

Применение геоботанических методов для изучения донной растительности Чёрного моря

Павшенко Д. А.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
darya.pavshenko@mail.ru

В работе представлен аналитический обзор геоботанических методов исследований, используемых для изучения состояния донной растительности, пространственной и вертикальной структуры фитоценозов. Приведены данные об основных структурно-функциональных показателях макрофитобентоса, отличающихся наиболее выраженным откликом на изменение качества среды (видовое разнообразие, удельная поверхность, биомасса, плотность или численность, соотношение групп водорослей по продолжительности жизненного цикла и другие). Проанализировано использование различных индексов для анализа состояния донных фитоценозов, ценопопуляций ключевых и охраняемых видов макрофитов в различных экологических условиях, для выявления степени их устойчивости и/или нарушенности и способности к восстановлению. Результаты исследования могут быть использованы для решения фундаментальных и прикладных задач по сохранению донной растительности и выработке комплекса мер по защите прибрежных экосистем от антропогенного воздействия и других негативных факторов.

Ключевые слова: макрофиты, геоботанические методы, структура фитоценозов, показатели макрофитобентоса, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

Макрофитобентос морей и океанов играет важную роль в прибрежных экосистемах, являясь их основным продукционным и ключевым звеном. Для Чёрного моря выделено 40 ассоциаций, фитоценозы которых распространены на глубинах до 60 м. К настоящему времени многие элементы их структуры изучены достаточно подробно (Калугина-Гутник, 1975; Евстигнеева, 1983, 1990; Мильчакова, Петров, 2003; Мильчакова, 2003, 2015; Ковардаков, Празукин, 2010; Ковардаков и др., 2012; Садогурский, Садогурская, 2013; Костенко и др., 2018). Известно, что для 11 донных фитоценозов характерна многоярусная структура, наибольшей видовой насыщенностью отличается многолетние цистозировые фитоценозы, доминирующих в растительном покрове большинства прибрежных районов Чёрного моря (Морозова-Водяницкая, 1959; Калугина-Гутник, 1975). В составе макрофитобентоса описаны виды, имеющие высокий охранный статус (Habitats Directive 92/43/ЕЕС; Natura, 2000; Gubbay et al., 2016), занесенные в Красные книги Чёрного моря (The Black Sea., 1999), Российской Федерации (2008), Республики Крым (2015), Краснодарского края (2017) и города Севастополя (2018).

В связи с необходимостью сохранения водных биологических ресурсов, продуктивности прибрежных экосистем, их трофических связей, особенно в условиях возросшего антропогенного воздействия, необходима интенсификация изучения морского макрофитобентоса, структурные элементы могут служить биомаркерами состояния ценопопуляций ключевых и охраняемых видов (Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2003, 2007; Мильчакова и др., 2011), а также среды их обитания (Евстигнеева, 1990; Мильчакова, 2003, 2007, 2015; Мильчакова, Петров, 2003; Симакова, 2009; Костенко и др., 2018; Чернышева, 2019). Поскольку под влиянием как природных, так и антропогенных факторов происходит изменение функциональных параметров макроводорослей и структуры донных фитоценозов, (Карманова, 1983; Мильчакова, Петров, 2003; Merzouka, Johnson, 2011), то анализ степени их устойчивости и/или нарушенности может способствовать решению фундаментальных и прикладных задач по сохранению

донной растительности и выработке комплекса мер по защите прибрежных экосистем от негативных факторов, включая антропогенный.

В связи с этим, цель работы заключалась в выполнении аналитического обзора геоботанических методов исследований, используемых для изучения донной растительности, и их применения для выявления структуры и трансформации фитоценозов под воздействием различных экологических факторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Структура фитоценозов

Согласно Т. А. Работнову (1968, 1992), под структурой фитоценоза понимается его конституционное, пространственное и функциональное строение, включающее видовой, популяционный и эколого-биологический состав, фитоценоотипы и ценогенетические группы. По мнению В. В. Мазинга (1988), при изучении пространственной и функциональной структуры фитоценозов следует учитывать все ценоэлементы, их взаимное расположение и совокупность связей между ними. Б. М. Миркин (1986), развивая учение о горизонтальной неоднородности сложения растительных сообществ (Сахаров, 1950; Работнов, 1968), выделяет горизонтальную структуру фитоценоза, как совокупность микрогруппировок, и вертикальную, которая им трактуется как «разновысотность растений» и «разноглубинность». Позже, Т. А. Работнов (1968) отмечает, что отличительной особенностью ярусной структуры фитоценозов является свойственный им определенный видовой состав и нахождение растений на разных стадиях их жизненного цикла в разных ярусах. Поэтому понятие вертикальной структуры фитоценозов и ярусности чаще всего трактуется с двух основных позиций: исходя из жизненных форм видов (Шенников, 1964; Ярошенко, 1969) и из расположения их надземных и подземных структурных частей (Воронов, 1973; Работнов, 1983). В. В. Алехин (1938) понимал ярусность как неодновременную активность компонентов биогеоценоза, состав и структура ярусов которой могут быть подвержены сезонным и межгодовым изменениям (Зайдельман, 2006). Общепризнано, что ярусная дифференциация является важнейшей морфологической и экологической характеристикой фитоценоза, а ярусное расположение растений увеличивает устойчивость сообществ и способствует снижению конкуренции (Ипатов, Кирикова, 1997). Расчленение фитоценоза по ярусам обусловлено способностью адаптации растений к условиям обитания и факторам среды (Шаповалова, 2015). При изучении ярусной структуры сообществ важно учитывать также, что произрастание растения в соответствующем ярусе – это фитоценотически обусловленное явление, определенный эволюцией комплекс адаптаций (Раменский, 1953, 1971).

При изучении Чёрного моря впервые термин фитоценоз был применен Н. В. Морозовой-Водяницкой (1959), а затем А. А. Калугиной-Гутник (1961, 1975) при классификации донной растительности. Большинство исследователей рассматривают фитоценоз в соответствии с терминологией В. Н. Сукачева (1972). Начало изучения вертикальной структуры донных фитоценозов связано с работами В. Б. Возжинской (1957), Н. В. Морозовой-Водяницкой (1959) и А. А. Калугиной-Гутник (1975). Позднее данные о ней были представлены в работах Н. А. Мильчаковой (2003, 2015), И. И. Маслова (2003), Д. Ф. Афанасьева (2004), М. Ю. Сабурова (2004), В. Ф. Теюбовой (2012) и других. Показано, что синузии видов разных ярусов и их эпифитные синузии являются важнейшими структурными элементами донных фитоценозов (Мильчакова, 2015). Их роль в ключевом цистозировом фитоценозе наиболее высока, пример его вертикальной структуры приведен на рисунке 1.

Синузия в донных фитоценозах рассматривается также по Т. А. Работнову (1983), как его структурно-экологическая часть определенного видового состава, имеющая морфоструктурную, биотипическую, экотипическую и функциональную характеристики (Ганнибал, 2011). Для синузий эпифитирующих водорослей в многолетних фитоценозах

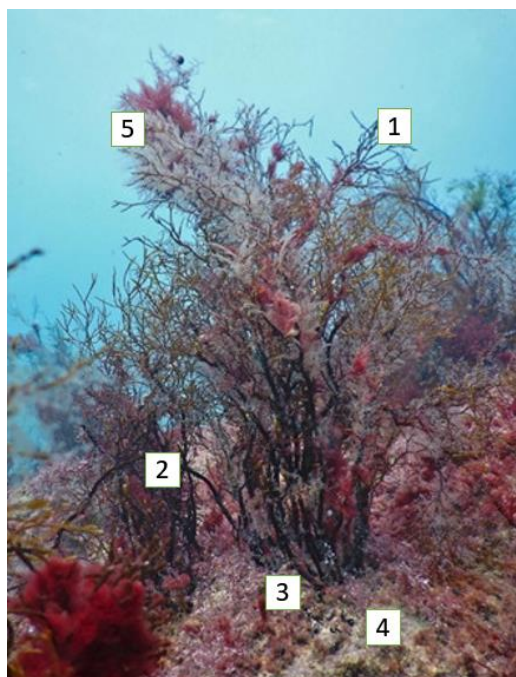


Рис. 1. Многоярусная вертикальная структура цистозирового фитоценоза в Чёрном море (мыс Фиолент, глубина 3 м) (фото С. С. Ракша)

1 – первый ярус, *Ericaria crinita*; 2 – второй ярус, *Cladostephus spongiosus*; 3 – третий ярус, *Gelidium spinosum*; 4 – четвертый ярус, корковые водоросли; 5 – эпифитные синузии эрикарии (название цистозирового фитоценоза приведено в соответствии с классификацией (Калугина-Гутник, 1975).

характерны комменсальные или симбиотические отношения с видом-хозяином (литофитом или базиофитом) (Виноградова, 1989), которые изменяются в зависимости от качества среды (Евстигнеева, 1990; Клочкова, Березовская, 2001; Мильчакова, 2003, 2015; Мильчакова, Петров, 2003; Симакова, 2009; Чернышева, 2019).

Так, в условиях эвтрофирования зафиксирована декумбация верхних ярусов видов-доминантов и возрастание роли эпифитов в ключевых донных фитоценозах Японского и Чёрного морей (Фудзита, 1987, 1989; Болконская, Шпакова, 1999; Мильчакова, Петров, 2003; Мильчакова, 2015). До сих пор причины декумбации неизвестны, поэтому изучение экологических факторов, влияющих на перестройку донных фитоценозов, представляет значительный научный интерес.

Методы изучения структуры донных фитоценозов

Метод геоботанического описания. При изучении структуры донных фитоценозов в традиционно применяют метод гидрботанических разрезов (Калугина-Гутник, 1969; Громов, 1973), которые соответствуют геоботаническим профилям в наземной фитоценологии (Полевая ботаника, 1964). На каждом разрезе выделяют пробные площадки, под которыми понимают учётные единицы разных размеров и формы (Браун, 1957; Полевая геоботаника, 1964), что определяется целью и задачами исследования.

Согласно геоботаническим методам, модифицированным для изучения макрофитобентоса Чёрного моря, при анализе структуры донных фитоценозов учитывают их видовой состав, в том числе, для ярусов и синузий, общее проективное покрытие, проективное покрытие видов-доминантов, встречаемость, ярусность, жизненные формы (литофиты и эпифиты), численность, биомассу и размерно-массовую структуру ключевых видов и/или литофитов (Калугина-Гутник, 1975; Маслов, 1990; Хайлов и др., 1992; Миничева и др., 1998).

Для выявления особенностей пространственного распространения донных фитоценозов и их распределения по глубинам проводят учёт их количественных показателей (биомасса, обилие, численность). Для этого в границах фитали (зона распространения макрофитов) выявляют следующие зоны: псевдолитораль (0–0,1 м), верхняя сублитораль (0,5–1 м), средняя (3–5 м) и нижняя (5–15 м) (Калугина-Гутник, 1975). На каждой станции (глубине) описывают границы фитоценозов по геоморфологическим особенностям дна и особенности их горизонтального и вертикального распределения, глазомерно оценивают проективное покрытие и обилие видов (Петров, 1961). Для определения видового состава фитоценоза отбирают одну или две качественные пробы, для оценки количественных показателей используют учетные рамки различной площади, закладывая их в четырехкратной повторности (Калугина-Гутник, 1969; Громов, 1973). Размер учетных рамок зависит от типа донной растительности, состава и структуры фитоценозов (Браун, 1957; Понятовская, 1964). Общепринятыми в исследованиях макрофитобентоса являются учетные площадки 10×10, 25×25 и 50×50 см (Калугина-Гутник, 1969; Громов, 1973), которые закладывают в границах пробной площади размером 5×5; 10×10 или 20×20 м, выделяемой по методике, принятой для наземных фитоценозов (Василевич, 1969). Учетные площадки в границах пробной площади отбирают случайно, систематически или комбинированно (Зайцев, 1963).

Встречаемость видов определяют по доле (в %) пробных площадок, на которых они произрастают, от общего количества обследованных площадок. Методы учёта обилия видов базируются на балльных шкалах О. Друде и А. А. Уранова, их градации выделяют глазомерно (Полевая геоботаника, 1964). Основным показателем обилия принято считать численность и биомассу видов, их плотность, покрытие, занимаемый объём (Шенников, 1964; Василевич, 1969).

Стоит отметить, что в связи с большой трудоёмкостью работ, в морской фитоценологии обычно используют методы относительного учёта обилия доминантов и эдификаторов, в основном по их процентному соотношению в общей биомассе фитоценоза. В последние годы также применяют специальные методы исследования донных природных комплексов, в том числе, дистанционные, проводят фото- и видеофиксацию, что не оказывает на них воздействия (Карнаухов, 2014). Это имеет особое важное значение при изучении донной растительности охраняемых акваторий в границах особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

Для целей мониторинга и выявления причин изменения донных фитоценозов в разных экологических условиях выполняют сравнительный анализ условий произрастания макрофитов, от которых зависит их функционирование. К основным экологическим факторам среды относятся температурный режим, солёность, освещённость, прозрачность, скорость течения, состав и структура донных осадков и водных масс (Шуканов, 2009). К негативным антропогенным факторам, вызывающим деградацию фитоценозов, большинство исследователей относят эвтрофикацию, промысел гидробионтов, разрушение биотопов, рекреацию, увеличение транспортных потоков и другие (Jackson, 1977; Заика, 1992; Мильчакова, 2001; Мильчакова и др., 2015; Костенко и др., 2018).

Методы определения структурно-функциональных показателей и дифференциации. При изучении вертикальной и пространственной структуры донных фитоценозов используют методы учёта показателей, позволяющие охарактеризовать их состояние, продукционный потенциал, степень устойчивости или трансформации. Для макрофитов, как первичных продуцентов, одним из основных показателей является биомасса (сырая, абсолютно-сухая или воздушно-сухая), которую рассчитывают с учётом данных о проективном покрытии (Катанская, 1960, Калугина-Гутник, 1975, Кокин, Носов, 1981; Папченков, 1985; Чернова, 2014, 2015). Показано, что расчётный метод определения биомассы макрофитов по морфометрическим показателям наиболее информативен, поскольку позволяет выявить особенности их линейного роста и, соответственно, формирования биомассы (Чернова, 2014, 2015). Данные по биомассе макрофитов, полученные методом прямого учёта или путём пересчета с применением соответствующих коэффициентов (Шуйский и др., 2002) используют при сравнительном анализе донных

фитоценозов. При описании их вертикальной структуры учитывают видовой состав ярусов и эпифитных синузий, обилие однолетних, многолетних и эфемероидных видов (число/м²; биомасса, г/м²), индекс видового разнообразия (ИВР) ярусов и синузий эпифитов, а также всего фитоценоза (Михайлова, 2000). Биомассу самого нижнего яруса, представленного, в основном, корковыми водорослями, обычно не определяют из-за трудоёмкости отбора и невозможности точного определения (Блинова, 1965). Выделение ярусов в донных фитоценозах проводят по высоте слагающих их видов с учётом жизненных форм (Морозова-Водяницкая, 1959; Калугина-Гутник, 1975). В растительных сообществах доминанты выделяют по проективному покрытию или биомассе (Сукачев, 1972; Калугина-Гутник, 1975), по значениям которой можно оценивать элементы антропогенной сукцессии макрофитобентоса (Мильчакова, 2015).

В таблице 1 приведены обобщённые данные о ярусной структуре цистозирового фитоценоза и видовом составе ярусов, который в значительной степени, как и в других сообществах, зависит от условий произрастания, экологических факторов и качества среды (Мильчакова, 2003, 2015; Мильчакова, Петров, 2003; Афанасьев, 2004; Сабурин, 2004; Теюбова, 2012 и др.).

Таблица 1

Данные о видовом составе и ярусной структуре цистозирового фитоценоза в Чёрном море

Ярус	Типичные представители	Высота яруса, см	Общее количество видов
I	<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari & Guiry, <i>Gongolaria barbata</i> (Stackhouse) Kuntze	20–170	2
II	<i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C. Agardh, <i>Dictyota fasciola</i> (J. Agardh) Ardissonne, <i>Phyllophora crispa</i> (Hudson) P.S. Dixon, <i>Dasya baillouviana</i> (S.G. Gmelin) Montagne, <i>Ulva linza</i> Linnaeus, <i>Ceramium virgatum</i> Roth, <i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanardini, <i>Codium vermilara</i> (Oliv) Delle Chiaj	3–10	11
III	<i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis & Solander) K.R.Hind & G.W. Saunders, <i>Corallina granifera</i> J. Ellis & Solander; <i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing, <i>Jania rubens</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux, <i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh, <i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon, <i>Gelidium spinosum</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva, <i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing <i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy	1–2	14
IV	<i>Phymatolithon lenormandii</i> (Areschoug) W.H. Adey, <i>Peyssonnelia rubra</i> (Greville) J. Agardh, <i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh) Ardissonne	корковые	7

Примечание к таблице. Номенклатура и систематическое положение макроводорослей приведены по AlgaeBase (Guiry et. al, 2022), виды указаны по опубликованным данным (Возжинская, 1957; Калугиной-Гутник, 1975; Мильчакова, 2003, 2015; Мильчакова, Петров, 2003; Афанасьев, 2004; Сабурин, 2004; Теюбова, 2012).

Известно, что функционирование прибрежных экосистем и их трофический статус во многом определяется структурным разнообразием и продуктивностью макрофитобентоса,

которые зависят от характеристик макрофитов и экологических условий (Kraft, 2007; Götzenberger, 2012; Ковардаков, Празукин, 2012). Для определения связи с факторами среды используют методы морфофункциональной экологии макрофитов и комплекс показателей, основанный на параметрах их поверхности (Хайлов и др., 1978; Хайлов, Празукин, 1983; Миничева, 1998). Удельную поверхность макроводорослей определяют методом прямого измерения (Фирсов, 1979), по аллометрическим зависимостям (Миничева, 1992) или весовым способом по контуру растений (Хайлов и др., 1992). В последние годы площадь поверхности водорослей (S_i) вычисляют путём индивидуального промера слоевищ с использованием компьютерных систем анализа изображения «Image analysis system», «Видео ТестМорфология 5.0» и «MaxSoft 3.0» (Завалко, Шошина, 2008, 2012; Гончарова, 2013). Расчёт удельной поверхности макрофитов (S/W) проводят на основе соотношения величины их поверхности к биомассе (Хайлов, Парчевский, 1983; Миничева, 1992). При определении площади поверхности донного фитоценоза учитывают вклад каждого вида, включая величину листового индекса возрастных групп ценопопуляций многолетних водорослей (Хайлов и др., 1978; Празукин, Хайлов, 1986; Миничева, 1991; Хайлов, 1992; Хайлов и др., 2008; Ковардаков и др., 2010).

Показано, что по структурно-функциональным параметрам макрофитов можно охарактеризовать состояние донных фитоценозов, а по значению величины удельной поверхности видов и их ценопопуляций определить интенсивность роста, скорость поглощения биогенных элементов и другие показатели. Кроме этого, учитывая выраженную связь структурно-функциональных параметров с условиями среды (гидродинамическая активность, трофность и т. д.), можно выявить механизмы ярусной дифференциации фитоценозов (Хайлов и др., 1978; Празукин, Хайлов, 1986; Миничева, 1991; Хайлов, 1992; Хайлов и др., 2008; Ковардаков и др., 2010).

Таким образом, для выявления направлений сукцессии и степени трансформации донной растительности применяют различные геоботанические и аллометрические методы, расчётные индексы, которые основываются на количественных и качественных показателях фитоценозов, в том числе, их ярусной структуры, а также функциональных параметрах ценопопуляций ключевых видов.

Использование расчетных показателей для анализа влияния различных факторов на структуру донных фитоценозов

Для сравнительного анализа состава и структуры донных фитоценозов, их трансформации под влиянием различных факторов используют не только прямые показатели, но и расчётные индексы. Так, по индексу Маргалефа (DMg) оценивают видовое богатство сообществ, а по индексу Шеннона (H) – вклад видов, в основном по биомассе в их структуру (Shannon, 1949; Песенко, 1982; Gupta, 2020). Показано, что для фитоценозов с наибольшим видовым разнообразием характерно максимальное значение индекса Маргалефа, связь которого с глубиной линейна (Симакова, 2018). В сообществах с высоким видовым разнообразием или при незначительном или равном развитии видов индекс Шеннона выше, тогда как при обилии и доминировании небольшого количества видов его значения понижаются (Протасов, 2004). Поэтому по значению индекса Шеннона можно выделить районы с максимальным видовым разнообразием донных фитоценозов, а по его изменению особенности их структурных перестроек (Калугиной-Гутник, 1989; Евстигнеева, 2008; Степаньян, 2008). Для оценки представленности видов и их вклада в структуру сообщества применяют индекс выравненности Пиелу (J') (Песенко, 1982), при его значениях, близких к единице, выравненность выше (Горшкова, 2012). Использование при геоботанических исследованиях индексов Шеннона и Пиелу позволяет более точно охарактеризовать состав и структуру фитоценозов, и, соответственно, оценить их изменения. Реже применяют индекс Макинтоша, который рассчитывается по числу видов (Песенко, 1982), его абсолютная величина выше в многовидовых сообществах.

Для сравнительной характеристики донных фитоценозов на одних и тех же участках используют индексы флористического сходства. Для анализа межгодовых изменений видового разнообразия наиболее применим коэффициент общности видов по Жаккару (K_0) (Мильчакова, 2003; Теубова, 2012; Евстигнеева, 2021), преимуществом которого является относительная простота расчётов, возможность сравнительного анализа по данным о присутствии/отсутствии видов. Варьирование K_0 зависит от многих факторов, в том числе, цикличности развития видов, изменения условий их произрастания и других.

При анализе флористического разнообразия макрофитов на разных участках, видового разнообразия фитоценозов часто используют индекс Чекановского-Сёренсена (I_{cs}) или индекс структуры сообщества (Песенко, 1982). К недостаткам этого индекса можно отнести то, что при сходном видовом разнообразии разных местообитаний он не отражает различия между ними, даже при существенном различии относительных долей видов.

При сравнительном анализе структуры сообществ по районам используют критерий наибольшего сходства по методу максимального корреляционного пути по Л. К. Выханду (1964). Его использование позволило выделить в прибрежной зоне побережья Кавказа группы районов с наибольшей общностью видов (Теубова, 2012). Для количественной оценки различия между двумя разными выборками (участками) по видовому составу и вкладу видов используют также меру сходства Брея-Кёртиса, после логарифмического преобразования данных по биомассе видов методом попарного присоединения (Песенко, 1982; Field et al., 1982). К преимуществам данного метода относятся его высокая чувствительность и специфичность, позволяющая статистически достоверно оценивать различие данных. При мониторинге экологического состояния прибрежных акваторий и сравнительного анализа изменений макрофитобентоса по районам, сезонам и глубинам используют также коэффициент сходства биомассы (P) (Littler, Littler, 1984).

Для фитоиндикации среды и оценки степени эвтрофирования применяют флористический коэффициент Чени (Cheney, 1977), основанный на соотношении количества зелёных и красных водорослей к бурым. Возрастание его значений свидетельствует об ухудшении качества среды и повышении степени эвтрофирования акваторий (Калугина-Гутник, 1989; Мильчакова, 2003, 2014; Мильчакова и др., 2019). Для оценки антропогенного воздействия на экосистемы с использованием макрофитов в качестве биоиндикаторов применяют индекс экологического состояния фитоценозов – EEI (Orfanidis et al., 2001, 2014; Piazzini et al., 2021). Для его расчёта донные макрофиты разделяют на две экологические группы: поздние сукцессионные, или многолетние, растения (ESG I, группа экологического состояния I) и оппортунистические, или однолетние (группа ESG, группа экологического состояния II), оценивая их вклад в биомассу фитоценоза. Показано, что по значению индекса EEI макрофитобентос Суджукской лагуны характеризуется в целом низким экологическим статусом (Berezenko, Milchakova, 2018).

Установлено, что функциональные параметры донных фитоценозов и их структурных элементов можно охарактеризовать по значениям индексов поверхности популяций (ИПП), ярусов (ИП_{яр}), эпифитных синузий (ИПс), а также по общему индексу поверхности фитоценоза (ИПФ_{общ}). С помощью индексов поверхности определяют потенциальную способность макрофитобентоса к самоочищению водных масс (Миничева, 1990, 1993; Хайлов и др., 1992).

Следует отметить, что при изучении макрофитобентоса наиболее часто используются методы, позволяющие выявить флористическое разнообразие и особенностей структуры донных фитоценозов, их региональные особенности и изменения. При мониторинге экологического состояния прибрежных экосистем и сравнительном анализе донной растительности на отдельных участках с различными типами природопользования и уровнем антропогенной нагрузки наиболее применим коэффициент сходства биомассы (P) и мера сходства Брея-Кёртиса, а для выявления степени антропогенного воздействия на прибрежные экосистемы – индекс EEI. При определении потенциальной способности макрофитобентоса к самоочищению водных используют индексы поверхности популяций ключевых и доминирующих видов, обилие которых наиболее высоко.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Аналитический обзор методов геоботанических исследований, используемых для изучения морского макрофитобентоса, показал, что по его структурно-функциональным параметрам можно проводить оценку состояния донной растительности и прибрежных экосистем, выявлять короткопериодные и многолетние изменения донных фитоценозов и механизмы их трансформации в зависимости от экологических факторов. Наиболее выраженный отклик на изменение качества среды характерен для параметров удельной поверхности макрофитов, ценопопуляций и фитоценозов, биомассы видов-литофитов, соотношения эфемероидных и многолетних видов, степени развития эпифитных синузий и других показателей. Для оценки состояния донной растительности применяют различные методы исследования, позволяющие также выполнить фитоиндикацию среды обитания и сравнительный анализ изменения пространственной и вертикальной структуры донных фитоценозов. Использование различных геоботанических методов способствует получению наиболее полных и достоверных данных о структуре и динамике донных фитоценозов, степени их устойчивости и/или нарушенности и, соответственно, обосновать комплекс мер по сохранению наиболее уязвимых участков прибрежных экосистем, в том числе в акваториях ООПТ.

Благодарности. Автор считает своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность научному руководителю, ведущему научному сотруднику, к. б. н. Н. А. Мильчаковой и к. б. н. Л. П. Вахрушевой за консультации и обсуждение работы, а также сотрудникам лаборатории фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ за помощь и внимание к работе.

Статья подготовлена по теме государственного задания ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», № 121030100028-0.

Список литературы

- Альгология и микология: учебное пособие / [Ред. А. С. Шуканов]. – Минск: БГУ, 2009. – 423 с.
- Алехин В. В. Методика полевого изучения растительности и флоры. – 2-е изд., доп. и перераб. – Москва: Наркомпрос, 1938. – 208 с.
- Афанасьев Д. Ф. Структура и продуктивность макрофитобентоса Северо-Кавказского шельфа Черного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.32 Биологические ресурсы. – Краснодар: КубГАУ, 2004. – 28 с.
- Блинова Е. И. Вертикальное распределение и количественный учет макрофитов Айновских островов (Баренцево море) // Труды Мурманского морского биологического института – 1965. – Т. 8. – № 12. – С. 41–56.
- Болконская Л. А., Шпакова Т. А. Смена растительных сообществ у юго-западного Сахалина (г. Невельск - п. Садовники) // Прибрежные гидробиологические исследования (сб. науч. тр.). – М., 1999. – С. 71–74.
- Браун Д. Методы исследования и учета растительности – М.: Изд-во иностранной литературы, 1957. – 316 с.
- Быков Б. А. Геоботаника. – Алма-Ата: Изд-во «Наука» КазССР, 1978. – 288 с.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Виноградова К. Л. Эпифитизм водорослей: уточнение терминологии // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 9. – С. 1291–1293.
- Возжинская В. Б. Макроэпифиты черноморской цистозирисы // Труды института океанологии. – 1957. – Т. 23. – С. 168–184.
- Воронов А. Г. Геоботаника: Учебное пособие для университетов и педагогических институтов. – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.
- Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых систем // Применение математических методов в биологии. – 1964. – С. 19–23.
- Ганнибал Б. К. О внешнем кризисе, внутреннем застое, системном подходе и понятии синузия в Геоботанике // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. – СПб.: Материалы Всероссийской научной конференции, 2011. – Т. 1. – С. 439–442.
- Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. – Л.: Наука, 1969. – 228 с.
- Гончарова О. В., Шошина Е. В. Морфофункциональные параметры *Fucus vesiculosus* в условиях Кольского залива // Вестник МГТУ. – 2013. – Т. 16, № 3. – С. 437–448.

Горшкова Т. А., Хукаленко Е. С., Павлова Н. Н., Амосова Н. В., Рассказова М. М. Анализ изменения состава и структуры лесных растительных ассоциаций в градиенте рекреационной нагрузки // Региональные геосистемы. – 2012. – Т. 18, № 3. – С. 105–113.

Громов В. В. Методика подводных фитоценологических исследований. // Гидробиологические исследования северо-восточной части Чёрного моря. – Ростов: Изд-во Ростовского университета, 1973. – С. 69–72.

Евстигнеева И. К. Структура цистозирово-и зоостеро-лауренциевых фитоценозов в некоторых районах крымского побережья Черного моря // Экология моря. – 1983. – Т. 12. – С. 35–41.

Евстигнеева И. К. Некоторые аспекты структуры эпифитных компонентов цистозировых сообществ в Черном море. – 1990. – С. 33–37.

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макрофитобентос мелководья Западного Крыма // Труды ЮгНИРО. – 2008. – Т. 46. – С. 79–86.

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Гидробиологические исследования охраняемой акватории Западного Крыма (Черное море) // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2021. – Т. 15, № 4. – С. 16–33.

Завалко С. Е., Шошина Е. В. Многоуровневая морфофизиологическая оценка состояния фукусовых водорослей в условиях антропогенного загрязнения (Кольский залив, Баренцево море) // Вестник МГТУ. – 2008. – Т. 11, № 3. – С. 423–431.

Загородняя Ю. А., Сергеева Н. Г., Болтачев А. Р., Финенко З. З., Еремеев В. Н., Мильчакова Н. А., Гаевская А. В., Гришин А. Н., Зуев Г. В., Шульман Г. Е., Миронов О. Г. Современное состояние промысловых биоресурсов Чёрного моря // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 4. – С. 5–23.

Заика В. Е. Некоторые аспекты экологического прогнозирования применительно к морским ресурсам // Экология моря. – 1992. – Т. 41. – С. 3–8.

Зайдельман Ф. Р., Морозова, Д. И., Шваров, А. П., Батрак, М. В. Растительность и почвообразование на пирогенных субстратах торфяных почв // Почвоведение. – 2006. – № 1. – С. 19–28.

Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов. – М.: Наука, 1963. – 256 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология: Учебник. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 1997. – 316 с.

Калугина-Гутник А. А. Количественный учет водорослей Новороссийской бухты // Научная конференция, посвященная 40-летию деятельности Новороссийской биологической станции: Тезисы докладов и сообщений – Новороссийск, 1961. – С. 29.

Калугина-Гутник А. А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. – 1969. – С. 105–113.

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1975. – 246 с.

Калугина-Гутник А. А. Развитие фитобентосных исследований // Морские биологические исследования. – Севастополь: ИнБИОМ НАН Украины. – 1994. – С. 65–80.

Карнаухов Д. Ю. Дистанционные методы экологических исследований и мониторинга в лимнологии и океанологии и их применение на озере Байкал // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. – 2014. – № 3. – С. 374–381.

Карманова И. В. Взаимосвязь между жизненной формой особи и продуктивностью // Журнал общей биологии 1983. – Т. 54, № 9. – С. 461–467.

Катанская В. М. Продуктивность растительного покрова некоторых озёр Карельского перешейка // Труды лаборатории озёроведения АН СССР. – 1960. – Т. 11. – С. 151–177.

Клочкова Н. Г., Березовская В. А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 205 с.

Ковальчук Н. И., Хайлов К. М. О состоянии цистозировых зарослей в акватории некоторых Крымских пляжей // Альгология – 1992. – Т. 2, № 1. – С. 40–47.

Ковардаков С. А., Празукин А. В. Структурно-функциональные характеристики донного фитоценоза бухты Круглой (Севастополь) // Экосистемы. – 2012. – № 7 (26). – С. 138–148.

Ковардаков С. А., Празукин А. В., Щербатенко Л. С. Продукционные характеристики *Cystoseira crinita* Duby в морской акватории с аварийным выпуском хозяйственных сточных вод // Современное состояние водных биоресурсов и экосистем морских и пресных вод: проблемы и пути решения. – 2010. – С. 176–178.

Кокин К. А., Носов В. Н. К определению зависимости между морфологическими показателями высших водных растений и их массой // Биологические науки. – 1981. – № 4. – С. 86–88.

Костенко Н. С., Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Фитобентос // Биология Черного моря у берегов Юго-восточного Крыма. – 2018. – С. 172–233.

Красная книга Краснодарского Края. (Растения и грибы) / [Отв. ред. С.А. Литвинская]. – Краснодар, 2017. – 850 с.

Красная книга города Севастополя / Правительство Севастополя. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя / [Ред. И. В. Довгаль, В. В. Корженевский]. – Калининград – Севастополь: ООО Изд-во дом «РОСТ-ДООАФКЛ», 2018. – 432 с.

Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерьга]. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / [Отв. ред. Р. В. Камелин, В. С. Новиков]. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.

Мазинг В. В. Структурные уровни растительного покрова // Ученые записки Тартуского государственного университета. – 1988. – С. 122–141.

- Максимова О. В., Лучина Н. П. Современное состояние макрофитобентоса у побережья Северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию Черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. – М.: Наука, 2002. – С. 297–308.
- Маслов И. И. Современный фитосапробный состав водорослей-макрофитов заповедника «Мыс Мартыан» // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1990. – № 71. – С. 19–24.
- Мильчакова Н. А. Ресурсы макрофитов Черного моря: проблемы охраны и рационального использования // Экология моря. – 2001. – Т. 57. – С. 7–12.
- Мильчакова Н. А., Петров А. Н. Морфофункциональный анализ многолетних изменений структуры цистозировых фитоценозов (бухта Ласпи, Черное море) // Альгология – 2003. – Т. 13, № 4. – С. 355–370.
- Мильчакова Н. А. Региональные аспекты разнообразия флоры черноморских макрофитов // Морской экологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 1. – С. 44–54.
- Мильчакова Н. А., Миронова Н. В., Рябогина В. Г. Глава 4. Морские растительные ресурсы // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. – 2011. – С. 117–139.
- Мильчакова Н. А. Состояние макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающих особо охраняемых природных территорий (Крым, Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского. – 2015. – С. 506–523.
- Миничева Г. Г. Связь продукционных и морфологических параметров у пластинчатой водоросли *Porphyra leucosticta* Thur // Экология моря. – 1991. – Вып. 37. – С. 45–49.
- Миничева Г. Г. Структурно-функциональные особенности формирования сообществ морских бентосных водорослей // Альгология. – 1993. – Т. 3, № 1. – С. 3–12.
- Миничева Г. Г. Реакция многоклеточных водорослей на эвтрофирование экосистем // Альгология. – 1996. – Т. 6, № 3. – С. 250.
- Миничева Г. Г. Морфофункциональные основы формирования морского фитобентоса: автореф. дис. ... док. биол. наук: спец. 03.00.17 Гидробиология. – Севастополь: ИнБИОМ, 1998. – 32 с.
- Миркин Б. М. Что такое растительные сообщества / [Отв. ред. В. Е. Соколов]. – Москва: Наука, 1986. – 159 с.
- Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Ботанический журнал – 2000. – Т. 85, № 5. – С. 78–88.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Опыт количественного учета донной растительности в Чёрном море // Труды Севастопольской биологической станции – 1936. – Т. 5. – С. 45–208.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Черном море // Труды Севастопольской биологической станции – 1959. – Т. 11. – С. 3–28.
- Орлова Ю. С. Использование индексов биологического разнообразия для анализа альгофлоры бассейна р. Алатырь // Инженерные технологии и системы. – 2013. – № 3–4. – С. 53–57.
- Папченков В. Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70. – № 2. – С. 208–214.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
- Петров К. М. Биогеография океана. Биологическая структура океана глазами географа. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. – 232 с.
- Полевая ботаника / [Ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина]. – Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1964. – Т. 3. – С. 209–300.
- Полевая геоботаника / [Ред. Е. М. Лавренко]. – Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1976. – Т. 5. – 319 с.
- Празукин А. В., Хайлов К. М. Размерный спектр и внешний углеродный обмен структурных элементов слоевища цистозире // Экология моря. – 1986. – Вып. 24. – С. 34–42.
- Празукин А. В., Фирсов Ю. К. Архитектоника растительных покровов цистозировых фитоценозов, Черное море // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2016. – № 1. – С. 105–118.
- Протасов А. А., Павлюк Т. Е. Использование показателей биоразнообразия для оценки состояния водных объектов и качества воды // Гидробиологический журнал. – 2004. – Т. 40, № 6. – С. 3–17.
- Работнов Т. А. Экспериментальное изучение травянистой растительности. Проблемы ботаники. X. Проблемы экспериментального изучения растительного покрова // Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. – Л., 1968. – С. 162.
- Работнов Т. А. Фитоценология: Учебное пособие для вузов. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
- Сукачёв В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии / [Ред. Е. М. Лавренко]. – Л.: Наука, 1972. – Т. 2. – 419 с.
- Сабурин М. Ю. Фитоценозы черноморской цистозире: структура, восстановление и перспективы использования: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.18 Гидробиология. – М.: МГУ, 2004. – 20 с.
- Садогурский С. Е., Садогурская С. А. Фитобентос в районе мыса Хрони (Азовское море-Керченский пролив): современное состояние и пути сохранения // Экосистемы. – 2013. – № 8 (27). – С. 3–16.
- Сахаров М. И. Элементы лесных биогеоценозов // Доклады АН СССР. НС. – 1950. – Т. 71, № 3. – С. 507–560.
- Симакова У. В. Влияние рельефа дна на сообщества цистозире Северо-Кавказского побережья Черного моря // Океанология. – 2009. – Т. 49, № 5. – С. 725–733.

- Симакова У. В., Семин В. Л., Любимов И. В., Свасян В. А., Тимофеев В. А., Басин А. Б., Колючкина Г. А. Мониторинг прибрежных донных сообществ // Некоторые результаты комплексной прибрежной экспедиции «Черное море-2017» на МНИС «Ашамба». – 2018. – С. 79–108.
- Степаньян О. В. Оценка видового разнообразия макроводорослей Азовского, Черного и Каспийского морей // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. – 2008. – С. 83–86.
- Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избранные труды – Л.: Наука, 1972. – Т. 3. – 543 с.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). – М.: Книга, 1928. – 232 с.
- Тююбова В. Ф. Разнообразие и экологические особенности макрофитобентоса российского сектора Черного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 Экология. – Краснодар: ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный университет», 2012. – 22 с.
- Фудзита Д. Исследования явления «исоякэ» у г. Тайсэй-мати на о. Хоккайдо // Суйсан дзосеку. – 1987. – Т. 35, № 3. – С. 32–39.
- Фудзита Д. Распределение морских водорослей на «исоякэ», г. Тайсэй-мати, о. Хоккайдо. Нанкисэйбуцу // Суйсан дзосеку. – 1989. – Т. 31, № 1. – С. 41–49.
- Хайлов К. М., Холодов В. И., Фирсов Ю. К., Празукин А. В. Морфофункциональный анализ слоевищ *Fucus vesiculosus* L. в онтогенезе // Биология моря – 1978. – № 40. – С. 55–62.
- Хайлов К. М., Парчевский В. Н. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – К.: Наукова думка, 1983. – 253 с.
- Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. – 1992. – 280 с.
- Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Празукин А. В. Оценка продуктивности водорослей в биокосных фитосистемах на основе обобщенного уравнения интенсивности роста // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, № 6. – С. 856–862.
- Чернова А. М. Зависимость массы от морфометрических показателей корневищ *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) // Растительные ресурсы. – 2014. – Т. 50, вып. 1. – С. 17–24.
- Чернова А. М. Сезонная динамика продуктивности кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith (Nymphaeaceae) в малой реке Ильдь (Ярославская область) // Биология внутренних вод. – 2015. – № 2. – 60 с.
- Чернышева Е. Б. Изменение структуры цистозировых фитоценозов в различных экологических условиях (Черное море, Севастополь) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2019. – № 3. – С. 72–81.
- Шаповалова, А. А. Экология растений: учебное пособие. – Саратов: Изд-во Саратовский источник, 2015. – 80 с.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1964. – 447 с.
- Шошина Е. В., Воскобойников Г. М., Макаров М. В., Завалко С. Е., Капков В. И. Макроводоросли в системе биологического мониторинга морских прибрежных экосистем // Вестник Мурманского государственного технического университета. – 2012. – Т. 15, № 4. – С. 851–857.
- Шуйский В. Ф., Максимова Т. В., Петров Д. С. Биоиндикация качества водной среды, состояния пресноводных экосистем и их антропогенных изменений // Экология и развитие Северо-Запада России: сборник научных докладов VII международной конференции (С.-Петербург, 2–7 авг. 2002 г.). – СПб., 2002. – С. 1–19.
- Ярошенко П. Д. Геоботаника. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.
- Belhaouari B., Zoubeyda B. Study of the macroalgae and application of ecological evaluation index (EEI-c) in the coastal waters of Algeria // International Journal of Aquatic Biology. – 2019. – Vol. 7, N 5. – P. 254–259.
- Berezenko N. S., Milchakova N. A. Long-term changes of macrophytobenthos of «Sudzhuk lagoon» natural monument (Black Sea) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2018. – Т. 3, N 4. – С. 59–67.
- Black Sea Red Data Book / [Ed. H. J. Dumont]. – New York: United Nations Office for Project Services, 1999. – 413 p.
- Boudouresque C. F. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos // Tethys. – 1971. – Vol. 3, N 1. – P. 79–104.
- Cheney D. T. R C/P – a new and improved ratio for comparing seaweed floras // Journal of Phycology. – 1977. – Vol. 13, N 2. – 12 p.
- European Commission. Interpretation Manual of European Union Habitats. Eur 27. Council of Europe Publications. – Strasbourg, 2007. – 142 p.
- Field J. G., Clarke K. R., Warwick R. M. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns // Marine ecology progress series. – 1982. – Vol. 8. – P. 37–52.
- Gubbay S., Sanders N., Haynes T., Janssen J. A. M., Rodwell J. R., Nieto A. & Borg J. European red list of habitats. Part 1: Marine habitats. – European Union, 2016. – 52 p.
- Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft. – 1918. – Vol. 63. – 428 p.
- Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway, 2022. Available at: <http://www.algaebase.org>. (Accessed June 20, 2022).
- Gupta P., Tamot S., Shrivastava V. K. & Chakarde R. et al. Seasonal variations in diversity of aquatic macrophytes of Upper Lake, Bhopal // Ecology Environment Conservation. – 2020. – Vol. 26, N 8. – P. 231–235.

Jackson G. A. Nutrients and production of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, off southern California 1 // *Limnology and Oceanography*. – 1977. – Vol. 22, N 6. – P. 979–995.

Götzenberger L., de Bello F., Bräthen K. A., Davison J., Dubuis A., Guisan A., Lepš J., Lindborg R., Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J., Vittoz P., Zobel K., Zobel M Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects // *Biological reviews*. – 2012. – Vol. 87, N 1. – P. 111–127.

Kraft N. J., Cornwell W. K., Webb C. O., Ackerly D. D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities // *The American Naturalist*. – 2007. – Vol. 170, N 2. – P. 271–283.

Littler M. M., Littler D. S. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1984. – Vol. 74, N 1. – P. 13–34.

Natura, 2000. Available at: <https://op.europa.eu/en/publication-detail/-/publication/e4d56202-545d-43d8-972c-6be52cc8fec3> (accessed June 20, 2022).

Habitats Directive 92/43/EEC. Available at: <https://eur-lex.europa.eu> (accessed June 20, 2022).

Orfanidis S., Panayotidis P., Stamatis N. Ecological evaluation of transitional and coastal waters: a marine benthic macrophytes-based model // *Mediterranean marine science*. – 2001. – Vol. 2, N 2. – P. 45–66.

Piazzì L. et al. Monitoring non-indigenous macroalgae in a Mediterranean MPA: Lessons from a short-temporal variability of pristine habitats invasion // *Ocean & Coastal Management*. – 2021. – Vol. 207. – P. 105608.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication // *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana. – 1948. – Vol. 27. – P. 379–423.

Viaroli P., Bartoli M., Giordani G., Naldi M., Orfanidis S., Zaldivar J. Community shifts, alternative stable states, biogeochemical controls and feedbacks in eutrophic coastal lagoons: a brief overview // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2008. – Vol. 18, N 1. – P. 105–117.

Pavshenko D. A. Application of geobotanical methods for studying the benthic vegetation of the Black Sea // *Ekosistemy*. 2023. Iss. 36. P. 18–29.

The paper presents an analytical review of geobotanical research methods used to study the state of benthic vegetation, spatial and vertical structure of phytocenoses. The data on the main structural and functional indicators of macrophytobenthos, characterized by the most pronounced response to changes in the quality of the environment (species diversity, specific surface area, biomass, density or abundance, the ratio of groups of algae by life cycle duration, and others) are provided. Application of various indices to analyze the state of benthic phytocenoses, cenopopulations of key and protected macrophyte species in different environmental conditions, to identify the degree of their stability and/or disturbance and ability to recover, is analyzed. The research results can be used to address fundamental and applied problems of preserving benthic vegetation and developing a set of measures to protect coastal ecosystems from anthropogenic impact and other negative factors.

Key words: macrophytes, geobotanical methods, structure of phytocenoses, indicators of macrophytobenthos, Black Sea.

Поступила в редакцию 15.08.22

Принята к печати 29.06.23