

УДК 582.26(262.5)

**Ф. П. Ткаченко**, д-р біол. наук, проф.  
Одеський національний університет, кафедра ботаніки,  
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

## ПОХОДЖЕННЯ І ОСНОВНІ РИСИ ФЛОРОГЕНЕЗУ МАКРОФІТОБЕНТОСУ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ

Наведено аналіз історії розвитку чорноморської альгофлори. Обговорено роль автотонного та алохтонного елементів у її становленні. З'ясовується походження і еволюція флористичного складу водоростей-макрофітів і вищих водних рослин північно-західної частини Чорного моря.

**Ключові слова:** макрофітобентос, видовий склад, походження, еволюція, Чорне море.

### Вступ

Розвиток флори макрофітів північно-західної частини Чорного моря (ПЗЧМ) нерозривно пов'язаний з геологічною історією даної водойми. Море у минулому то відновлювало зв'язок з океаном, то періодично його втрачало. У відповідності з цим змінювалася його солоність, а з нею і характер донної рослинності. У донних відкладах Чорного моря мало збереглося залишків водоростей-макрофітів [1]. В основному це види водоростей, у яких клітини були просочені солями кальцію і кремнію (із зелених водоростей – представники *Bryopsidales* Schaffner, а із червоних – *Corallinales* P. C. Silva et Johansen), або ж їх слани були заключені у вапняковий субстрат (деякі *Bangiales* F. Schmitz). Відносно повно історія мікрофлори Чорного моря проілюстрована і датована при вивченні викопних залишків діатомових, частково дінофітових і золотистих водоростей [2]. Про геологічне минуле водоростей-макрофітів і вищих водних рослин у флорі Чорного моря та про шляхи нинішнього формування їх видового складу відомо дуже мало [3, 11, 12]. До того ж ця інформація базується в основному не на фактичному матеріалі (аналізі викопних решток водоростей), а на порівняльній аналогії із нинішнім складом водної рослинності сучасних різнотипних водойм.

Метою даної роботи було узагальнення наявної інформації про геологічне минуле макрофітобентосу ПЗЧМ, уточнення шляхів походження і еволюції сучасної альгофлори. Ця робота присвячується світлій пам'яті професора *І. І. Погребняка*.

### Геологічне минуле Чорного моря і його донної рослинності

В результаті горотворчих процесів на місці моря Тетіс у міоценовий період (12–8 млн років тому) утворився замкнений солонуватоводний Сарматський басейн. Він займав простір сучасних Чорного, Азовського, Каспійського і Аральського морів. Морська водна рослинність, успадкована від моря Тетіс, поступово вимирає, замінюючись солонуватоводною і прісноводною. Пізніше (8–5,3 млн років тому), у Меотичному морі відновлюється зв'язок з океаном, солоність

водойми підвищується і, відповідно, його флора знову збагачується морськими видами водоростей. Потім (5,3–1,7 млн років тому) зв'язок з океаном у черговий раз переривається і на місці Меотичного виникає замкнене прісноводно-солонуватоводне Понтичне море-озеро із відповідним складом рослинності. Як вважає Т. І. Єременко [3], у цих умовах розквіту досягали зелені водорості із родів *Cladophora* Kütz., *Enteromorpha* (Link) C. Agardh, *Urospora* Kütz. та ін.

### Геологічна історія лиманів Чорного моря

Лиманні акваторії сформувалися значно пізніше. Так, у середньому плейстоцені (500 тис. років тому) в опріснене Древньоевксинське море ріки впадали без утворення естуаріїв [4]. При черговому встановленні зв'язку моря з океаном у солоних Узунларському і Карангатському басейнах (150–100 тис. років тому) гирла впадаючих у море рік були затоплені. В результаті утворилися перші естуарії (лимани). Вважають, що у них були ще високі швидкості течій, мутність води, різкі коливання солоності [4]. Умови існування біоти у таких водоймах були не дуже сприятливими. У пізньому плейстоцені (25 тис. років тому) на початку останнього Вюрмського оледеніння відбулася посткарангатська регресія Понтичного басейну, що викликало глибоке врізання річкових долин на північному узбережжі моря і зміщення гирл рік далеко на південь, майже до краю шельфу [5]. Приблизно 20 тис. років тому рівень моря знову піднявся. Це призвело до формування естуаріїв сучасного типу. Виникло солонувате Новоевксинське море-озеро, яке через Азовське море і Кумо-Маничську протоку з'єднувалося зі слабо солонуватим Хвалинським басейном. За аналогією з теперішньою каспійською солонуватоводною флорою, у той період мабуть розвивалися в основному зелені і деякі евригалінні червоні водорості. На останньому етапі історії чорноморського басейну (біля 9 тис. років тому) відбулася чергова трансформація гирлових областей рік і їх естуарії набули сучасних обрисів [4].

### Шляхи формування сучасної донної рослинності Чорного моря

Аналіз нинішнього складу альгофлори Чорного, Азовського і Каспійського морів [6], які були колись одним цілим у Древньому Середземномор'ї [7], показав, що у них зростають 29 спільних видів водоростей-макрофітів і 6 – вищих водних рослин. Основну групу тут складають прісноводно-солонуватоводні і солонуватоводно-морські зелені водорості: *Chaetomorpha aerea* (Dillw.) Kütz., *Ch. linum* (O. F. Müller) Kütz., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. var. *glomerata* Kütz., *Cl. laetevirens* (Dillw.) Kütz., *Cl. sericea* (Huds.) Kütz., *Rhizoclonium hieroglyphicum* (Ag.) Kütz., *Enteromorpha ahlneriana* Bliding, *E. clathrata* (Roth) Grev., *E. compressa* (L.) Nees var. *compressa*, *E. flexuosa* (Wulf.) J. Ag. subsp. *flexuosa*, *E. intestinalis* (L.) Nees var. *intestinalis*, *E. linza* (L.) J. Ag., *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Hohnel ex Marchevianka, *Ulothrix implexa* (Kütz.) Kütz.), стрептофітові (*Spirogyra* sp., *Chara aspera* Dethard. ex Willd., *C. polyacantha* A. Br., *C. vulgaris* L., *C. canescens* Desv. et Loisel., *C. hispida* L., *C. aculeolata* Kütz., *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) J. Groves, а також червоні водорості – *Bangia atropurpurea* (Roth) C. Ag., *Ceramium diaphanum* (Lightf.) Roth, *C. siliquosum* var. *elegans* (Roth) G. Furnari, *Polysiphonia fibrillosa* (Dillw.) Spreng, *P. fucoids* (Huds.) Grev., *Chondrophycus paniculatus* (C. Ag.) G. Furnari. Спільними видами вищих водних рослин є наступні: *Najas marina* L., *Potamogeton pectinatus* L., *Ruppia spiralis* L., *R. cirrhosa* (Petagna) Grande., *Zostera noltii* Hornem, *Zannichellia* sp. Ця група макрофітів у лиманних і морських акваторіях

ПЗЧМ на даний час за біомасою і чисельністю займає домінуюче положення [9]. Це обумовлено тим, що більшість зелених морських водоростей – еврибіонтні організми, прісноводні за походженням і здатні існувати у дуже мінливих умовах навколишнього середовища. Вони представлені в основному однорічними і сезонними формами. Стійкими до несприятливих умов у цих водоростей є їх акінети, зиготи, спори, 1–2-клітинні паростки, які функціонують як спочиваючі структури. Таку різноманітність пристосувальних утворень ми, наприклад, спостерігали у зеленої нитчатки *Cladophora vagabunda* (L.) Ноек [8]. Ці утворення (діаспори) разом з частками сланей водоростей здатні на протязі досить довгого часу зберігати свою життєздатність, переноситися на великі відстані і проростати у відповідних умовах на новому місці [10]. Виявлені для сучасних водойм спільні види – основа флори макрофітів ПЗЧМ, очевидно, є тим залишком реліктової флори Древньоєвксинського басейну Древнього Середземномор'я, який дійшов до наших днів. Для Каспійського моря число спільних видів складає 42, Азовського – 52, ПЗЧМ – 17, лиманів Північного Причорномор'я – 21, Чорного моря – 9 і Середземного – 3% від загального числа видів макрофітів даних водойм.

Відновлення зв'язку Понтичного моря із Середземним і зростання рівня його солоності (послідовно у Чаудинському, Древньоєвксинському і Карангатському басейнах) в епоху голоцена сприяло формуванню сучасної морської флори з широким розповсюдженням у ній крім зелених, також бурих і червоних водоростей. Вважають, що понтичні релікти у цей період збереглися у лиманних і пригирлових акваторіях Чорного моря [11]. У відносно недавньому (100–23 тис. років тому) Новоевксинському морі-озері, у черговий раз ізольованому від океану і опрісненому, понтична флора знову зайняла домінуюче положення [3]. І, насамкінець, останній етап історії Чорного моря (23 тис. років тому – і до теперішнього часу) і його рослинності розпочався з трансгресії моря (опускання суші) і відновлення зв'язку водойми із Середземним морем [5]. Представники атлантичної і середземноморської флор знову проникають у Чорне море, і їх адаптовані форми широко розповсюджуються у ньому. Древня солонуватоводна понтична флора, представлена в основному зеленими водоростями, відтісняється у найбільш опріснені райони моря [11].

### Особливості флорогенезу макроводоростей ПЗЧМ

Вивчення нинішнього стану флори макроводоростей ПЗЧМ дало можливість отримати різнобічну інформацію про її систематичний склад і характер географічного розповсюдження. Ці дані допомагають відтворити картину флорогенезу фітобентосу Чорного моря. Безумовно, для вирішення цієї задачі необхідно враховувати дані палеогеографії і палеонтології моря [12]. Як було раніше показано [11, 12], флора водоростей-макрофітів ПЗЧМ входить до складу 3-х фітогеографічних зон (арктичної, бореальної і тропічної), 7-ми підзон (арктично-бореальної, верхньобореальної, нижньобореальної, широко-бореальної, бореально-тропічної, субтропічної і тропічної) і 2-х фітогеографічних груп (космополіти і ендеміки). Такий фітогеографічний склад у цілому відображає основні шляхи становлення досліджуваної альгофлори. Згідно з палеогеографічними даними [5], на протязі своєї історії Чорне море ставало то замкненим солонуватоводним морем-озером, то відкритою, зв'язаною з океаном водоймою. Проте солоність відкритого Чорного моря, очевидно, ніколи не була

близькою до океанічної. Це обумовлено великим об'ємом стоку прісних вод із річкових систем, особливо у північно-західну частину моря і утрудненим, через вузьку протоку Босфор, водообміном із Середземним морем. Можна припускати, що у періоди розпріснення у водоймі домінували зелені водорості із родів *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Chaetomorpha* Kütz., *Rhizoclonium* Kütz., *Oedogonium* Link, *Spirogira* Link. Таку особливість ми спостерігаємо, наприклад, у нинішніх солонуватоводних акваторіях – Дністровському і Дніпровському лиманам [13]. Група червоних водоростей була невеликою, ймовірно це були бангієві водорості, а із флоридей – нечисленні види родів *Acrochaetium* Näg., *Ceramium* Roth і *Polysiphonia* Grev. Бурі водорості як найбільш вибагливі до солоності води з великою вірогідністю були відсутні, або ж були представлені лише деякими видами із родини *Ectocarpaceae* C. Agardh. У періоди відновлення зв'язку моря з океаном і наступного його осолонення риси водної рослинності ставали схожими із сучасною флорою даної водойми. Як відомо [Попов, 1983], у період від Древнього Середземномор'я до нинішнього часу на берегах Чорного моря у значній мірі змінювалися кліматичні умови: від вологих і сухих субтропіків до помірного сухостепоного клімату. Періодично на його північні береги насувалися і відступали льодовики. Ядро водної флори, як і наземної рослинності [7], очевидно, сформували аркто-третичні елементи. Про це свідчить нинішній фітогеографічний склад макрофітобентосу ПЗЧМ, у якому домінують широкобореальні (30%) і нижньореальні (23%) елементи, а також помітну роль відіграють аркто- і верхньобореальні групи (12%). Холодолюбиві водорості у ПЗЧМ представлені наступними видами: *Ulothrix implexa*, *U. flacca* (Dillw.) Thur., *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch., *Monostroma obscurum* (Kütz.) J. Ag., *Spongomorpha aeruginosa* (L.) Hoek, *Enteromorpha clathrata*, *E. compressa* var. *compressa*, *E. muscoides* (Clemente) Cremades, *E. intestinalis* var. *intestinalis*, *E. prolifera* (O. F. Müller) J. Ag. subsp. *prolifera* (Chlorophyta); *Ceramium rubrum auctorum* Krauss., *Phyllophora brodiaei* (Turn.) J. Ag., *Phymatolithon purpureum* (P. et H. Crouan) Woelk. et Irvine, *Rhodochorton purpureum* (Lightf.) Rosenv. (Rhodophyta); *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm., *Pseudolithoderma extensum* (P. et H. Crouan) S. Lund., *Ralfsia verrucosa* (Aresch.) Aresch. (Phaeophyta). Слід зазначити, що для даної групи видів водоростей характерна висока екологічна пластичність, і вони широко розповсюджені у більшості прибережних акваторій моря. Географічний аналіз флори водоростей-макрофітів ПЗЧМ також показує, що у її створенні велику роль відіграли південні широти, оскільки доля бореально-тропічних елементів у ній досягає 20%. Періодичне відновлення зв'язку Чорного моря із Середземним і підвищення його солоності відкривало південний (середземноморський) міграційний шлях проникнення водоростей-макрофітів. Даний елемент флори представлений у переважній більшості однорічними і сезонними літніми формами. Серед них – *Chaetomorpha aerea*, *Ch. linum*, *Ulva rigida* C. Ag., *Codium vermilara* (Olivi) Delle Chiaje, *Enteromorpha flexuosa* subsp. *flexuosa*, *E. linza* (L.) J. Ag., *Pringshemiella scutata* і ін. (Chlorophyta). Бурі водорості цієї групи макрофітів представлені невеликим числом видів (*Ectocarpus arabicus* Fig. et De Not, *Feldmannia irregularis* (Kütz.) Hamel, *Dictyota dichotoma* (Huds.) J. V. Lamour. var. *dichotoma*, *D. linearis* (C. Ag.) Grev., *Dilophus fasciola* (Roth) M. Howe, *Padina pavonica* (L.) J. V. Lamour.). Найбільш чисельними у складі бореально-тропічного елемента флори ПЗЧМ є червоні водорості: *Chroodactylon ramosum* (Thwaites) Hansg., *Stylosetma alsidii* (Zanardini) K. M. Drew, *Gelidium crinale* (Turn.) J. V. Lamour. f. *crinale*, *G. latifolium* (Grev.) Bornet et Thur., *Peyssonelia rubra* (Grev.) J. Ag., *Epilithon membranaceum* (Esper) J. V. Lamour., *Hydrolithon farinosum* (J. V. Lamour.) D. Penrose et Y. M. Cham-

berlain var. *farinosum*, *Pneophyllum fragile* Kütz., *Corallina officinalis* L., *Jania rubens* (L.) J. V. Lamour., *Gracillaria verrucosa* (Huds.) Papenf. f. *verrucosa*, *G. dura* (C. Ag.) J. Ag. f. *dura*, *Ceramium deslongchampsii* Chauv. ex Duby, *C. diaphanum*, *Dasya baillouvia* (S. G. Gmel.) Mont, *Polysiphonia denudata* (Dillw.) Grev. ex Harv., *P. pulvinata* Kütz., *Chondria dasyphylla* (Woodw.) C. Ag., *Ch. capillaries* (Huds.) M. J. Wynne, *Chondrophycus papillosus* (C. Ag.) Garbary et J. Harper і *Laurencia obtusa* (Huds.) J. V. Lamour.

Нами встановлено, що на даний час у складі зелених водоростей ПЗЧМ нараховується 67,7% видів, спільних із флорою Середземного моря, і 69,4% – спільних із флорою акваторій біля Британських островів [6]. У ПЗЧМ зростає ряд видів зелених водоростей, які відносяться до холодноводного комплексу, вони зустрічаються біля берегів Великобританії, але відсутні у Середземному морі. Це такі види як *Monostroma obscurum* (Kütz.) J. Ag., *Ulothrix tenuissima* Kütz., *Spongomorpha arctica* (Dillw.) Kütz. і ін. В одночас тут є декілька видів нижньобореального елемента, характерних для Середземного моря, але відсутніх у північній Атлантиці. Серед них *Bryopsis adriatica* (J. Ag.) Menegh., *B. duplex* De Not, *Chaetomorpha gracilis* Kütz. і *Cladophora vadorum* (Aresch.) Kütz. Лише два види зелених водоростей (*Cladophora siwaschensis* C. Meyer і *Enteromorpha maeotica* Pr.-Lavr.) – ендеміки Чорного моря – зустрічаються у ПЗЧМ. Особливістю флори зелених водоростей ПЗЧМ є наявність тут дев'яти видів солонуватоводного комплексу, відсутніх у морях з нормальною солоністю. Це представники родів *Spirogyra* Link in Nees, *Chara* L., *Nitella* Ag. emend A. Br., *Lamprothamnion* Grov. і *Tolypella* (A. Br.) A. Br. Надзвичайно висока схожість складу бурих водоростей ПЗЧМ і Середземного моря – 95,1% спільних видів. Лише *Ectocarpus arabicus* і *Pseudolithoderma extensum* не виявлені у Середземному морі. Така ж єдність флори червоних водоростей (*Ceramiales* Gray) ПЗЧМ і Середземного моря [6] – число спільних видів складає 97,5%. Наведені дані ще раз підтверджують зазначений і іншими дослідниками [14, 15, 16] алохтонний характер альгофлори Чорного моря. Проте біля 15% видового складу водоростей ПЗЧМ є автохтонними за походженням.

У відповідності із даними О. І. Толмачова [17], який вважав, що чим молодша флора, або чим більш радикальніші зміни відбувалися у ній у недавньому минулому, тим виразніше у даній флорі переважають види обмеженої кількості родин. Дійсно, такими у альгофлорі ПЗЧМ є наступні родини: *Cladophoraceae* Wille in Warm. (22 вида), *Rhodomelaceae* F. Aresch. (18), *Ceramiales* Gray (15), *Ulvaceae* Lamour. ex Dumort (14), *Corallinales* J. V. Lamour. (11), *Ectocarpaceae* C. Ag. (7), *Chaetophoraceae* Grev. (7), *Characeae* Gray (7), *Ulotrichaceae* Kütz. emend Borzi (6) і *Acrochaetaceae* F. E. Fritch ex W. R. Taylor (4). Дані родини включають у себе біля 60% видів водоростей-макрофітів ПЗЧМ.

Північно-західна частина Чорного моря являє собою широку шельфову зону, яка утворилася у відносно недавній час. Це затоплена морем суша із міжрічковими підвищеннями і долинами прарік Дунаю, Сарати, Дністра, Дніпра і Каланчака [5]. Очевидно, ця обставина також є одним із факторів, обумовлюючих відносну бідність видового складу альгофлори даного району – біля 60% від усієї флори Чорного моря [9].

## Висновок

Сучасне становлення макрофітобентосу північно-західної частини Чорного моря відбувається в основному за рахунок мігрантів із Атлантики, Середземного моря і від прикарпаських берегів та частково включає деякі космополітні види

водоростей. Флора лиманних акваторій за походженням в основному прісноводна, але за наявності їх зв'язку з морем і відповідного рівня солоності вона значно збагачується морськими видами.

Алохтонний елемент флори водоростей-макрофітів досліджуваного району моря складає 85%, а автохтонний – 15%.

### Література

1. *Ищенко А. А.* Основні напрямки вивчення викопних водоростей // Укр. ботан. журн. – 1985. – Т. 42, № 6. – С. 71–77.
2. *Нестерова Д. А.* Фитопланктон Черного моря: геологическое прошлое, географическое распространение видов и влияние речного стока // Альгология. – 2003. – Т. 13, № 4. – С. 428–446.
3. *Еременко Т. И.* Генезис и характерные черты современного состояния макрофитобентоса в северо-западной части Черного моря // Наук. зап. Тернопільського педуніверситету. Серія: біологія. Спеціальний випуск: гідроекологія. – 2001. – 3 (14). – С. 129–131.
4. *Днепроовско-Бугская* эстуарная экосистема / Отв. ред. Ю. П. Зайцев. – К.: Наук. думка, 1989. – 238 с.
5. *Емельянов В. А., Митропольский А. Ю., Наседкин Е. И.* и др. Геоэкология черноморского шельфа Украины. – К.: Академперіодика, 2004. – 296 с.
6. *Ткаченко Ф. П.* Макрофітобентос північно-західної частини Чорного моря (флора, розповсюдження, екологія, перспективи практичного використання): Автореф. дис... д-ра біол. наук: 03.00.05-ботаніка / Київ. нац. ун-т. – К., 2007. – 35 с.
7. *Попов М. Г.* Филогения, флорогенетика, флорогеография, систематика. Избранные труды в 2 ч. Ч. 1. – К.: Наук. думка, 1983. – 280 с.
8. *Ткаченко Ф. П.* Особенности биологии *Cladophora vagabunda* (L.) Hoek (*Chlorophyta*) // Альгология. – 1991. – Т. 1, № 4. – С. 23–28.
9. *Ткаченко Ф. П.* Видовой состав водорослей-макрофитов северо-западной части Черного моря // Альгология. – 2004. – Т. 14, № 3. – С. 277–293.
10. *Ткаченко Ф. П., Ковтун О. О.* Нові знахідки макрофітів у Тилігульському лимані Чорного моря // Вісн. ХНАУ. Сер. біологія. – 2004. – Вип. 1 (4). – С. 108–115.
11. *Погребняк И. И.* Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря: Автореф. дис... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Одес. гос. ун-т. – Одесса, 1965. – 31 с.
12. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Черного моря. – К.: Наук. думка, 1975. – 247 с.
13. *Ткаченко Ф. П.* Многолетние изменения макрофитобентоса Днепровского и Бугского лиманов Черного моря // Вісн. ХНАУ. Сер. біологія. – 2004. – Вип. 2 (5). – С. 7–14.
14. *Шперк Г. Ф.* Очерки альгологической флоры Черного моря в систематическом, морфологическом и физиологическом отношении // Приложение к протоколам заседаний совета Харьков. ун-та. – 1869. – 160 с.
15. *Переяславцева С. М.* Материалы для характеристики флоры Черного моря // Зап. СПб. АН. – 1910. – Т. 25. – сер. 8, № 9. – С. 1–39.
16. *Северо-западная часть* Черного моря: биология и экология / Отв. ред. Ю. П. Зайцев, Б. Г. Александров, Г. Г. Миничева. – К.: Наук. думка, 2006. – 701 с.
17. *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.

**Ф. П. Ткаченко**

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,  
кафедра ботаники,  
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ФЛОРОГЕНЕЗА  
МАКРОФИТОБЕНТОСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ**

**Резюме**

Приведен анализ истории развития черноморской альгофлоры. Обсуждается роль автотонного и аллохтонного элементов в ее становлении. Выясняется происхождение и эволюция флористического состава водорослей-макрофитов и высших водных растений северо-западной части Черного моря.

**Ключевые слова:** макрофитобентос, видовой состав, происхождение, эволюция, Черное море.

**F. P. Tkachenko**

Odessa National I. I. Mechnikov University,  
Department of Botany  
Dvoryanskaya, Str., 2, 65026, Ukraine

**ORIGIN AND BASE TRAITS OF MACROPHYTOBENTHOSE FLORAGENESIS OF THE  
NORTHWESTERN PART OF THE BLACK SEA**

**Summary**

The history of development of the Black Sea algaeflora is analyzed. The role of autochthonous and allochthonous elements in its formation is discussed. The origin and evolution of floristic composition of seaweeds and high water plants the of northwestern part of the Black Sea is cleared up.

**Keywords:** macrophytobenthos, species composition, origin, evolution, the Black Sea.