
СТРУКТУРА, ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
И ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.58(262.5.04)

DOI: [10.21072/eco.2025.10.3.06](https://doi.org/10.21072/eco.2025.10.3.06)

СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗА *CHARA ACULEOLATA* KÜTZING 1832
В ТЕНДРОВСКОМ ЗАЛИВЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ) *

Королесова Д. Д.^{1,2}, Мильчакова Н. А.²

¹ГАОУ «Черноморский биосферный заповедник», г. Голая Пристань, Российская Федерация,

²ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: susya_ch@mail.ru

Аннотация: Впервые описана таксономическая структура и охарактеризованы биотопические особенности биоценоза *Chara aculeolata* — массового вида северо-западной части Чёрного моря. Материал собран на 11 станциях в Тендровском заливе Черноморского государственного природного биосферного заповедника в период 2010–2021 гг. Макрофиты и зооэпифитон отбирали учётной рамкой с мешком из мельничного газа, пробы макрозообентоса — дночерпателем Петерсена (0,025 м²). Видовой состав биоценоза включал 84 вида, из которых 20 — представители макрофитов и 64 — беспозвоночные животные. К охраняемым относятся два вида макрозообентоса, четыре — водорослей и один — морских трав. Фитоценоз представлен четырьмя отделами макрофитов, на долю красных водорослей приходилась половина разнообразия, вклад зелёных и харовых не превышал 15–20 %. В составе зооценоза выявлено 10 классов беспозвоночных, наибольшее таксономическое разнообразие обнаружено у ракообразных и полихет (по 17 видов), брюхоногих и двусторчатых моллюсков (13 и 9 видов соответственно). Для биоценозов харовых водорослей Азово-Черноморского бассейна выявлены пять новых видов беспозвоночных: *Ebala pointeli*, *Laomedea exigua* и *Microdeutopus versiculatus* (в составе зооэпифитона), *Brachynotus sexdentatus* и *Nereis rava* (в составе макрозообентоса). Общая биомасса биоценоза варьировала от 16,00 до 3162,50 г·м⁻² при средней (602,19 ± 345,28) г·м⁻², на долю макрофитов приходилось от 54 до 97 %. По показателям обилия к руководящим видам отнесены харовые водоросли *Chara aculeolata* и *Lamprothamnium papulosum*, моллюски *Mytilaster linneatus*, *Abra alba*, *Loripes orbiculatus*, *Rissoa* sp. и хирономиды, суммарный вклад которых в общую биомассу составлял 47 %. Учитывая высокое разнообразие биоценоза *Chara aculeolata*, его экосистемную роль и вариабельность биоценологических показателей, необходимо проводить регулярный мониторинг состояния природно-аквальных комплексов Черноморского государственного природного биосферного заповедника.

Ключевые слова: *Chara aculeolata*, биоценоз, видовой состав, экологические особенности, особо охраняемые природные территории, Азово-Черноморский бассейн

Введение

Харовые водоросли (Charophyta) — реликтовая группа макрофитов, современное разнообразие которых включает около 450 видов [Krause, 1997; Guiry, Guiry]. Большинство видов харовых произрастает в пресных водоёмах, однако некоторые виды распространены в солоноватоводных местообитаниях. В мезогалинных заливах, лагунах и эстуариях морей Евразии, включая

*Работа выполнена в рамках научной темы «Мониторинг состояния природных комплексов Черноморского биосферного заповедника (“Летопись природы”)» и по теме ФИЦ ИнБЮМ «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148–4).

Азово-Черноморский бассейн (АЧБ), они играют важную экосистемную и средообразующую роль [Морозова-Водяницкая, 1959; Albertoni, Palma-Silva, de Assis Esteves, 2001; Palma-Silva, 2002; Громов, 2012; Королесова, 2015].

Разнообразие харовых водорослей АЧБ насчитывает 21 вид [Covaliov et al., 2003; Флора водных ... , 2008; Маслов, Ткаченко, 2008; Громов, 2012; Borisova, 2016; Charophytes of Europe, 2024], из них 12 произрастают в заливах северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ), в том числе 7 — в Тендровском [Погребняк, Островчук, 1973; Ткаченко, Маслов, 2002; Борисова, Ткаченко, 2008; Romanov et al., 2020].

В последние десятилетия практически повсеместно регистрируется уменьшение разнообразия харофитов, сокращение продукционных характеристик и площади их биоценозов под воздействием негативных природных и антропогенных факторов [Мильчакова, Александров, 1999; Черняков, 1995; Langangen, 2007; Blindow et al., 2016]. Это послужило основанием для придания высокого охранного статуса как целому ряду видов харовых водорослей, так и их биоценозам [Korsch et al., 2013; European Red List ... , 2016; Charophytes of Europe, 2024; GBIF]. Одним из таких видов АЧБ является хара мелкошиповатая (*Chara aculeolata* Kutzing 1832), которая занесена в Красные книги некоторых регионов РФ, является охраняемым видом в целом ряде европейских государств [Charophytes of Europe, 2024], в том числе в странах Черноморского бассейна [Temniskova, Stoyneva, Kirjakov, 2008]. В Чёрном море хара мелкошиповатая является характерным видом охраняемого солоноватоводного биотопа согласно [European Red List ... , 2016].

По нашим предварительным оценкам [Королесова, 2015], биоценоз хары в СЗЧМ распространён на площади 125 км², из них около половины приходится на акватории Черноморского государственного природного биосферного заповедника (ЧГПБЗ).

Несмотря на роль биоценоза хары в экосистемах мелководных заливов СЗЧМ, данные о его структуре и разнообразии остаются малочисленными. В этой связи была поставлена цель работы: изучить структуру фито- и зооценоза биоценоза *Chara aculeolata*, определить биоценотические показатели и охарактеризовать условия обитания в Тендровском заливе, выполнить сравнительный анализ с местообитаниями других акваторий АЧБ.

Материал и методы

Данные для написания работы получены в ходе бентосных съёмок на регулярной сетке станций в акваториях Тендровского залива в летний период с 2010 по 2021 г. (рис. 1). Материалом для изучения структуры биоценоза *Chara aculeolata* послужили пробы, собранные на 11 станциях сетки в границах распространения биоценоза в диапазоне глубин 0,5–2,2 м. Для каждой станции описывали тип растительности, донных осадков [Усенко, Чигрин, Черняков, 1988], измеряли глубину ручным лотом, определяли солёность воды с использованием рефрактометра ATAGO S/Mill 8409.

Биоценоз *Chara aculeolata* рассматривается нами как сочетание фито- и зооценоза [Беклемишев, 1969], в состав последнего мы включаем зооэпифитон, топически связанный с талломами макрофитов, и макрозообентос, приуроченный к донным осадкам. Данные по составу и количественным параметрам указанных групп получены с применением соответствующих методик. Количественные пробы макрофитов и зооэпифитона отбирали учётной рамкой с мешком из мельничного газа № 43 (диаметр ячеек 0,16 мм) размером 20 × 20 см в трёх повторностях на каждой станции [Калугина-Гутник, 1975; Руководство по гидробиологическому ... , 1992], качественные пробы — вручную или скребком с шириной захвата 30 см [Жадин, 1960]. Макрозообентос

отбирали на тех же станциях, предварительно очистив дно от крупных талломов макрофитов, или на участках с менее плотной растительностью, максимально приближённых к станциям регулярной сетки в пределах распространения биоценоза. Для отбора проб макрозообентоса использовали дночерпатель Петерсена с площадью захвата 0,025 м² в двух проворностях.

Всего в границах распространения биоценоза *Chara aculeolata* собрано и обработано 48 количественных проб макрофитов и зооэпифитона, 26 — макрозообентоса, а также 33 качественные пробы.

В полевых условиях пробы бентоса промывали через сито с размером ячеей 0,5 мм и фиксировали 4%-ным раствором формалина в морской воде, часть проб в условиях полевого стационара подвергали заморозке при температуре –18 °С [Жадин, 1960; Голлербах, Красавина, 1983].

В лабораторных условиях измеряли длину талломов (мм) и массу (г) макрофитов. Для видов макрозообентоса и зооэпифитона определяли сырую массу (г) после фиксации, моллюски взвешивали с раковинами, предварительно удалив мантийную жидкость [Жадин, 1960]. Массу определяли с точностью до 0,05–0,001 г на торсионных (WT-1000) или электронных (SNUG-2) весах.

Для фито- и зооценоза рассчитывали биомассу (г·м⁻²) и плотность (экз.·м⁻²) видов, их встречаемость (%) и относительное обилие (%). Определяли удельную плотность (экз.·кг⁻¹) и биомассу (г·кг⁻¹) организмов зооэпифитона на единицу массы макрофитов [Маккавеева, 1979].

Для характеристики структуры фитоценоза использовали индекс обилия, учитывающий биомассу и встречаемость, наиболее полно характеризующий представленность видов в растительном сообществе [Воробьёв, 1949]:

$$Io = \sqrt{b \cdot p}, \quad (1)$$

где b — биомасса, г·м⁻²; p — встречаемость, в долях единицы.

Оценку роли видов и таксономических групп в структуре зооценоза проводили с использованием индекса плотности в модификации (согласно Чернякову, 1995) с учётом численности, биомассы и встречаемости бентонтов:

$$In = \sqrt{\sqrt{n \cdot p} \cdot \sqrt{b \cdot p}}, \quad (2)$$

где n — плотность, экз.·м⁻²; b — биомасса, г·м⁻²; p — встречаемость, в долях единицы.

На основании индексов плотности (In) и обилия видов (Io) с применением графического метода [Воробьёв, 1949] выделяли руководящие, характерные, второстепенные, случайные виды в структуре фито- и зооценоза.

Многолетние изменения видового состава зооценоза оценивали по коэффициенту Чекановского — Серенсена, рассчитанному для данных периода 1946–2021 гг. [Песенко, 1982].

Площадь биоценоза *Chara aculeolata* рассчитывали картографическим методом с использованием программного пакета QGIS 3.16.

Идентификацию видов макрофитов, макрозообентоса и зооэпифитона проводили при помощи световой микроскопии (бинокуляр «МБС-9», микроскоп «Микмед-2») по монографическим сводкам и определителям [Зинова, 1967; Определитель фауны ... , 1968–1972; Голлербах, Красавина, 1983; Киселева, 2004; Гринцов, 2022; Charophytes of Europe, 2024]. Виды макрофитов указывали согласно AlgaeBase [Guiry, Guiry], беспозвоночных — согласно WoRMS [WORMS. World Register ...].

Замечания по таксономическому положению *Chara aculeolata*. В настоящей работе мы принимаем название вида согласно [Голлербах, Красавина, 1983; Калугина-Гутник, 1975; Борисова, Ткаченко, 2008; Borisova, 2016], которое рядом авторов сведено к синониму *Chara papillosa* Kütz. ($\equiv$ *Chara intermedia* A. Braun) [Charophytes of Europe, 2024]. Однако, по нашему мнению, таксономическое положение и объём таксона нуждаются в уточнении ввиду сложности дифференциации по морфологическим признакам и неоднозначности результатов молекулярно-генетических исследований [Urbaniak, Combik, 2013; Charophytes of Europe, 2024].

Результаты

Биоценоз *Chara aculeolata* в Тендровском заливе приурочен к илисто-песчаным донным осадкам и глубине от 0,5 до 2,2 м, распространён вдоль Тендровской косы и у острова Смаленый (рис. 1). Общая площадь биоценоза в разные годы периода исследования варьировала от 4 до 36 км² при средней величине $(10,63 \pm 3,53)$ км². Его максимальное развития выявлено в зоне свала глубин (2,2 м), где общее проективное покрытие (ОПП) макрофитов достигало от 60 до 100 %, а длина талломов хары — до 100 см. Средняя глубина произрастания макрофитов составляла $(1,51 \pm 0,22)$ м. Уровень солёности вод в границах биоценоза изменялся от 10 до 17 ‰ при среднем значении $(14 \pm 2,13)$ ‰.

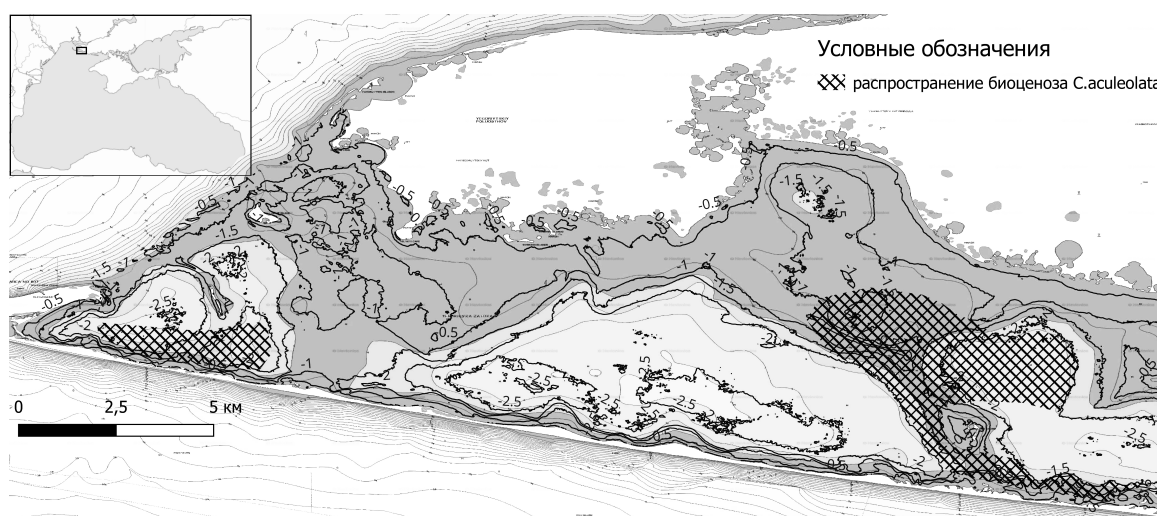


Рис. 1. Карта-схема распространения биоценоза *Chara aculeolata* в Тендровском заливе в 2021 г.

Структура биоценоза. Биоценоз *Chara aculeolata* относится к многовидовым, в его составе обнаружено 20 видов макрофитов и 64 — беспозвоночных животных (включая 3 надвидовых таксона, принятых как моновидовые) (табл. 1, 2).

Фитоцен представлен четырьмя отделами макрофитов, на долю красных водорослей (Rhodophyta) приходилась половина таксонов видового ранга. Вклад Chlorophyta, Charophyta и Tracheophyta оказался сходным — от 15 до 20 % общего видового разнообразия. Максимальная встречаемость (67–100 %) отмечена для харовых (*Chara aculeolata*, *Lamprothamnium papulosum*) и красных водорослей (*Chondria capillaris*, *Lophosiphonia obscura*). В составе фитоцена зарегистрировано два вида харовых, охраняемых на региональном уровне: *Lamprothamnium papulosum* (внесён в Красную книгу Республики Крым (2015)) и *Chara canescens* (внесён в Красный список Херсонской области [Бойко, Подгайний, 2002]).

Таблица 1

Видовой состав и количественные показатели фитоцена в составе биоценоза *Chara aculeolata* в Тендровском заливе

Вид	п, экз.·м ⁻²	б, г·м ⁻²	б/В, %	р, %	Io
Charophyta					
<i>Chara aculeolata</i> Kützing 1832	126,9 ± 79,08	225,85 ± 298,97	70,18	100	15,03
<i>Chara canescens</i> Loiseleur 1810	1,52 ± 3,18	0,57 ± 1,19	0,00	5	0,76
<i>Lamprothamnium papulosum</i> (Wallroth) J.Groves 1916	1866,33 ± 1260,88	23,61 ± 12,51	6,18	67	13,84
Bcero Charophyta	1906,36 ± 1194,53	400,13 ± 282,66	68,43	100	21,50
Chlorophyta					
<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F.Müller) Kützing 1845	-	3,60 ± 7,19	0,02	24	1,90
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützing 1843	-	0,10 ± 0,18	< 0,01	14	0,32
<i>Cladophora liniformis</i> Kützing 1849	-	0,03 ± 0,04	< 0,01	10	0,17
<i>Cladophora vadorum</i> (J.E.Areschoug) Kützing 1849	-	0,05 ± 0,10	< 0,01	5	0,22
Bcero Chlorophyta	-	3,61 ± 6,92	0,53	48	1,99
Rhodophyta					
<i>Palisada thuyoides</i> (Kützing) Cassano, Senties, Gil-Rodríguez & M.T.Fujii 2009	-	0,27 ± 0,57	< 0,01	5	0,52
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) M.J.Wynne 1991	-	23,61 ± 12,51	12,28	90	4,86
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C.Agardh 1817	-	22,35 ± 25,27	1,24	48	4,72
<i>Lophosiphonia obscura</i> (C.Agardh) Falkenberg 1897	-	4,91 ± 3,41	0,86	67	2,22
<i>Carradoriella elongata</i> (Hudson) Savoie & G.W.Saunders 2018	-	0,07 ± 0,15	< 0,01	5	0,27
<i>Polysiphonia opaca</i> (C.Agardh) Moris & De Notaris 1839	-	< 0,01	< 0,01	5	-
<i>Vertebrata subulifera</i> (C.Agardh) Kuntze 1891	-	4,76 ± 6,61	0,83	24	2,18
<i>Vertebrata fucoides</i> (Hudson) Kuntze 1891	-	3,51 ± 7,31	0,02	19	1,87
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth 1806	-	1,05 ± 3,35	< 0,01	24	1,02
<i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V.Lamouroux) Penrose & Y.M.Chamberlain 1993	-	< 0,01	< 0,01	5	-
Bcero Rhodophyta	-	57,43 ± 28,20	18,03	91	7,77
Tracheophyta					
<i>Zostera noltei</i> Hornemann, 1832	8,48 ± 11,67	4,14 ± 8,26	0,80	14	2,03
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner 1912	35,86 ± 35,01	31,52 ± 29,36	3,89	43	5,61
<i>Zannichellia palustris</i> L. 1753	36,00 ± 50,33	2,03 ± 2,17	1,17	24	1,42
Bcero Tracheophyta	71,17 ± 56,23	34,83 ± 30,30	12,55	48	5,83

п — средняя плотность вида; б — средняя биомасса вида; р — встречаемость вида в пробах; В — средняя биомасса фитоцена; б/В — относительное обилие по биомассе; Io — индекс обилия; «-» — показатель не рассчитывали

Биомасса фитоцена за период исследования варьировала от 13,35 до 3027,5 г·м⁻² при среднем значении (519,99 ± 288,81) г·м⁻², на долю доминанта на некоторых участках приходилось до 99 % общей биомассы. Помимо харовых водорослей значительный вклад в общую биомассу вносили представители Rhodophyta и Tracheophyta (18 и 13 % соответственно).

По нашим данным, средняя плотность макрофитов фитоценоза составляла $(2075,10 \pm 1258,34)$ экз. $\cdot \text{м}^{-2}$. Доля ценозообразующего вида в общей численности макрофитов не превышала 10 %, тогда как доля других харовых водорослей, таких как *Laprothamnium papulosum*, достигала 80 %. Плотность высших водных растений, представленных преимущественно *Zannichellia palustris* и *Stuckenia pectinata*, в среднем составляла $(71,17 \pm 56,23)$ экз. $\cdot \text{м}^{-2}$.

В структуре фитоценоза на основании индекса обилия выделены два руководящих вида ($Io \geq 10$) — *Chara aculeolata* и *Laprothamnium papulosum*; три характерных ($10 > Io > 4$) — *Stuckenia pectinata*, *Chondria capillaris*, *Chondria dasyphylla*; 9 второстепенных ($4 > Io > 0,5$) и 6 случайных ($0,5 > Io \geq 0$). Группа руководящих видов была представлена исключительно многолетними растениями, среди второстепенных и случайных преобладали однолетние и сезонные виды.

Зооценоз характеризовался высоким таксономическим разнообразием, в его составе зарегистрированы представители 10 классов (табл. 2). Наиболее широко представлены Crustacea и Polychaeta (по 17 видов); кроме того, отмечены 13 видов Gastropoda, 9 — Bivalvia, 3 — Cnidaria, 2 — Ascidiacea и по одному виду Polycladida, Chitonida и Chironomida (Oligochaeta до вида не определялись). Максимальная встречаемость отмечена для *Mytilaster lineatus* и *Chondrochelia savignyi* (76 %), *Rissoa* sp. (71 %), несколько реже встречались *Idotea balthica* (62 %) и *Actinia equina*, *Cerastoderma glaucum*, *Microdeutopus gryllotalpa* (по 57 %).

Впервые выявлено пять видов беспозвоночных, ранее неизвестных для биоценозов харовых водорослей АЧБ. Из них в составе зооэпифитона встречались *Ebala pointeli*, *Laomedea exigua* и *Microdeutopus versiculatus*, макрозообентоса — *Brachynotus sexdentatus* и *Nereis rava* (табл. 2). Для этих видов, кроме *Microdeutopus versiculatus*, показаны низкая встречаемость и обилие. В составе зооценоза обнаружены два вида бентонтов, охраняемые на региональном уровне: *Gastrana fragilis* (занесена в Красную книгу Республики Крым (2015)) и *Brachynotus sexdentatus* (занесён в Красную книгу Краснодарского края (2017)).

Таблица 2

Видовой состав и количественные показатели зооценоза биоценоза *Chara aculeolata* в Тендровском заливе

Вид	n, экз. $\cdot \text{м}^{-2}$	b, г $\cdot \text{м}^{-2}$	n/N, %	p, %	In
Cnidaria					
<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1758)	$29,64 \pm 22,04$	$0,50 \pm 0,51$	2,02	57	1,48
<i>Sagartia undata</i> (Müller, 1778)	$4,09 \pm 4,78$	$0,14 \pm 0,18$	0,43	19	0,38
<i>Laomedea exigua</i> M. Sars, 1857	$12,73 \pm 26,47$	$< 0,01$	0,03	5	0
Всего Cnidaria	$49,60 \pm 49,96$	$0,71 \pm 0,59$	2,16	60	1,88
Polycladida					
<i>Leptoplana tremellaris</i> (Müller OF, 1773)	$1,00 \pm 1,53$	$< 0,01$	0,15	14	0,08
Всего Polycladida	$1,00 \pm 1,53$	$< 0,01$	0,15	14	0,08
Annelidae					
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	$33,73 \pm 29,50$	$0,69 \pm 0,66$	3,01	29	1,17
<i>Lagis koreni</i> Malmgren, 1866	$1,95 \pm 3,78$	$0,20 \pm 0,34$	0,19	19	0,35
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	$1,14 \pm 2,36$	$< 0,01$	0,01	5	$< 0,01$
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	$44,18 \pm 47,54$	$1,91 \pm 2,19$	1,47	24	1,48
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	$16,00 \pm 14,48$	$0,09 \pm 0,09$	0,57	24	0,53
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	$4,82 \pm 6,00$	$0,12 \pm 0,17$	0,13	19	0,38
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	$10,23 \pm 15,46$	$0,07 \pm 0,13$	0,43	14	0,34
<i>Euclymene collaris</i> (Claparède, 1869)	$2,18 \pm 2,49$	$0,01 \pm 0,02$	0,26	14	0,14
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	$4,36 \pm 6,26$	$0,05 \pm 0,08$	0,03	10	0,21

Продолжение на следующей странице...

Вид	n, экз.·м ⁻²	b, г·м ⁻²	n/N, %	p, %	In
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	7,50 ± 12,23	0,08 ± 0,16	0,11	10	0,28
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	20,00 ± 34,51	0,01 ± 0,01	1,93	10	0,18
<i>Microspio mecznikowiana</i> (Claparède, 1869)	1,82 ± 3,78	< 0,01	0,10	5	< 0,01
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	104,73 ± 192,60	0,08 ± 0,12	0,44	19	0,75
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	23,77 ± 44,91	0,20 ± 0,37	0,27	10	0,45
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	5,45 ± 11,34	0,24 ± 0,51	0,01	5	0,23
<i>Nereis rava</i> Ehlers, 1868	17,05 ± 35,45	0,05 ± 0,10	0,19	5	0,21
<i>Nereida</i> g.sp.	34,55 ± 53,71	0,57 ± 0,67	3,18	29	1,12
Oligochaeta	187,23 ± 297,98	0,03 ± 0,03	1,44	43	1,04
Bcero Annelidae	606,80 ± 554,94	5,89 ± 3,69	14,95	95	7,73
Chitonida					
<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	9,50 ± 18,88	0,02 ± 0,05	0,13	10	0,21
Bcero Chitonida	9,50 ± 18,88	0,02 ± 0,05	0,13	10	0,21
Bivalvia					
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	454,95 ± 365,38	14,14 ± 8,32	22,34	76	7,82
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguière, 1789)	25,27 ± 31,03	3,41 ± 2,29	1,04	57	2,30
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	34,00 ± 50,58	2,76 ± 4,20	1,05	24	1,52
<i>Loripes orbiculatus</i> Poli, 1795	182,41 ± 343,63	5,43 ± 9,90	3,99	48	3,87
<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	15,68 ± 31,73	0,24 ± 0,49	0,26	14	0,53
<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	196,59 ± 377,90	1,25 ± 1,87	0,63	10	6,24
<i>Abra nitida</i> (O. F. Müller, 1776)	5,45 ± 11,34	0,04 ± 0,09	0,58	5	0,15
<i>Polittapes aureus</i> (Gmelin, 1791)	7,00 ± 8,42	8,27 ± 10,02	0,33	29	1,47
<i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	3,64 ± 7,56	2,00 ± 4,16	< 0,01	5	0,36
Bcero Bivalvia	1017,50 ± 851,65	41,30 ± 22,08	28,39	95	13,95
Gastropoda					
<i>Rissoa parva</i> (da Costa, 1778)	2,18 ± 4,54	0,01 ± 0,01	0,19	5	0,08
<i>Rissoa splendida</i> Eichwald, 1830	3,64 ± 7,56	0,03 ± 0,07	0,17	5	0,13
<i>Rissoa membranacea</i> (J. Adams, 1800)	62,32 ± 60,88	1,03 ± 1,30	0,99	29	1,51
<i>Rissoa</i> sp.	1562,77 ± 2850,62	5,27 ± 6,89	13,68	71	8,05
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	309,05 ± 362,48	0,89 ± 1,08	3,49	52	2,95
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	1,45 ± 2,09	0,06 ± 0,09	0,19	10	0,17
<i>Tritia pellucida</i> (Risso, 1826)	10,36 ± 10,89	1,04 ± 1,14	0,54	24	0,88
<i>Setia valvatooides</i> Milaschewitsch, 1909	67,00 ± 110,88	0,09 ± 0,12	0,30	14	0,60
<i>Ebala pointeli</i> (de Folin, 1868)	3,64 ± 7,56	< 0,01	< 0,01	10	0,09
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	3,64 ± 5,22	0,08 ± 0,11	0,25	10	0,23
<i>Retusa robagliana</i> (P. Fischer, 1869)	3,64 ± 7,56	0,02 ± 0,04	0,30	5	0,11
<i>Retusa variabilis</i> (Milaschewitsch, 1912)	0,73 ± 1,51	0,01 ± 0,01	0,06	5	0,06
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguière, 1792)	0,73 ± 1,51	< 0,01	0,01	5	0,03
Bcero Gastropoda	2218,00 ± 2838,92	9,31 ± 8,33	19,59	100	11,99
Crustacea					
<i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842)	190,00 ± 223,87	0,04 ± 0,05	4,47	76	1,46
<i>Iphinoe tenella</i> Sars, 1878	90,59 ± 81,84	0,05 ± 0,06	2,76	52	1,07
<i>Iphinoe maeotica</i> Sowinskyi, 1893	0,41 ± 0,85	< 0,01	0,02	5	0,02
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)	178,32 ± 174,57	1,08 ± 0,86	3,17	62	2,93
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1836)	28,86 ± 37,72	0,40 ± 0,38	1,44	33	1,06
<i>Lekanesphaera hookeri</i> (Leach, 1814)	27,27 ± 32,56	0,33 ± 0,62	0,59	24	0,84
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> A. Costa, 1853	237,14 ± 293,24	0,09 ± 0,10	2,31	57	1,61
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	34,18 ± 51,56	0,02 ± 0,02	0,88	38	0,53

Продолжение на следующей странице...

Вид	n, экз.·м ⁻²	b, г·м ⁻²	n/N, %	p, %	In
<i>Ampelisca diadema</i> (A. Costa, 1853)	27,27 ± 41,84	0,07 ± 0,12	1,37	33	0,67
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	10,36 ± 15,00	0,01 ± 0,02	0,13	14	0,23
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966	1,09 ± 1,77	0,01 ± 0,02	0,10	10	0,10
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	9,32 ± 12,18	0,03 ± 0,05	0,20	38	0,43
<i>Erichthonius difformis</i> H. Milne Edwards, 1830	147,86 ± 213,18	0,03 ± 0,04	2,29	38	0,88
<i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	18,64 ± 21,12	< 0,01	0,48	19	0,20
<i>Canuella perplexa</i> Scott T. & Scott A., 1893	1,82 ± 3,78	< 0,01	0,02	5	< 0,01
<i>Paramysis</i> sp.	4,10 ± 4,71	0,01 ± 0,01	0,12	14	0,15
<i>Brachynotus sexdentatus</i> (Risso, 1827)	0,14 ± 0,28	0,10 ± 0,21	0,03	5	0,07
Всего Crustacea	1225,00 ± 1135,50	2,55 ± 1,86	20,77	100	7,47
Insecta					
<i>Chironomus salinarius</i> (Kieffer, 1921).	1057,32 ± 1456,63	0,80 ± 0,87	8,96	33	3,11
Всего Insecta	1057,32 ± 1456,63	0,80 ± 0,87	8,96	33	3,11
Ascidacea					
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)	1,55 ± 2,37	1,20 ± 1,67	0,07	24	0,57
<i>Molgula euprocta</i> (Drasche, 1884)	2,55 ± 4,00	0,94 ± 1,87	0,22	10	0,38
Всего Ascidacea	6,50 ± 6,13	2,36 ± 2,66	0,3	40	1,25

n — средняя плотность вида; b — средняя биомасса вида; p — встречаемость вида в пробах; In — индекс плотности; N — общая плотность бентонтов зооценоза; n/N — относительное обилие по численности

Суммарная биомасса зооценоза, рассчитанная как сумма биомассы зооэпифитона и макрозообентоса, варьировала от 2,68 до 225,28 г·м⁻² (средняя (63,09 ± 29,04) г·м⁻²), на долю моллюсков приходилось более 80 %. Максимальный вклад в общую биомассу отмечен для *Mytilaster lineatus* (более 22 %), представленного в основном ювенильными особями со средней индивидуальной массой (0,03 ± 0,01) г.

Плотность организмов зооценоза достигала 42 560 экз.·м⁻² при средней величине (6291,00 ± 5575,95) экз.·м⁻², доминировали мелкие гастроподы рода *Rissoa*. Высокое значение относительного обилия по численности показано для *Mytilaster lineatus* (22 %), мелких гастропод родов *Hydrobia* и *Rissoa* (3–15 %), хирономид (9 %) и *Chondrochelia savignyi* (4 %). Удельная численность зооэпифитона макрофитов колебалась от 946,24 до 8170,73 экз.·кг⁻¹ при средней (7006,11 ± 8774,42) экз.·кг⁻¹.

По индексу плотности к руководящим ($In \geq 3$) отнесены пять видов беспозвоночных: *Rissoa* sp., *Mytilaster lineatus*, *Abra alba*, *Loripes orbiculatus*, *Chironomus salinarius*; к характерным ($3 > In > 1$) — 14 видов; к второстепенным ($1 > In > 0,1$) — 32; остальные 12 таксонов — к случайным ($In < 0,1$). Среди руководящих, характерных и второстепенных видов вклад представителей макрозообентоса и зооэпифитона был 60 и 40 % соответственно. В группе случайных видов большая часть видов (около 75 %) относилась к макрозообентосу.

Общая биомасса биоценоза *Chara aculeolata* в Тендровском заливе варьировала от 16,00 до 3162,50 г·м⁻² и в среднем составляла (521,04 ± 330,18) г·м⁻². При этом на долю макрофитов приходилось от 54 до 97 %. Наибольшие показатели численности и биомассы зооценоза зафиксированы на станциях с максимальными продукционными характеристиками фитоценоза, где отмечено значительное развитие зооэпифитона: масса достигала 232,48 г·кг⁻¹ (при среднем значении (96,14 ± 45,36) г·кг⁻¹).

Анализ структуры фито- и зооценоза (рис. 2) выявил сходное распределение видов по показателям обилия. Вклад второстепенных видов был максимален (49 %), тогда как вклад руководящих не превышал 8 % общего разнообразия. В составе фитоценоза роль руководящих и случайных видов была выше, чем в зооценозе (суммарно 40 и 27 % соответственно), доля характерных и второстепенных была больше среди беспозвоночных, чем макрофитов (72 и 60 % соответственно). Для биоценоза *Chara aculeolata* выявлен высокий уровень доминирования: руководящие виды, составившие всего 8 % таксономического разнообразия, формировали в среднем половину (47 %) общей биомассы.

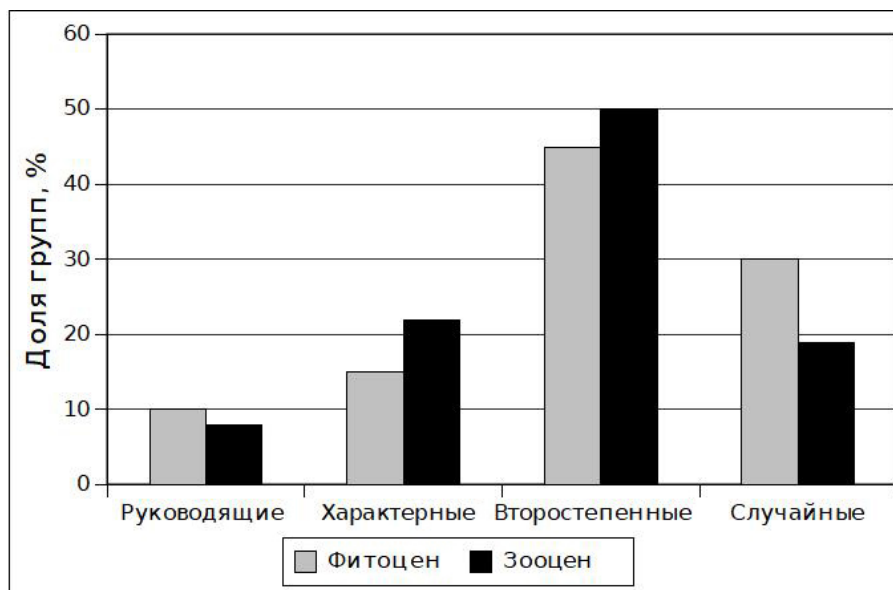


Рис. 2. Вклад разных по обилию групп видов в общее таксономическое разнообразие биоценоза *Chara aculeolata* Тендровского залива (2010–2021 гг.)

Обсуждение

Биоценоз *Chara aculeolata* Тендровского залива характеризовался относительно высоким уровнем разнообразия. Количество видов макрофитов сходно с выявленным для фитоценоза хары мелкошиповатой в Азовском море [Маслов, 2010], однако в полтора раза ниже описанного ранее для СЗЧМ [Погребняк, Островчук, 1973; Калугина-Гутник, 1975] (табл. 3). Значительный вклад вида-эдификатора (более 90 %) в общую биомассу фитоценоза соответствует данным, приведённым для других акваторий СЗЧМ [Калугина-Гутник, 1975; Погребняк, Островчук, 1973] и Евразии [Blindow et al., 2016; Charophytes of Europe, 2024].

Наиболее характерными для фитоценоза биоценоза *Chara aculeolata* Тендровского залива являются, помимо ценозообразующего вида, *Lamprothamnium papulosum*, *Stuckenia pectinata* и два вида рода *Chondria*; в других акваториях СЗЧМ кроме перечисленных видов значительную роль в фитоценозе играют *Chara aspera*, *Zannichellia palustris*, *Zostera noltii*, реже сопутствующими видами выступали *Zostera marina* и *Ruppia maritima* [Садогурский, 2009; Маслов, 2010].

Среднее значение биомассы биоценоза хары за период 2010–2021 гг. оказалось на порядок ниже показателей периода его максимального развития в акваториях Тендровского залива с 1960-х по 1990-е гг. [Гринбарт, 1968; Погребняк, Островчук, 1973; Ерёменко, Миничева, 1992], а также данных последних десятилетий по Каркинитскому заливу [Садогурский, 2009] (табл. 3). В то же время за период наших исследований отмечено увеличение площади биоценоза хары мелкошиповатой и его биомассы [Королесова, 2023] на фоне восстановительной сукцессии, которая также описана для лимана Донузлав [Ревков и др., 2021].

Таксономическое разнообразие зооценоза биоценоза *Chara aculeolata* Тендровского залива оказалось выше известного ранее для большинства акваторий СЗЧМ (табл. 3). Исключением является биоценоз харовых водорослей лимана Донузлав, в котором зарегистрировано более ста видов беспозвоночных [Ревков и др., 2021]. По данным авторов, это разнообразие выявлено для биоценозов нескольких видов харовых, среди которых преобладал *Lamprothamnium papulosum*, поэтому сравнение с нашими данными может быть не совсем корректным.

Таблица 3

Биоценологические показатели биоценозов харовых водорослей в водоёмах АЧБ

Район	Годы	Фитоцен			Зооцен		Источник
		В, г·м ⁻²	b/V, %	Кол-во видов	В, г·м ⁻²	Кол-во видов	
Тендровский залив	2010–2021	485,28 ± 221,17 (3027,5)*	47–97	20	219,86 ± 26,38	64	Наши данные
	1939–1994	5335 (11 000)	80–100	–	192	52	Борисенко, 1946; Гринбарт, 1968; Погребняк, Островчук, 1973; Григорьев, Пупков, 1977; Черняков, 1995; Ткаченко, Маслов, 2002
Ягорлыцкий залив	1961–1981	2500 (18 500)	70	35	254	21	Гринбарт, 1968; Погребняк, Островчук, 1973; Ерёмченко, Миничева, 1992
Джарылгачский залив	1934–1984	1860	70	–	–	8–14	Арнольди, 1949; Рубинштейн, 1988
Каркинитский залив	1959–2003	7530,10 (12 466,7)	50–70	11	50,3**	16	Маккавеева, 1979; Садогурский, 2009
Лиман Донузлав	1981	350–1744 (3000)	–	–	142,22	28	Чухчин, 1992
	2019	1087–42 423	–	–	316 ± 93	102	Ревков и др., 2021
Таманский залив	2005–2024	101,82	70	15	–	–	Симакова, 2011; Сушкова, Афанасьев, Беспалова, 2024
Залив Сиваш	2004	1586,52 ± 1694,60 (3469)	46	18	–	–	Маслов, 2010

В — биомасса фито- или зооценоза; b/V — доля биомассы доминанта в суммарной биомассе фитоценоза; * — в скобках указаны максимальные значения; b/V — доля доминанта в общей биомассе фитоценоза, %; ** — указана масса на 1 кг макрофитов; «—» — нет данных

Анализ многолетних данных [Борисенко, 1946; Гринбарт, 1968; Погребняк, Островчук, 1973; Григорьев, Пупков, 1977; Черняков, 1995] по видовому составу зооценоза биоценоза хары мелкошиповатой Тендровского залива показал, что с учётом наших данных он представлен 81 видом (табл. 2, 3). Нами выявлено 29 видов, до этого не отмечавшихся в составе биоценоза, в то же время 11 таксонов из зарегистрированных ранее обнаружить не удалось. Новыми для биоценоза харовых АЧБ оказались 5 видов беспозвоночных, из которых 3 относились к зооэпифитону, 2 — к макрозообентосу. Два вида — *Laomedea exigua* и *Microdeutopus versiculatus* являются типичными обитателями зарослевых биоценозов, особенно часто встречаются в зарослях морских трав [Маккавеева, 1979; Мурина, Гринцов, 2009; Гринцов, 2022], однако в биоценозах харофитов АЧБ ранее не регистрировались. Виды, отмеченные в бентосе, относятся к фауне илисто-песчаных субстратов.

Высокие значения коэффициента Чекановского — Серенсена (0,45–0,67), полученные при сравнении с нашими данными видового состава зооценоза биоценоза хары Тендровского залива, описанного в разные периоды исследования [Арнольди, 1949; Борисенко, 1946; Гринбарт, 1968; Григорьев, Пупков, 1977; Черняков, 1995], свидетельствуют о его относительной стабильности.

Типичными для биоценоза *Chara aculeolata* Тендровского залива являются 9 видов бентонтов, что совпадает с опубликованными данными для СЗЧМ [Борисенко, 1946; Арнольди, 1949; Гринбарт, 1968; Григорьев, Пупков, 1977; Черняков, 1995]. Наибольшая встречаемость характерна для двустворчатых моллюсков (*Mytilaster linneatus*, *Abra segmentum*, *Parvicardium exiguum*), мелких гастропод (*Hydrobia acuta*, *Rissoa splendida*, *Bittium reticulatum*), равноногих ракообразных (*Idotea balthica*), *Leptoplana tremellaris* и хирономид. Показательно, что для других биоценозов харовых водорослей также характерно преобладание моллюсков, в большинстве случаев отмечается доминирование *Mytilaster linneatus* [Маккавеева, 1979; Ревков и др., 2021]. Наши данные показали значительную роль фитофильных ракообразных *Microdeutopus gryllotalpa*, *Chondrochelia savignii*, актиний *Actinia equina* в зооэпифитоне и двустворчатого моллюска *Loripes orbiculatus* в структуре макрозообентоса, что отличается от данных других исследователей [Гринбарт, 1968; Григорьев, Пупков, 1977; Маккавеева, 1979]; в то же время *Bittium reticulatum* отмечен нами лишь единично, тогда как другими авторами он отнесён к наиболее массовым видам биоценозов харовых водорослей [Чухчин, 1992; Ревков и др., 2021].

Значения удельной плотности организмов зооэпифитона в расчёте на 1 кг макрофитов в Тендровском заливе оказались более чем вдвое ниже приводимых для Каркинитского и Ягорлыцкого заливов [Маккавеева, 1979], тогда как удельная биомасса была на 30 % выше. В зооэпифитоне *Chara aculeolata* в Тендровском заливе значительную роль играли двустворчатые моллюски с относительно высокой индивидуальной массой.

Анализ экологических и биотопических особенностей биоценоза хары показал, что его распространение определяется экологическими особенностями вида-эдификатора. *Chara aculeolata* произрастает в диапазоне глубин 0–28 м [Alegro et al., 2016], в Тендровском заливе вид выявлен на оптимальных для него глубинах от 0 до 2,2 м [Langangen, 2007; Charophytes of Europe, 2024]. Реже сообщество хары развивается на глубинах свыше 2–4 м [Torn, Martin, Kukk, 2004; Громов, 2012]. В Тендровском заливе уровень солёности воды за период исследования варьировал от 10 до 17 ‰, что соответствовало диапазону, указанному для многих солоноватоводных местообитаний вида [Langangen, 2007; Gąbka, 2009], однако известно, что *Chara aculeolata* способна произрастать как в пресной воде, так и при солёности, превышающей морскую АЧБ [Голлербах, Красавина, 1983; Charophytes of Europe, 2024].

После периода деградации биоценозов харовых водорослей и их замены сообществами других макрофитов, в некоторых акваториях АЧБ отмечены элементы восстановительной сукцессии [Ревков и др., 2021; Королесова, 2023]. Учитывая значительное таксономическое разнообразие, варьирование продукционных характеристик, экосистемную роль биоценоза *Chara aculeolata*, необходимо проводить долгосрочный мониторинг состояния биоценозов харовых водорослей, популяций массовых и охраняемых видов и их местообитаний. Полигоном для таких мониторинговых исследований являются акватории Черноморского государственного природного биосферного заповедника, для которых накоплены многолетние ряды данных, разработана программа мониторинга, выполняется комплекс мер по сохранению в соответствии с режимом охраны территорий ООПТ. Ведение регулярного мониторинга позволит разработать научно обоснованные меры по сохранению и восстановлению раритетных видов гидробионтов, в том числе харовых водорослей.

Заключение

Впервые охарактеризовано таксономическое разнообразие биоценоза *Chara aculeolata*, в составе которого описано 84 вида, в том числе 20 макрофитов, 64 беспозвоночных.

В составе фитоценоза доминировали красные водоросли, на их долю приходилось 50 % видов. Вклад представителей других отделов был сходным и варьировал от 15 до 20 % общего разнообразия макрофитов.

В составе зооценоза преобладали полихеты и ракообразные, суммарная доля которых составила 53 %, значительным разнообразием характеризовались также двустворчатые и брюхоногие моллюски.

Выявлены пять видов беспозвоночных, новых для биоценоза харовых водорослей АЧБ: *Brachynotus sexdentatus*, *Ebala pointeli*, *Laomedea exigua*, *Microdeutopus versiculatus* и *Nereis rava*.

Общая биомасса биоценоза варьировала от 16,00 до 3162,50 г·м⁻², на долю фитоценоза приходилось от 54 до 97 %.

Структура биоценоза характеризовалась высоким уровнем доминирования руководящих форм, к которым относились *Chara aculeolata*, *Lamprothamnium papulosum*, *Rissoa* sp., *Mytilaster lineatus*, *Abra alba*, *Loripes orbiculatus*, *Chironomus salinarius*.

С учётом выявленного таксономического разнообразия, значения биоценоза хары мелкошиповатой в экосистеме СЗЧМ, отмечена необходимость регулярного мониторинга состояния биоценоза хары мелкошиповатой в водоёмах Черноморского государственного природного биосферного заповедника.

Благодарности. Авторы выражают благодарность кандидату географических наук Чернякову Д. А. и коллективу Черноморского биосферного заповедника за многолетнюю помощь при планировании и проведении экспедиционных выездов, сборе полевого материала.

Список литературы

1. Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Чёрного моря. II. Каркинитский залив // Труды Севастопольской биологической станции им. А. О. Ковалевского / АН СССР. – Москва [и др.] : Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 7. – С. 127–192. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5291>
2. Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. – Москва : Наука, 1969. – 291 с.
3. Бойко М. Ф., Подгайний М. М. Червоний список Херсонської області: рідкісні та зникаючі види рослин, грибів та тварин. – 2-ге вид., перероб. та допов. – Херсон : Терра, 2002. – 32 с.
4. Борисенко А. М. Количественный учёт донной фауны Тендровского залива : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Харьков, 1946. – 26 с.
5. Борисова Е. В., Ткаченко Ф. П. Материалы к флоре Charales юго-запада Украины // Альгология. – 2008. – Т. 18, № 3. – С. 287–298. – <https://www.elibrary.ru/juydgr>
6. Воробьёв В. П. Бентос Азовского моря. – Симферополь : Крымиздат, 1949. – 193 с. – (Труды АзЧерНИРО ; вып. 13).
7. Голлербах М. М., Красавина Л. К. Харовые водоросли – Charophyta. – Ленинград : Наука, 1983. – 190 с. – (Определитель пресноводных водорослей СССР / АН СССР, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова ; вып. 14).
8. Григорьев Б. Ф., Пупков В. А. Донные беспозвоночные Ягорлыцкого и Тендровского заливов Чёрного моря // Вестник зоологии. – 1977. – № 2. – С. 76–82.
9. Гринбарт С. Г. Зообентос Ягорлыцкого и Тендровского заливов // Биологические исследования Чёрного моря и его промысловых ресурсов / отв. ред. В. А. Водяницкий. – Москва : Наука, 1968. – С. 99–105. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/364>

10. Гринцов В. А. Амфиподы Чёрного моря : иллюстр. атлас-определитель / Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского РАН. – Севастополь : ИнБЮМ, 2022. – 476 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12021>
11. Громов В. В. Водная и прибрежно-водная растительность северного и западного побережья Азовского моря // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2012. – Т. 5, № 2. – С. 121–137. – <https://www.elibrary.ru/pexkcz>
12. Ерёмченко Т. И., Миничева Г. Г. Структурно-функциональная характеристика донной растительности Ягорлыцкого залива // Природные комплексы Черноморского биосферного заповедника / отв. ред. С. В. Тарашук. – Киев : Наук. думка, 1992. – С. 48–55.
13. Жадин В. И. Методика гидробиологических исследований. – Москва : Высш. шк., 1960. – 192 с.
14. Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Москва [и др.] : Наука, 1967. – 398 с.
15. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. – Киев : Наук. думка, 1975. – 248 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5645>
16. Киселева М. И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. – Апатиты : Изд-во Кол. науч. центра РАН, 2004. – 409 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5647>
17. Королесова Д. Д. Биоценоз харовых водорослей как важный элемент прибрежных экосистем (на примере Тендровского и Ягорлыцкого заливов Чёрного моря) // Вісник Одеського національного університету. Сер.: Географічні та геологічні науки. – 2015. – Т. 20, вип. 1. – С. 134–148.
18. Королесова Д. Д. Восстановление фитоценоза *Chara aculeolata* Kützinger в Тендровском заливе (Чёрное море) // Морской биологический журнал. – 2023. – Т. 8, № 4. – С. 110–115. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2023.08.4.09>
19. Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы / отв. ред. С. А. Литвинская. – 3-е изд. – Воронеж : Ковчег, 2017. – 850 с. – <https://www.elibrary.ru/yppylr>
20. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / отв. ред.: А. В. Ена, А. В. Фатерыга. – Симферополь : Ариал, 2015. – 480 с. – <https://www.elibrary.ru/wxeqef>
21. Маккавеева Е. Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря. – Киев : Наук. думка, 1979. – 228 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5666>
22. Маслов И. И., Ткаченко Ф. П. Фитосоциологические аспекты флоры водорослей макрофитов Чёрного моря (Украина) // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 96. – С. 12–18. – <https://www.elibrary.ru/ulgjkd>
23. Маслов И. И. Макрофитобентос Сиваша // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2010. – Вып. 1 – С. 143–151. – <https://www.elibrary.ru/vhnupx>
24. Мильчакова Н. А., Александров В. В. Донная растительность некоторых районов лимана Донузлав (Чёрное море) // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 68–71. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4237>
25. Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Чёрном море // Труды Севастопольской биологической станции. – Москва : Изд-во АН СССР, 1959. – Т. 11. – С. 3–28. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5389>
26. Мурина В. В., Гринцов В. А. Видовое разнообразие гидроидных полипов в биоценозе обрастания Карадагского природного заповедника (Чёрное море) // Карадаг – 2009 : сб. науч. тр., посвящ. 95-летию ... Украины / ред.: А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 344–350. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/495>

27. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Акад. наук СССР, Ин-т биологии юж. морей ; отв. ред. В. А. Водяницкий. – Киев : Наук. думка, 1968–1972. – 3 т.
28. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – Москва : Наука, 1982. – 278 с.
29. *Погребняк И. И., Островчук П. П.* Фитоценозы мягких грунтов северо-западной части Чёрного моря // Материалы Всесоюзного симпозиума по изученности Чёрного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов (Севастополь, октябрь 1973) / Акад. наук УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1973. – Ч. 3. – С. 145–147. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7630>
30. *Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Ревкова Т. Н., Бондаренко Л. В., Щуров С. В., Лукьянова Л. Ф.* Донная фауна озера Донузлав (Чёрное море) в условиях промышленной добычи песка // Экосистемы. – 2021. – № 27. – С. 5–22. – <https://doi.org/10.37279/2414-4738-2021-27-5-22>
31. *Рубинштейн И. Г.* Влияние добычи песка на флору и фауну Джарылгачского залива (Чёрное море) // Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. – Москва : ВНИРО, 1988. – С. 73–91.
32. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Ин-т глобал. климата и экологии ; под ред. В. А. Абакумова. – Санкт Петербург : Гидрометеиздат, 1992. – 317 с.
33. *Садогурский С. Е.* Флора и растительность акваторий филиала Крымского природного заповедника «Лебяжий острова» (Чёрное море): современное состояние и пути сохранения // Заповідна справа в Україні. – 2009. – Т. 15, № 2. – С. 41–50. – <https://www.elibrary.ru/ynmklj>
34. *Симакова У. В.* Структура и распределение сообществ макрофитобентоса в зависимости от рельефа дна: Северокавказское побережье Чёрного моря : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. – Москва, 2011. – 203 с.
35. *Сушкова Е. Г., Афанасьев Д. Ф., Беспалова Л. А.* Анализ пространственной структуры распределения фитобентосных сообществ Таманского залива // Успехи современного естествознания. – 2024. – № 11. – С. 78–84. – <https://doi.org/10.17513/use.38336>
36. *Ткаченко Ф. П., Маслов И. И.* Морской макрофитобентос Черноморского биосферного заповедника // Экология моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2002. – Вып. 62. – С. 34–40. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4556>
37. *Усенко В. П., Чигрин Р. Г., Черняков Д. А.* Природная зональность Тендровского залива. – Киев, 1988. – 38 с. – (Препринт / АН УССР, Ин-т геол. наук).
38. Флора водных и прибрежно-водных экосистем Азово-Черноморского бассейна / С. П. Воловик, И. Г. Корпакова, Д. Ф. Афанасьев [и др.]. – Краснодар : АзНИИРХ, 2008. – 275 с.
39. *Черняков Д. А.* Природно-аквальноні ландшафтні комплекси Тендрівської та Єгорлицької заток і моніторинг їх стану у Чорноморському біосферному заповіднику : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – Харків. 1995. – 16 с.
40. *Чухчин В. Д.* Формирование донных биоценозов в оз. Донузлав после соединения с морем // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря / АН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского ; отв. ред. В. Е. Заика. – Киев : Наук. думка, 1992. – С. 217–225. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
41. *Albertoni E. F., Palma-Silva C., de Assis Esteves F.* Macroinvertebrates associated with Chara in a tropical coastal lagoon (Imboassica lagoon, Rio de Janeiro, Brazil) // Hydrobiologia. – 2001. – Vol. 457. – P. 215–224. – <https://doi.org/10.1023/A:1012233818709>
42. *Alegro A., Stanković I., Šegota V., van de Weyer K., Blaženčić J.* Macrophytic vegetation in the oligotrophic Mediterranean Lake Vrana (Island of Cres, Northern Adriatic) – New insight after 50 years // Botanica Serbica. – 2016. – Vol. 40, iss. 2. – P. 137–144. – <https://doi.org/10.5281/zenodo.162234>

43. *Blindow I., Dahlke S., Dewart A., Flügge S., Hendreschke M., Kerkow A., Meyer J.* Long-term and interannual changes of submerged macrophytes and their associated diaspore reservoir in a shallow southern Baltic Sea bay: influence of eutrophication and climate // *Hydrobiologia*. – 2016. – Vol. 778, iss. 1. – P. 121–136. – <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2655-4>
44. *Borisova E. V.* Analysis of the flora of Charales (Charophyta) of Ukraine // *Al'gologiya*. – 2016. – Vol. 26, iss. 4. – P. 403–417. – <https://doi.org/10.15407/alg26.04.403>
45. Charophytes of Europe / eds: Schubert H. [et al.]. – Cham, Switzerland : Springer Nature, 2024. – 1144 p. – <https://doi.org/10.1007/978-3-031-31898-6>
46. *Covaliov S., van Geest G., Hanganu J., Hulea O., Török L., Coops H.* Seasonality of macrophyte dominance in flood-pulsed lakes of the Danube Delta // *Hydrobiologia*. – 2003. – Vol. 506, iss. 1/3. – P. 651–656.
47. European Red List of Habitats. Pt. 1. Marine Habitats / Europ Commis. ; Gubbay S., Sanders N., Haynes T. [et al.]. – Luxembourg : Publ. Office of the Europ. Union, 2016. – 46 p. – <https://data.europa.eu/doi/10.2779/032638>
48. *Gąbka M.* Charophytes of the Wielkopolska region (NW Poland): distribution, taxonomy and autecology. – Poznań : Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 2009. – 110 p.
49. GBIF. Global Biodiversity Information Facility. – URL: <https://www.gbif.org> (accessed: 07.04.2025).
50. *Guiry M. D., Guiry G. M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication / Univ. of Galway. – URL: <https://www.algaebase.org> (accessed: 20.05.2025).
51. *Korsch H., Doege A., Raabe U., van de Weyer K.* Rote Liste der Armleuchteralgen (Charophyceae) Deutschlands / H. Korsch, A. Doege, U. Raabe, K. van de Weyer. – 3 Fassung, Stand: Dezember 2012. – Jena : Friedrich-Schiller-Univ., 2013. – 32 p. – (Hausknechtia ; Beih. 17).
52. *Krause W.* Charales (Charophyceae). – Jena : Gustav Fischer, 1997. – 202 p. – (Süßwasserflora von Mitteleuropa ; Bd. 18).
53. *Langangen A.* Charophytes of the Nordic countries. – Oslo : Saeculum ANS, 2007. – 102 p.
54. *Palma-Silva F.* The role of Charophytes primary production in a coastal lagoon subjected to human impacts (RJ, Brazil) // *Acta Limnologica Brasile*. – 2002. – Vol. 14, iss. 1. – P. 59–62.
55. *Romanov R., Korolesova D., Afanasyev D., Zhakova L.* *Chara baltica* (Charophyceae, Charales) from the Black Sea Region and taxonomic implications of extrastipulodes // *Botanica*. – 2020. – Vol. 26, iss. 2. – P. 126–137. – <https://doi.org/10.2478/botlit-2020-0014>
56. *Temniskova D., Stoyneva M. P., Kirjakov I. K.* Red List of the Bulgarian algae. I. Macroalgae // *Phytologia Balcanica*. – 2008. – Vol. 14, iss. 2. – P. 193–206.
57. *Törn K., Martin G., Kukk H.* Distribution of the charophyte species in the Estonian coastal waters (NE Baltic Sea) // *Scientia Marina* – 2004. – Vol. 68. – P. 129–136.
58. *Urbaniak J., Combik M.* Genetic and morphological data fail to differentiate *Chara intermedia* from *C. baltica*, or *C. polyacantha* and *C. rudis* from *C. hispida* // *European Journal of Phycology*. – 2013. – Vol. 48, iss. 3. – P. 253–259. – <https://doi.org/10.1080/09670262.2013.805249>
59. *WORMS.* World Register of Marine Species : [site]. – <https://doi.org/10.14284/170> (accessed: 20.05.2025).

CHARA ACULEOLATA KÜTZING 1832 (CHARALES) BIOCECENOSIS STRUCTURE AND HABITAT CONDITIONS IN BASIN OF THE AZOV-BLACK SEA REGION

Korolesova D. D.^{1,2}, Milchakova N. A.²

¹Black Sea Biosphere Reserve, Golaya Pristan, Russian Federation,

²A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,

e-mail: susya_ch@mail.ru

Abstract: The taxonomic structure and biotopic characteristics of the biocenosis of *Chara aculeolata*, a dominant species in the northwestern part of the Black Sea, has been described for the first time. The material collected from 11 stations in the Tendrovsky Bay of the Black Sea Biosphere Reserve between 2010 and 2021. Macrophytes and epiphytic macroinvertebrates were collected using a frame with a mill gas bag, macrozoobenthos were collected with a Petersen dredge (0.025 m²). The species composition of the biocenosis includes 84 species, 20 — macrophytes and 64 — invertebrates. Two species of macrozoobenthos, four species of algae, and one species of seagrass are protected. The phytocenosis is represented by four phyla of macrophytes, with red algae accounting for half of the total diversity. The contribution of green algae and charophytes does not exceed 15–20 %. Ten classes of invertebrate were identified in the zoocenosis, with the greatest taxonomic diversity found for crustaceans and polychaete (17 species each), followed by gastropods and bivalves (13 and 9 species respectively). For the first time, five new species of invertebrates were identified for the charophytes biocenosis in Azov-Black Sea basin: *Ebala pointeli*, *Laomedea exigua*, *Microdeutopus versiculatus* in the zooepiphyton; *Brachynotus sexdentatus* and *Nereis rava* in macrozoobenthos. The biocoenosis total biomass ranged from 16 to 3,162 g·m⁻², with an average of (602 ± 345) g·m⁻²; macrophytes accounted for 54–97 % of the biomass. The dominant species are Charophyta: *C. aculeolata* and *Lamprothamnion papulosum*, followed by the mollusk *Mytilaster lineatus*, *Abra alba*, *Loripess orbiculatus*, and *Rissoa* sp., and chironomid, which together contribute 47 % to the total biomass. Due to the high species diversity of the *Chara aculeolata* biocenosis, its ecosystem role and the variability of biocenotic parameters, it is necessary to conduct regular monitoring of the natural and aquatic complexes state of the Black Sea State Natural Biosphere Reserve.

Keywords: *Chara aculeolata*, biocenosis, species composition, ecological features, specially protected natural territories, the Azov-Black Sea basin

Сведения об авторах

Королесова Дарья Дмитриевна	главный специалист отдела научных исследований ГАУ «Черноморский биосферный заповедник» Министерства природных ресурсов, экологии и рыболовства Херсонской области, ул. Лермонтова, д. 1, Голопристанский р-н, г. Голая Пристань, Херсонская область, 275600, Российская Федерация, e-mail: susya_ch@mail.ru
Мильчакова Наталия Афанасьевна	заведующий лабораторией фиторесурсов ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, д. 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: nmilchakova@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 11.06.2025

Принята к публикации 21.07.2025