиков подчеркивает своеобразие этого водоема и свидетельствует о ранней изоляции от других частей Средиземноморского бассейна [14].

Увеличению разнообразия макроводорослей Каспийского моря способствовало открытие Волго-Донского канала в начале 1950-х гг. и проведение акклиматизационных работ с беспозвоночными и рыбами. Вселившиеся более 50-ти лет назад макроводоросли *Urospora penicilliformis*, *Ectocarpus siliculosus*, *Myrionema strangulans*, *Phaeostroma bertholdii*, *Ceramium diaphanum* сумели занять доминирующее положение в Каспийском море [11, 17]. Массовым видом в настоящее время является черноморская водоросль атлантического происхождения *Ceramium diaphanum*, которая доминирует в донных и перифитоновых сообществах Северного Каспия. Таксономическая свод-

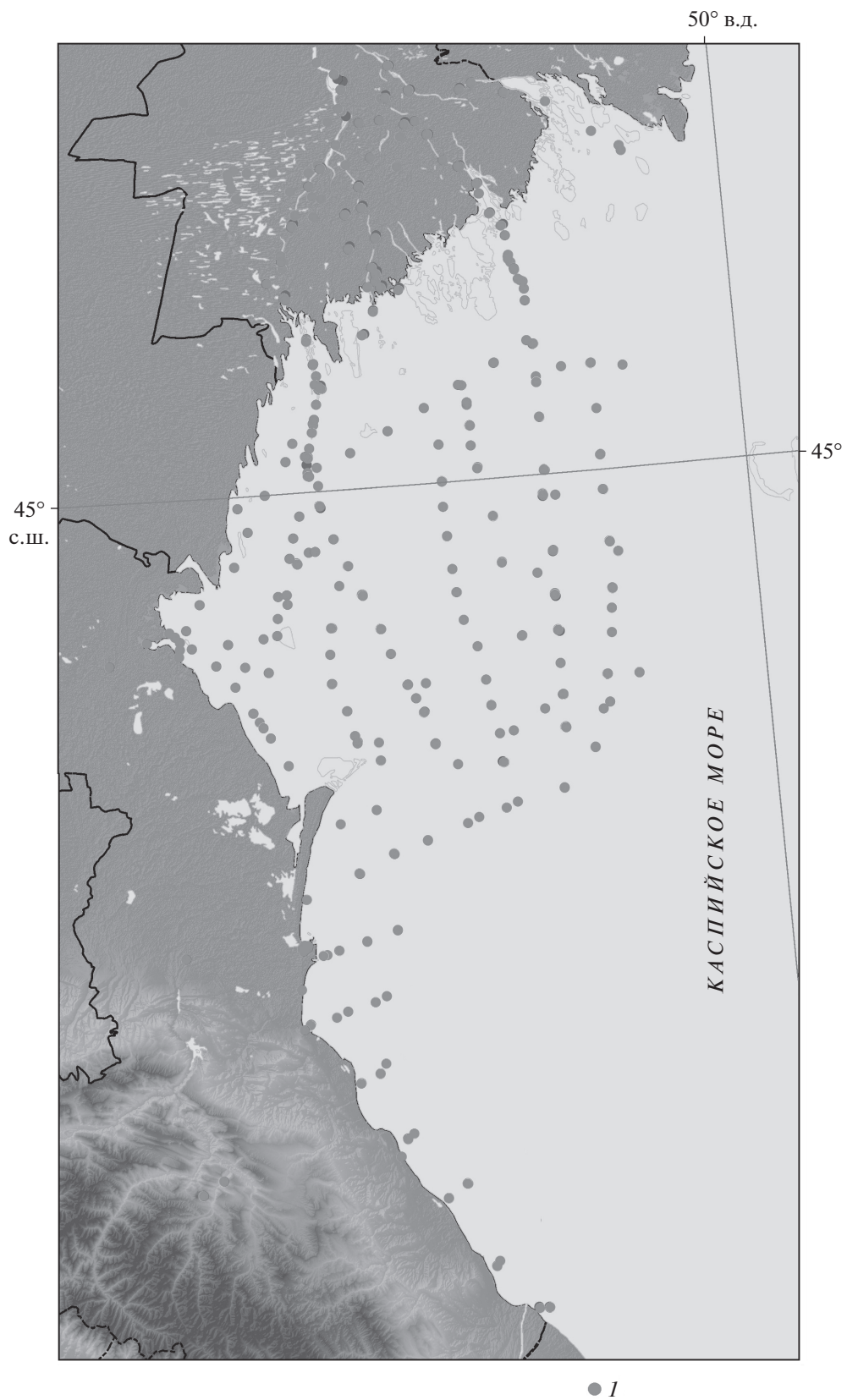


Рис. 1. Карта-схема морских исследований ЮНЦ РАН в 2004–2011 г. 1 – океанологические станции и точки отбора проб фитобентоса.

Список макроводорослей Каспийского моря

	Вид	I	II	III	IV	V	VI
CHLOROPHYCEAE							
1	<i>Ulotrix flacca</i>	мезо	а	о	р	СК	[16, 10], сд
2	<i>U. pseudoflacca</i>	мезо	а	о	р	СК	[16, 10],
3	<i>U. implexa</i>	мезо	а	о	р	СК	[16, 4, 7], сд
4	<i>U. zonata</i>	мезо	к	о	р	СК	[16, 4]
5	<i>Ulvella lens</i>	*	бт	о	р	СрК, ЮК	[16, 4]
6	<i>Pringsheimiella scutata</i>	*	бт	о	с	СрК, ЮК	[16]
7	<i>Entocladia viridis</i>	*	к	о	с	СК, СрК, ЮК	[16], сд
8	<i>Acrochaete parasitica</i>	*	вб	о	*	СК, СрК, ЮК	[4], сд
9	<i>Monostroma wittrockii</i>	*	шб	о	р	СК, СрК	[16], сд
10	<i>Blidingia minima</i>	мезо	бт	о	р	СрК, ЮК	[16], сд
11	<i>B. marginata</i>	*	бт	о	р	СрК, ЮК	[16, 4]
12	<i>Ulva prolifera</i>	поли	к	о	р	СК, СрК, ЮК	[16, 4], сд
13	<i>U. flexuosa</i>	мезо	бт	о	с	ВП, СрК	[16, 2, 4], сд
14	<i>U. linza</i>	мезо	бт	о	в	ВП, СрК	[16, 2, 4], сд
15	<i>U. intestinalis</i>	поли	к	о	в	СК, ВП, СрК	[2], сд
16	<i>E. torta</i>	мезо	шб	о	с	СК, СрК, ЮК	[4]
17	<i>E. ahlneriana</i>	мезо	шб	о	р	ВП, СрК	[16, 2, 4, 7]
18	<i>E. clathrata</i>	мезо	к	о	с	СК, СрК, ЮК	[16, 4, 7]
19	<i>E. kylinii</i>	*	вб	о	р	СК, СрК	[4]
20	<i>Gomontia polyrrhriza</i>	мезо	шб	?	р	СК, СрК, ЮК	[16, 4]
21	<i>Chaetomorpha aerea</i>	мезо	бт	о	с	СК, СрК, ЮК	[16, 4], сд
22	<i>C. linum</i>	мезо	бт	о	с	ВП, СрК	[16, 2, 4], сд
23	<i>C. gracilis</i>	*	нб	о	с	ВП, СрК	[2]
24	<i>Rhizoclonium riparum</i>	*	к	о	р	СК, СрК, ЮК	[16, 4], сд
25	<i>R. implexum</i>	мезо	бт	о	р	ВП, СрК	[16, 2, 4], сд
26	<i>R. hieroglyphicum</i>	мезо	к	о	р	СК, СрК, ЮК	[16, 4], сд
27	<i>Cladophora sericea</i>	*	шб	о	р	СК, СрК, ЮК	[16, 4], сд
28	<i>C. vagabunda</i>	мезо	шб	о	в	СК, СрК, ЮК	[16, 4], сд
29	<i>C. siwaschensis</i>	*	нб	о	р	СК, СрК	[16], сд
30	<i>Urospora penicilliformis</i>	поли	а	сз	с	ВП, СрК	[16, 5]
31	<i>Ostreobium queckettii</i>	*	к	?	р	СК, СрК, ЮК	[16]
32	<i>Chara aspera</i>	мезо?		о		ВП, СрК	[2], сд
33	<i>Chara crinita</i>	мезо?		о		ВП, СрК	[2]
34	<i>Chara foetida</i>	мезо?		о		ВП, СрК	[2], сд
35	<i>Chara hispida</i>	мезо?		о		ВП, СрК	[2]
36	<i>Chara intermedia</i>	мезо?		о		ВП, СрК	[2], сд
37	<i>Lamprothamnium alopecuroides</i>	мезо?		о		ВП, СрК	[2]

Таблица. Окончание

	Вид	I	II	III	IV	V	VI
РНАЕОРФУСЕАЕ							
38	<i>Pyraliella littoralis</i>	мезо	а	сз	р	ВП, СрК	[4, 10, 16], сд
39	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	мезо	к	сз	с	ВП, СрК	[12, 16], сд
40	<i>E. caspicus</i>	*	э	сз	с	СК, СрК, ЮК	[10], сд
41	<i>E. humilis</i>	*	нб	сз	с	СК, СрК, ЮК	[10]
42	<i>Entonema oligosporum</i>	*	шб	сз	р	СК, СрК, ЮК	[16, 10]
43	<i>E. effusum</i>	*	шб	сз	р	СК, СрК, ЮК	[16]
44	<i>Phaeostroma bertholdii</i>	*	нб	?	р	СК, СрК, ЮК	[16, 12]
45	<i>Myrionema strangulans</i>	*	шб	сз	р	ВП, СрК	[16, 12]
46	<i>Ascocyclus orbicularis</i>	*	нб	сл	р	СК, СрК, ЮК	[16, 10]
47	<i>Microspongium gelatinosum</i>	*	вб	?	р	СК, СрК, ЮК	[16, 10]
48	<i>Monosiphon caspicus</i>	*	э	о	р	ВП, СрК	[4, 10]
RHODOPHYCEAE							
49	<i>Asterocystis ramosa</i>	*	бт	сл	р	ВП, СрК	[16, 4, 10]
50	<i>Bangia fuscopurpurea</i>	поли	шб	сз	в	СК, СрК	[16, 10]
51	<i>B. atropurpurea</i>	*	шб	сз	р		[16, 10]
52	<i>Kylinia parvula</i>	мезо	а	о	р	ВП, СрК	[16, 4]
53	<i>K. hallandica</i>	мезо	а	о	р	ВП, СрК	[16, 4, 10]
54	<i>K. virgatula</i>	мезо	шб	о	в		[16]
55	<i>Acrochaetium daviesii</i>	*	шб	о	р		[16]
56	<i>Acrochaetium thuretii</i>	*	шб	сл	с	ВП, СрК	[4, 10], сд
57	<i>Hildenbrandtia prototypes</i>	мезо	бт	м	р	СрК, ЮК	[16, 10], сд
58	<i>Lithoporella lapidea</i>	*	э		р	СрК, ЮК	[4]
59	<i>Ceramium tenuissimum</i>	мезо	бт	о	р	СК, СрК, ЮК	[16, 10], сд
60	<i>C. diaphanum</i>	мезо	бт	о	в	СК, ВП, СрК	[16, 2, 4, 7]
61	<i>C. elegans</i>	олиго	ст	сл	р	ВП, СрК	[16, 4, 10], сд
62	<i>Callithamnion kirillianum</i>	олиго	э	сл	р	ЗП, ЮК	[10, 11], сд
63	<i>Polysiphonia violacea</i>	*	шб	о	р	СК, СрК, ЮК	[16, 10], сд
64	<i>P. sanguinea</i>	*	нб	о	р	СК, СрК, ЮК	[16, 10], сд
65	<i>P. denudata</i>	мезо	бт	о	в	СК, СрК, ЮК	[16, 10], сд
66	<i>P. caspica</i>	*	э	о	р	ВП, СрК	[4, 10], сд
67	<i>Lophosiphonia obscura</i>	мезо	нб	о	с	ЗП, ВП, СК, СрК, ЮК	[16, 10], сд
68	<i>Laurencia caspica</i>	*	э	сл	в	ЗП, ВП, СК, СрК, ЮК	[4, 11, 10], сд
69	<i>Laurenciocolax polyspora</i>	*			р	ЗП, СрК, ЮК	[13]
70	<i>Dermatolithon caspicum</i>	*	э		р	ЗП, ВП, СрК, ЮК	[11]

Примечание. I. Сапробность: поли – полисапробный вид; мезо – мезосапробный вид; олиго – олигосапробный вид. II. Фитогеографическая принадлежность: а – арктическая; вб – верхне-бореальная; сб – средне-бореальная; нб – нижне-бореальная; бт – бореально-тропическая; ст – субтропическая; к – космополит; э – эндемик. III. Продолжительность вегетации: м – многолетние; о – однолетние; сл – сезонные летние; сз – сезонные зимние. IV. Встречаемость: в – ведущие виды; с – сопутствующие, р – редкие. V. Район распространения: СК – Северный Каспий; СрК – Средний Каспий; ЮК – Южный Каспий; ЗП – Западное побережье; ВП – Восточное побережье. VI. Литературный источник (см. список литературы), сд – собственные данные.

* Нет данных.

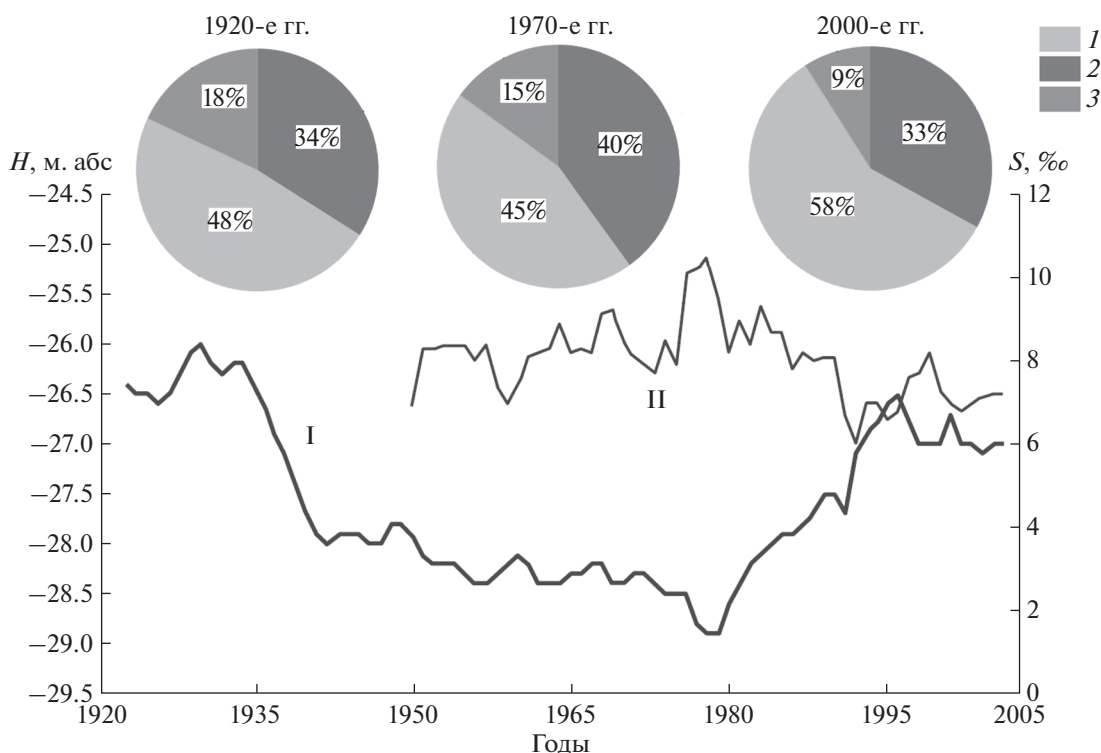


Рис. 2. Многолетняя динамика уровня Каспийского моря (I), солёности (II) Северного Каспия и основных групп макроводорослей. 1 – зеленые, 2 – красные, 3 – бурые. Уровень моря и солёность показаны по [22].

ка по *Ceramiales* [36] позволяет предположить, что в данном случае под видовым названием *Ceramium diaphanum* объединяется несколько видов. Известно, что *Ceramium diaphanum* мезосапробионт, поселяющийся в местах с повышенной трофностью вод [16]. Отметим, что в последние десятилетия находки новых видов макроводорослей не отмечены. В современной сводке Карпинского [18] со ссылкой на работу Зевиной [9] приводится для Каспийского моря 10 видов водорослей вселенцев, но указанные данные устарели и были пересмотрены еще в 1960-х гг. [10, 11].

Вероятность обнаружения новых видов водорослей существует. Основной источник инвазий – судоходство (обрастания корпусов судов, балластные воды) [30]. По всей видимости, новые находки водорослей будут отмечены в южной части Каспийского моря.

Пониженная солёность, относительная мелководность, хорошая прогреваемость воды, преобладание илистых грунтов являются факторами, формирующими естественную повышенную трофность Каспийского моря [1]. Практически все водоросли входят в мезо- и полисапробную группы (таблица) и представлены однолетними или сезонными видами, небольших размеров (до 5–10 см в высоту), с высокой удельной поверхностью таллома, являясь г-стратегиями [28]. Для водорослей Каспийского моря характерен

быстрый рост, воспроизводство большого количества спор, низкие значения биомассы и относительно высокая продуктивность. Макроводоросли в Среднем Каспии располагаются узкой вдольбереговой полосой на глубину до 20 м, на большей части Северного Каспия они не образуют значительных зарослей из-за отсутствия подходящих субстратов для прикрепления и представлены эпифитами на травах и харовых водорослях. Водоросли являются компонентом перифитонных сообществ на антропогенных субстратах (буй, днища кораблей, подводные части буровых вышек и трубопроводов). Некоторые виды зеленых (*Cladophora*) и красных (*Polysiphonia*, *Laurencia*) водорослей представлены неприкрепленными формами, которые могут образовывать обширные скопления в понижениях дна. В ряде работ [34, 36] для Северного Каспия и западного берега Среднего Каспия отмечено интенсивное развитие зеленых и красных водорослей родов *Ulva*, *Cladophora*, *Ceramium*, что может свидетельствовать об увеличении уровня трофности морских вод, в том числе и из-за попадания углеводов. Активная добыча нефти на Каспии ведется более 100 лет, но реальные изменения в донных фитоценозах, которые возможно было бы объяснить негативным действием нефти, отмечены только в акваториях с хроническим нефтяным загрязнением. Такие участки локализованы в Бакинской бухте Апшеронского полуострова. На

наш взгляд, увеличение доли эврибионтных водорослей связано с понижением солености в последние годы, как в Каспийском море в целом, так и в Северном Каспии [22, 26]. Изменение температурного режима северо-каспийских вод [26], по-видимому, не приведет к увеличению тепловодного комплекса водорослей, т.к. повторяемость суровых зим возрастает [32].

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: *Potamogeton pectinatus*, *Ruppia maritima*, *Zanichellia palustris*, *Zostera noltii*, *Najas marina*. Все эти растения способны обитать в широком диапазоне факторов окружающей среды. Но оптимальными условиями для вегетации являются: соленость — 8–15‰, температура воды — 15–25°C, глубина — 0.5–5 м [38]. Для *Potamogeton pectinatus* 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 [38]. Указания на произрастание *Z. marina* в Северном Каспии в ряде работ [15, 34–36] ошибочны. В обобщающих сводках [3, 6, 7, 24] 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. noltii*. По нашим наблюдениям, *Z. noltii*, в отличие от *Z. marina*, может существовать в широком диапазоне условий, в том числе солености и загрязнения. Зачастую *Z. noltii* обитает на загрязненных нефтеуглеводородами илистых грунтах в акваториях с соленостью морской воды до 5‰, где *Z. marina* нормально развиваться не может [29].

Прибрежно-водная растительность нижней части дельты Волги и Северного Каспия представлена 162 видами из 18 семейств [33]. Массовые виды представлены в семействах *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zanichelliaceae*, *Alismataceae*, *Cyperaceae*, *Lemnaceae*, *Gramineae*. Значимая роль в формировании всего комплекса прибрежных фитоценозов принадлежит тростнику южному *Phragmites australis*. Заросли тростника формируют растительный край дельты Волги, значительно проникают в мелководную и распресненную часть Северного Каспия и являются своего рода буфером между наземной и водной растительностью. Пространственная и временная динамика сообществ *Ph. australis* в значительной степени определяет видовой состав, распределение и динамику водной растительности и макрофитобентоса.

Биомасса. Водные растения Северного Каспия формируют сообщества с высокими значениями биомассы, достигающими 10–12 кг/м². Запасы *Z. noltii* в начале 1940-х гг. составляли 700 тыс. т [19]. Более поздние оценки запасов биомассы *Z. noltii* не делались, но, основываясь на данных Громова [6, 7], их можно ориентировочно принять равными около 200 тыс. т для Северного и западной части Среднего Каспия. Исследования [31], проведенные в середине 2000-х гг. показали рост значений биомассы *Z. noltii* по сравнению с 1980-ми гг. [6–7] в 1.5–2 раза, особенно это заметно в районе о-вов Тюлених возле казахского 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% [20]. 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 [26]. В схеме экосистемы Северного Каспия [1] 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 приходится 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.

Пространственное распределение водной и прибрежно-водной растительности. Выполнены вычислительные эксперименты по оценке влияния изменения уровня моря и сопряженных факторов

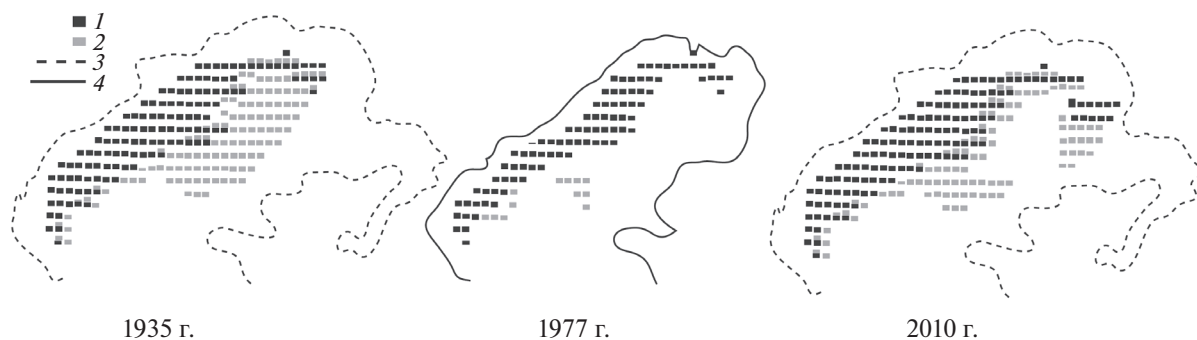


Рис. 3. Визуализация результатов модельных расчетов пространственной динамики биомассы (1 кг/м^2) *Potamogeton pectinatus* (1) и *Zostera noltii* (2) Северного Каспия, где (3, 4) границы моря.

на пространственное распределение двух массовых видов морских трав: *Z. noltii* и *P. pectinatus*. Указанные виды выбраны в связи с тем, что у них при определенных условиях может быть “перекрывание” местообитаний и как следствие, конкуренция за субстрат, свет и питательные вещества. Результаты представлены в виде пространственно распределенных данных по стандартной для Северного Каспия сетке в ГИС (рис. 3).

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. noltii* 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. Аналогичная сукцессия описана в [17] для лиманов азербайджанского побережья: в 1950–1960-х гг. *Z. noltii* преобладала в донных сообществах; при подъеме уровня моря в начале 1980-х гг. она полностью деградировала, а ее место в донных сообществах занял *P. pectinatus*; в 2000-х гг. отмечено появление *Z. noltii*, но прежних площадей она не восстановила.

Полученные результаты показывают, что естественные факторы, в первую очередь уровень моря и его соленость, определяют распределение водных растений на акватории Северного Каспия. В настоящее время существует возможность для расширения зоны распространения и увеличения запасов морских трав в Северном и Среднем Каспии. Получится ли *Z. noltii* занять утраченные акватории покажут дальнейшие полевые исследования.

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. 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. [2]. 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 [2].

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. представляла 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 развитие ПВР и привело к практически полному ее исчезновению. Области, занятые ПВР, сместились в островную зону и заменили сенокосные и пастбищные луга, кото-

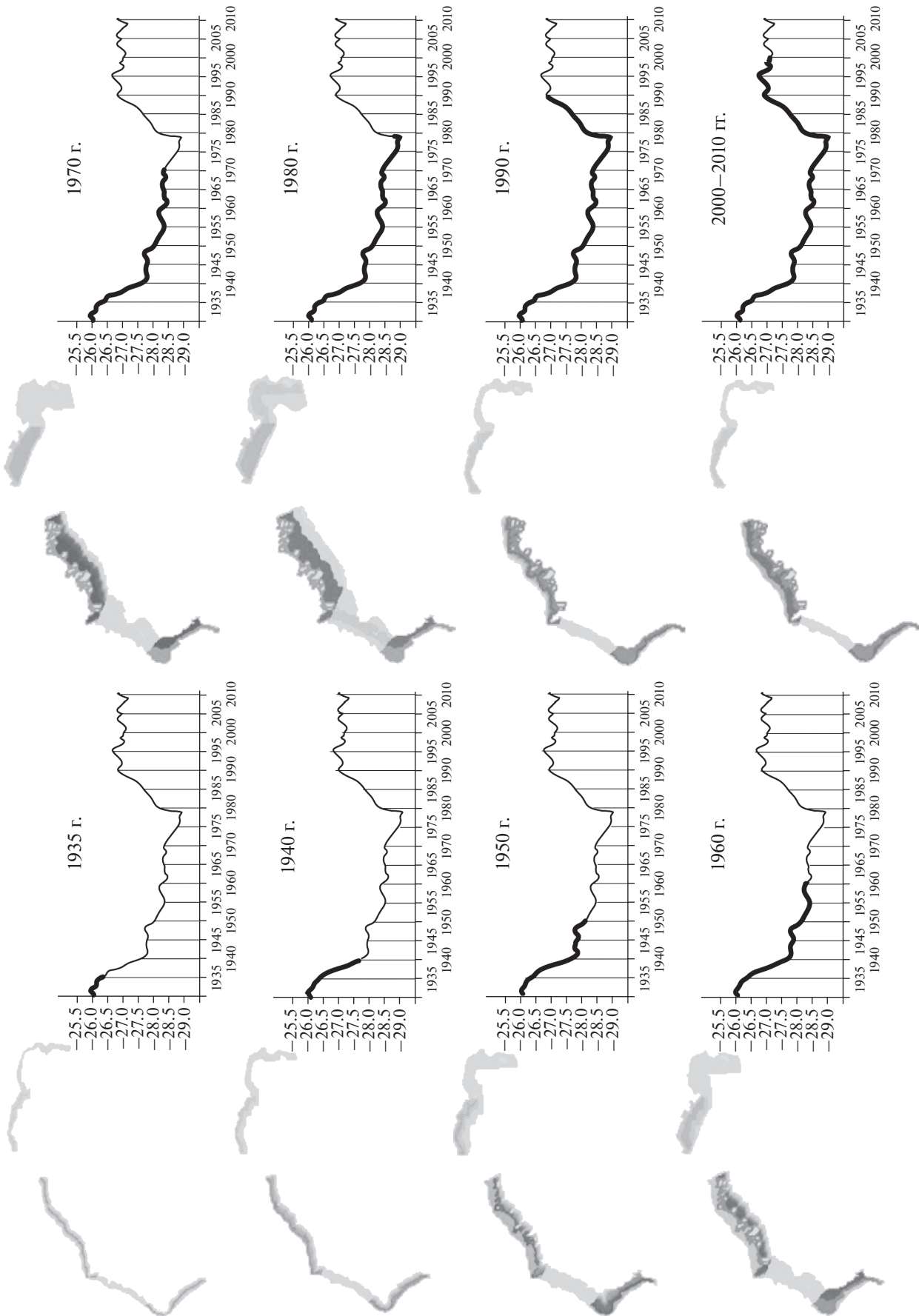


Рис. 4. Визуализация результатов модельных расчетов многолетней динамики обилия прибрежно-водной растительности (*Phragmites australis*) Северного Каспия (темный фон – высокая плотность, светлый фон – низкая плотность).

рые к этому времени получили здесь широкое распространение [2].

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 то же время развитие растительности, особенно в восточной части Северного Каспия, все еще ограничено засоленными прибрежными почвами.

По данным наблюдений к 1976 г. практически для всех районов островной зоны и авандельты Волги площадь ПВР превышала 70% [2]. 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 (рис. 4) 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 (рис. 4). 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.

Автор благодарит капитанов и команды НИС “Денеб” и “Курс”, участников морских экспедиций за помощь в сборе материала. Результаты математического моделирования были бы невозможны без помощи д.г.н. С.В. Бердникова и к.г.н. В.В. Сапрыгина, за что автор выражает глубокую признательность.

Исследования проведены в рамках государственной субсидии “Анализ динамики природных систем на основе мегабаз данных за многолетний (19–20 века) период наблюдений для выявления и прогнозирования экстремальных природных феноменов, опасных для социально-экономического развития густонаселенных территорий юга России” (№ 01201450487), ФЦП “Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на

2014–2020 годы” проекты RFMEFI60714X0059, RFMEFI60414X0129.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бердников С.В., Степаньян О.В., Курапов А.А. Воздействие нефтегазового комплекса на экосистему Северного Каспия и экологическое районирование акватории // Современные проблемы аридных и семиаридных экосистем юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2006. С. 431–451.
2. Бердников С.В., Маркитан Л.В., Степаньян О.В. Пространственно-детализированная модель многолетней динамики прибрежно-водной растительности и численности водоплавающих птиц устьевой области Волги // Успехи современной биологии. 2009. № 1. Т. 129. С. 80–92.
3. Блинова Е.И. Макрофиты восточного побережья Каспийского моря // Новости систематики низших растений. 1974. С. 105–112.
4. Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 114 с.
5. Волков Л.И. Растительность Каспийского моря // Изв. Ростовского пед. института. 1934. Т. I. С. 69–77.
6. Громов В.В. Водная и прибрежно-водная растительность авандельты р. Волги и Северного Каспия // J. of Siberian Federal University. 2009. Biology 3 (2). P. 286–298.
7. Громов В.В. Водная прибрежно-водная растительность авандельты р. Волги, калмыцкого и казахского побережья // J. of Siberian Federal University. 2010. Biology 2 (3). P. 250–266.
8. Забержинская Е.Б. Флора водорослей-макрофитов Каспийского моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Баку, 1968. 16 с.
9. Зевина Г.Б. Новые организмы в Каспийском море // Природа. 1959. № 7. С. 79–80.
10. Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.-Л.: Наука, 1967. 398 с.
11. Зинова А.Д., Забержинская Э.Б. Новые виды красных водорослей из Каспийского моря // Новости систематики низших растений. 1968. С. 28–33.
12. Зинова А.Д., Забержинская Э.Б. Новые для Каспийского моря виды водорослей // Новости систематики низших растений. 1965. С. 97–100.
13. Зинова А.Д., Перестенко Л.П. Новая паразитическая багрянка из Каспийского моря // Новости систематики низших растений. 1964. С. 132–138.
14. Зинова А.Д., Калугина–Гутник А.А. Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наукова думка, 1974. С. 43–51.
15. Ермаков В.В., Жилкин А.А., Зайцев В.Ф., Каранун М.Ю. Минеральный состав морской травы семейства Zosteraceae Каспийского моря // Вест. АГТУ. Сер. рыбное хозяйство. 2012. № 1. С. 48–54.
16. Калугина–Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 246 с.

17. Караева Н.И., Забержинская Э.Б. Динамика *Zostera noltii* Hornem у азербайджанского побережья Каспия // Вісник ОНУ. 2008. Т. 13. Вип. 4. С. 196–199.
18. Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Российский журн. биол. инвазий. 2009. № 2. С. 2–7.
19. Киреева М.С. Растительные богатства морей Советского Союза // Растительные ресурсы. 1965. Т. 1. Вып. 3. С. 323–335.
20. Крицкий С.Н., Коренистов Д.В., Раткович Д.Я. Колебания уровня Каспийского моря (анализ режима и вероятностный прогноз). М.: Наука, 1975. 151 с.
21. Матишов Г.Г., Матишов Д.Г., Гаргона Ю.М. Климатогенные изменения экосистем южных морей в условиях антропогенных воздействий // Изв. РАН. Сер. геогр. 2008. № 3. С. 26–34.
22. Матишов Г.Г., Яицкая Н.А., Бердников С.В. Особенности внутривекового режима солености Каспийского моря // Докл. РАН. 2012. Т. 444. № 5. С. 549–553.
23. Матишов Г.Г., Бердников С.В., Степаньян О.В. и др. Комплексная оценка воздействия на экосистему Северного Каспия при освоении морских нефтегазовых месторождений // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2009. № 1. С. 5–20.
24. Мильчакова Н.А. Морские травы южных морей Евразии: состав, распространение и структурно-функциональные особенности (обзор) // Тр. ЮгНИРО. 2008. Т. 46. С. 93–101.
25. Мукатова М.Д., Привезенцев А.В., Киричко Н.А., Утеушев Р.Р. Водные растения Волго-Каспия и возможность их переработки // Вест. АГТУ. Сер. рыбное хозяйство. 2005. № 3. С. 158–165.
26. Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В. Современное состояние Каспийского моря. М.: Наука, 2005. 256 с.
27. Петров К.М. Вертикальное распределение подводной растительности Черного и Каспийского морей // Океанология. 1967. Т. 7. № 2. С. 314–320.
28. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир, 1990. 595 с.
29. Степаньян О.В. Распределение макроводорослей и морских трав Азовского моря, Керченского пролива и Таманского залива // Океанология. 2009. Т. 49. № 3. С. 393–399.
30. Степаньян О.В. Современное разнообразие макроводорослей Азовского, Черного и Каспийского морей // Докл. РАН. 2014. Т. 458. № 2. С. 229–232.
31. Ушивцев В.Б., Чиженкова О.Л. Распространение фитобентоса в отдельных районах Каспийского моря // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2003 год. Астрахань: КаспНИРХ, 2004. С. 139–146.
32. Федоренко А.В. Исследование сезонных и внутривековых колебаний основных ледовых параметров на южных морях (Азовское и Каспийское) // Тр. ГОИН. 2011. Т. 215. С. 15–25.
33. Флора Нижнего Поволжья. Т. 1 (споровые, голосеменные, однодольные) / Отв. ред. Скворцов А.К. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006. 435 с.
34. Чиженкова О.А., Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Некоторые аспекты развития донных биоценозов северной части Каспийского моря // Вест. АГТУ. Сер. рыбное хозяйство. 2009. № 1. С. 65–69.
35. Чиженкова О.А., Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Современное состояние биоценозов северной части Каспийского моря // Вест. АГТУ. Сер. рыбное хозяйство. 2009. № 2. С. 25–28.
36. Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Особенности формирования и распределения макрофитов и зообентоса на различных типах грунта Северном Каспии // Вест. АГТУ. Сер. рыбное хозяйство. 2011. № 2. С. 69–73.
37. Garetta G.A., Gallardo T., Ribera M.A. et al. Checklist of Mediterranean seaweeds. 3. Rhodophyceae Rabenh. 1. Ceramiales Oltm // Botanica Marina. 2001. V. 44. P. 425–460.
38. Wortmann J., Hearne J.W., Adams J.B. Evaluating the effects of freshwater inflow on the distribution of estuarine macrophytes // Ecological Modelling. 1998. V. 106. P. 213–232.
39. Merzouka A., Johnson L.E. Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 2011. V.400. I. 1–2. P. 90–98.

Macrophytobenthos of the Caspian Sea: Diversity, Distribution and Productivity

O. V. Stepanian

We identified 36 species of macroalgae in the Russian sector of the North and Middle Caspian. The green and red algae mesosaprobic group dominated. We revealed an increase in the number of species of green algae. The distribution of macroalgae is not uniform. It is confined to the solid substrate and epiphytic. The biomass of seaweeds reaches 1.5 kg/m². The climate change has little influence on the appearance of the new species in the North Caspian Sea, but new invaders can possibly appear in the Middle and Southern Caspian. The distribution of aquatic and coastal hygrophytic shows considerable spatial dynamics due to the fluctuations in the level and salinity of the Caspian Sea. The biomass of the aquatic vegetation varies over a wide range from 0.5 to 10.0 kg/m². Spatially detailed mathematical models adequately reflect the changes in the key species of aquatic plants in space and in time. It is shown that at the present time there is an expansion of the zone of the seagrass *Zostera noltii* in shallow water area and shrinking of the range of the dominant littoral aquatic vegetation *Phragmites australis*.