

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-8

УДК: 581.526.32:504

Кундельчук О. П., Давидов О. В.

ЕКОЛОГІЯ МОРСЬКИХ ТРАВ РОДУ ЗОСТЕРА (*ZOSTERA*)

Херсонський державний університет, кафедра екології та географії,
м. Херсон, Україна,
E-mail: kundelchuk@mail.univ.kiev.ua; svobodny.polet2012@gmail.com

*Дніпровсько-Каркінітська берегова область Чорного моря характеризується поширенням другорядних мілководних заток (Ягорлицька, Тендрівська, Джарилгацька, Каркінітська та ін.), які істотно відокремлені акумулятивними формами від відкритих акваторій даного моря. Характерною рисою перелічених заток є формування в береговій зоні специфічних форм рельєфу, до яких належать фітогенні пляжі та кліфи, які складені відмерлими рештками морської трави роду зостера (*Zostera*). Встановлено, що відповідні фітогенні утворення виступають «каталізаторами» накопичення в береговій зоні наносів не хвильового поля (мули, глини).*

Під час багатолітніх польових досліджень берегових зон наведених заток, визначився стійкий тренд до їх замулення і одночасне збільшення кількості решток морських трав. Цей процес є вкрай небезпечним, оскільки він змінює основи функціонування аквальних біогеоценозів, впливаючи як на тваринні, так і на рослинні організми. Відповідно, накопичення решток морської трави зумовлює еволюцію заток регіону. Причини збільшення кількості решток морських трав роду зостера на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря досі не встановлені. Саме тому існує об'єктивна потреба в дослідженні ролі морських трав роду зостера в розвитку біогеоценозів прибережних акваторій різних складових частин Світового океану і визначенні факторів, які впливають на життєздатність означених морських трав.

*На підставі аналізу літературних даних було встановлено, що в сучасних умовах морські трави роду *Zostera* занепадають через стрес затінення, зростання температури навколишнього середовища, через високі концентрації органічних речовин у воді, нестачу кисню у воді і донних відкладеннях, через забруднення води важкими металами та гербіцидами. При цьому багато видів морських трав роду *Zostera* (але – не всі) здатні адаптуватися до існуючих стресових умов, що, однак, не завжди є сприятливим для морських екосистем в цілому. Зокрема, накопичення в тканинах морських трав важких металів та гербіцидів може негативно позначитися на організмах наступних трофічних рівнів.*

*Визначення повного переліку факторів, які викликають масову загибель морських трав роду *Zostera* на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря, потребує подальших експедиційних досліджень, які заплановано.*

Ключові слова: морські трави, рід *Zostera*, причини вимирання.

Kundelchuk O. P., Davydov O. V.

**ECOLOGY OF SEAGRASSES OF THE GENUS EELGRASS
(ZOSTERA)**

The Dnieper-Karkinit coastal region of the Black Sea is characterized by the distribution of secondary shallow bays (Yagorlytska, Tendra, Dzharlygach, Karkinit, etc.), which are significantly separated by accumulative forms from the open waters of this sea. The characteristic feature of the listed bays is the formation in the coastal zone of specific landforms such as phytogenic beaches and cliffs, which are composed of dead remains of the seagrass of the genus Zostera (Zostera). It is established that the corresponding phytogenic formations act as «catalysts» of accumulation of sediments of the non-wave field (silt, clay) in the coastal zone.

During many years of field researches of the coastal zones of these bays, a steady trend towards their siltation and a simultaneous increase in the number of seagrasses remnants have been identified. This process is extremely dangerous because it changes the basics of functioning of aquatic biogeocenoses, affecting both animals and plant organisms. Accordingly, the accumulation of seagrass remnants causes the evolution of the gulfs of the region. The reasons for the increase in the number of seagrasses remnants of the genus Zoostera on the bays' coast of the Dnieper-Karkinit coastal area of the Black Sea have not yet been established. That is why there is an objective need to investigate the role of seagrasses of the genus Zostera in the development of biogeocenoses of coastal waters of different parts of the World ocean and to determine the factors that influence the viability of these seagrasses.

Based on the analysis of literature data, it has been established that in modern conditions the seagrasses of the genus Zostera are declining because of the stress of shading, increasing environmental temperature, due to high concentrations of organic substances in water, lack of oxygen in the water and bottom sediments, due to water pollution by heavy metals and herbicides. However, many species of seagrasses of the genus Zostera (but not all) are able to adapt to existing stress conditions, which is not always favorable to marine ecosystems in general. In particular, the accumulation of heavy metals and herbicides in seagrass tissues may adversely affect organisms of the following trophic levels.

Determining the full number of factors that cause mass destruction of seagrasses of the genus Zostera on the bays' coast of the Dnieper-Karkinit coastal area of the Black Sea requires further expeditionary studies, which are planned.

Keywords: *seagrasses, genus Zostera, extinction's reasons, mechanisms of adaptation to environmental stressors, shallow bays of the Black Sea, phytogenic landforms.*

В північно-західній частині Чорного моря, від Кінбурнської коси до Бакальської, розташована Дніпровсько-Каркінітська лопатева берегова область. Природною ознакою відповідної берегової області є поширення другорядних мілководних заток, які істотно відокремлені акумулятивними формами від відкритих акваторій даного моря [2, 4]. До відповідних заток належать: Ягорлицька, Тендрівська, Джарилгацька, Каркінітська та ін. (рис. 1).

Характерною рисою перелічених заток є поширення в береговій зоні специфічних форм рельєфу, до яких належать фітогенні пляжі та кліфи, які складені відмерлими рештками морської трави роду зостера (*Zostera* L.) [1]. Відповідні утворення мають не лише морфологічну особливість, вони також

характеризуються літодинамічною специфікою. Справа в тому, що відповідні фітогенні утворення виступають «каталізаторами» накопичення в береговій зоні наносів не хвильового поля (мули, глини), що є не характерним для більшості берегів Світового океану.

Під час багатолітніх польових досліджень берегових зон наведених заток, визначився стійкий тренд до їх замулення та одночасне збільшення кількості решток морських трав. Цей процес є вкрай небезпечним, тому що він змінює основи функціонування аквальних біогеоценозів, впливаючи як на тваринні, так і на рослинні організми. Відповідно, накопичення решток морської трави зумовлює еволюцію заток регіону. Причини збільшення кількості решток морських трав роду зостера на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря досі не встановлені.



Рис. 1. Географічне розташування Дніпровсько-Каркінітської лопатевої берегової області та специфічні форми рельєфу: а) простий фітогенний пляж; б) складний фітогенний пляж; в) фітогенний кліф (фото Давидова О.) (розроблено на базі ресурсу Google Earth).

Саме тому, на наш погляд, існує об'єктивна потреба в визначенні факторів, які впливають на життєздатність морських трав, і в аналізі екологічного місця та значення морських трав роду зостера для розвитку біогеоценозів прибережних акваторій інших складових частин Світового океану.

1. Походження морських трав. Морські трави – це поліфілетична група однодольних квіткових рослин, які адаптувалися до повністю підводного способу життя. Морські трави належать до порядку *Alismatales*, який включає

11 родин прісноводних видів і 4 морських родин: *Posidoniaceae*, *Zosteraceae*, *Hydrocharitaceae*, *Cymodoceaceae*, які з'явилися в Крейдяному періоді [99]. Сучасна група морських трав складається з 60 видів, більшість з яких схожі на наземні трави родини *Poaceae*.

Молекулярний аналіз всього порядку *Alismatales* показав, що наземні трави ставали аквальними від загального предка не менше трьох разів за механізмом паралельної еволюції [63]. При цьому адаптація до життя в морі призвела у морських трав до втрати ряду генів. Наприклад, аналіз генома камки морської (*Zostera marina* L.) показав, що в процесі адаптації до життя у воді ці рослини втратили гени вустічного апарату, гени біосинтезу терпеноїдів і етиленової сигналізації, гени захисту від ультрафіолетових променів і гени фітохромів для сприйняття далекого червоного світла. Крім того, в будові їх клітинних стінок з'явилася схожість з водоростями [76].

З якими проблемами зіткнулися наземні рослини після переходу до життя у воді? По-перше, це нестача світла і зміна довжини світлової хвилі у водному середовищі в порівнянні з наземними умовами проживання. Важливо відзначити, що морські квіткові трави дуже чутливі до нестачі світла внаслідок свого наземного походження [31, 78]. Крім того, корені морських трав знаходяться в анаеробних умовах, оскільки морські седименти бідні на кисень, і при недостатньому транспортуванні кисню від пагонів до коренів - морські трави переходять до ферментативного анаеробного метаболізму. У воді також існує проблема отримання достатньої кількості вуглекислого газу для живлення рослини. В наслідок цього – морські трави почали засвоювати вугільну кислоту замість вуглекислого газу. У водних умовах у квіткових рослин виникає проблема і з розмноженням. Тому, морські трави перейшли до гідрофільного запилення. Крім того, морські трави також зіткнулися з проблемою високої солоності води [99].

2. Екологічна роль морських трав і сучасний стан екосистем з морськими травами. Морські трави є екосистемами високої продуктивності, які забезпечують місця проживання для багатьох екологічно і економічно важливих видів організмів [46, 52, 95]. Крім того, морські трави є дуже важливими для прибережних територій – вони стабілізують берегову лінію і запобігають ерозії берега [14], відіграють важливу роль в рециркуванні речовин [22] і є найважливішим резервуаром вуглецю на планеті [73].

Сьогодні морські трави переживають глобальну кризу [78]: 29% морських трав вже зникло [90, 97] і 14% всіх видів морських трав знаходяться на межі вимирання [90].

Морські трави, і в першу чергу *Z. marina*, в естуаріях узбережжя Масачусетса (США) починаючи з 1995 р деградують зі швидкістю 3–5% на рік (% скорочення площ зростання) [23]. Аналогічна ситуація спостерігається

і в цілому по земній кулі. На сьогоднішній день морські трави вже вимерли в багатьох регіонах, їх щорічні глобальні втрати оцінюються в 110 км²/рік і постійно прискорюються [97].

Вимирання морських трав призводить до зникнення місць проживання багатьох тварин [29], до загибелі організмів, які харчувалися морськими травами, і до руйнування відповідних трофічних ланцюгів, до порушення обігу речовин в екосистемах і до економічних втрат (туризм, рибалка і т.н.) [22, 47, 87].

В екологічних дослідженнях морські трави використовують як для оцінки здоров'я і продуктивності аквальних екосистем [95], так і в якості специфічного індикатора якості води [31]. Наприклад, розподіл по глибинах морських трав *Z. marina* відображає благополуччя водних екосистем за рівнем їх освітлення [59].

3. Фактори, які впливають на життєздатність морських трав.

3.1. Освітленість аквальних екосистем. Сьогодні одна з основних причин вимирання морських трав – це стрес низької освітленості через безпосереднє або опосередковане, внаслідок евтрофікації, замутнення води [85,91,97].

Морські трави відрізняються надзвичайно високою вимогливістю до освітлення: їм необхідно 10–37% поверхневої радіації в порівнянні з 0,1–1% для більшості інших морських акрофітів [103], що робить їх дуже чутливими до чистоти води. В сучасних умовах морські трави стикаються як з хронічною нестачею освітленості через евтрофікацію води і наступне гіперрозмноження фітопланктону і водоростей, так і з гострою нестачею освітленості, спровокованою замутненням води під час штормів і зливового змиву ґрунтів з навколишніх територій [9].

Редукція освітленості водних екосистем може бути як дуже сильною (досягати 0% від поверхневого освітлення), так і дуже тривалою (тривати багато місяців) [15, 77, 83]. При цьому хронічна нестача світла порушує фотосинтез у бентосних первинних продуцентів біомаси [37], викликаючи їх голодування по органічним поживним речовинам.

Морські трави спроможні пережити короткі періоди нестачі світла за рахунок механізмів фізіологічної і метаболічної адаптації [33, 49, 96]. Однак, у порівнянні з іншими аквальними первинними продуцентами, морські трави вимагають більшої кількості світла для підтримки балансу між продукцією і споживанням кисню (тобто їх мінімальний поріг освітленості є вищим, ніж у інших водних рослин) [49]. Відповідно, хронічна постійна нестача освітленості є для морських трав серйозною проблемою, оскільки морські трави мешкають в акваторіях, які підлягають антропогенній евтрофікації і, як наслідок, хронічному затіненню водоростями [60].

Крім того, висока інтенсивність заселення водойми і накопичення у воді органічних речовин призводять до гіпоксії і аноксії як у воді, так і в придонних умовах [82], що порушує ріст коренів морських трав [93] і підвищує інтенсивність дихання рослин [58]. Це викликає хронічний стрес у морських трав за умови, що респірація (дихання) перевищує компенсаторні біосинтетичні процеси (фотосинтез). А оскільки для фотосинтезу необхідне світло, то при нестачі освітленості проблеми морських трав посилюються [30].

Таким чином, евтрофікація води, з одного боку, через розмноження макро- і мікродоростей і фітопланктону, створює механічну нестачу освітленості (затінення) морських трав. Одночасно, саме гіпоксія і аноксія, викликані перенаселенням акваторії, підвищують потребу морських трав в інтенсивному освітленні для компенсації процесів транспірації процесами фотосинтезу. У підсумку, морські трави починають відчувати гостру нестачу освітленості.

Benson J.L. з колегами [7] оцінювали виживання морських трав *Z. marina* в залежності від умов навколишнього середовища в естуаріях південного сходу Масачусетса (США) протягом чотирьох сезонів (2007–2009, 2011 рр). Проведені дослідження показали, що у всіх випадках виживання *Z. marina* позитивно корелювало з інтенсивністю освітлення. При цьому рівень придонної освітленості знижувався пропорційно зростанню рівня азоту і біомаси фітопланктону. Автори показали, що для виживання *Z. marina* рівень придонного освітлення повинен бути не нижче 100 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, а загальна кількість азоту – менше 0,34 мг/л (для запобігання евтрофікації водойм і подальшого зниження доступу світла до морських трав через гіперрозмноження водоростей) [7].

У морських трав виробилися адаптації до зміни освітленості і багато з них показують толерантність до короточасних періодів редукції освітленості [84] за рахунок підвищення ефективності фотосинтезу, за рахунок модифікації механізмів уловлювання світла [34-35], за рахунок запасання резервів карбогідратів в органах (наприклад, в різомі), уповільнення швидкості росту і дихання (тобто максимального уповільнення метаболізму) [17].

При хронічних сублетальних рівнях освітлення – ці адаптації стають постійними, що забезпечує тривале виживання морських трав. Однак, при летальних рівнях освітленості (нижче рівня мінімального світлового забезпечення) – загибель рослини стає неминучою. В роботі Collier C.J. з колегами [20] показано, що в умовах редукції освітленості спочатку реєструється екофізіологічна відповідь, потім – морфологічна відповідь, і, в підсумку, екосистемна відповідь: а) екофізіологічний ефект: підстроювання фотосистеми, редукція швидкості росту, зміни поживних речовин в

тканинах; б) морфологічна відповідь: зміни морфології рослини; зниження щільності репродуктивних структур; в) екосистемний ефект: редукція різноманіття видів морських трав і площ їх проживання; зміна видової композиції (тобто поява одних і зникнення інших видів) і т.н. [20].

Порогові рівні толерантності до нестачі освітленості (як за інтенсивністю, так і за тривалістю) для багатьох видів морських трав не відомі [98]. Поріг чутливості до нестачі освітленості залежить від морфологічної пластичності рослин, від рівня запасання речовин, від життєвої форми і від швидкості росту рослини [26, 41, 75, 84]. Наприклад, морфологічно великі і повільно зростаючі види (такі, як *Posidonia* spp.) спроможні толерантно переносити тривалі періоди низької освітленості, використовуючи вище перелічені стратегії. Але, після гострої нестачі світла і масової загибелі - вони дуже повільно відновлюються. Навпаки, маленькі, швидко зростаючі види, такі як *Halophila* spp., не спроможні переносити тривалі періоди затінення через обмежені резерви запасання органічних поживних речовин. Але, вони можуть швидко відновлюватися після сильного пошкодження - коли умови проживання поліпшуються [98].

Так, сьогодні на Великому бар'єрному рифі живуть 15 видів морських трав і саме доступністю світла контролюється їх розселення в даній екосистемі [98].

Collier C.J. з колегами [20] в умовах акваріума протягом 102 днів тестували відповідь чотирьох видів морських трав (*Cymodocea serrulata* (R.Brown) Ascherson et Magnus, *Halodule uninervis* (Forsskal) Ascherson, *Thalassia hemprichii* (Ehrenberg) Ascherson, *Z. muelleri* Irmisch ex Asch.) на зниження рівня освітленості. При цьому контролювали ефект чотирьох рівнів освітленості: високого (66% від поверхневого освітлення), середнього (31%), низького (14%) і дуже низького рівнів освітленості (1%). Стресова відповідь на низьку та дуже низьку освітленість включала: а) редукцію росту, збільшення концентрації пігментів, підвищення ефективності фотосинтезу; б) втрата листя, втрата пагонів; в) продукція нових видозмінених тканин (листя зі скороченою довжиною, шириною і товщиною). При цьому повна втрата пагонів була зареєстрована після 76 днів експерименту у *Z. muelleri* і після 130 днів у *T. hemprichii*. З чотирьох протестованих морських трав найчутливішим до затінення виявився вид *Z. muelleri*. А найбільш толерантними до тривалого дефіциту світла були великі морські трави, здатні запасати органічні поживні речовини (наприклад, *T. hemprichii*) [20].

Експерименти, проведені Silva J. з колегами [92], підтвердили високу чутливість до нестачі світла у морських трав роду зостера. Вчені протягом 3-х тижнів піддавали морські трави *Z. marina* і *C. nodosa* (Ucria) Ascherson дії трьох різних рівнів освітленості. Проведені дослідження на рівні фізіологічної відповіді показали фотоаклімацію у досліджуваних морських

трав. Більш ефективними виявилися адаптаційні стратегії *C. nodosa*, що дозволило рослинам даного виду легше перенести нестачу освітленості (як за рахунок видових особливостей внутрішньої організації пігментного пулу, так і в результаті більш ефективного запасання карбогідратів). Рослини *Z. marina* показали низьку толерантність до редукції світла внаслідок меншої пластичності в організації пігментного пулу і невеликих запасів карбогідратів в їх тканинах [92].

Оскільки морські трави живуть за різних умов освітленості - вони здатні акліматизуватися до змін світлових умов. Зокрема, види *Z. marina* і *Z. noltei* Hornem. легко модифікують фізіологічні та біохімічні параметри листя у відповідь на зміну освітленості; тоді як анатомію листя – вони корегують погано, на відміну від інших морських трав, таких як *C. nodosa* [89].

Рослини *Z. marina*, що мешкають в інтертідальній зоні, під час відливів стикаються з інтенсивним світловим випромінюванням і мають більш високу концентрацію каротиноїдів в порівнянні з субтідальними рослинами *Z. marina*, що дозволяє їм уникнути фотопошкодження. З іншого боку, субтідальні рослини *Z. marina*, які мешкають на значних глибинах, адаптовані ефективно використовувати обмежений світловий ресурс [80].

Експериментальні дослідження свідчать про те, що морські трави легше адаптуються до надлишку, ніж до нестачі освітленості. Так, експозиція рослин *Z. muelleri* протягом 10 днів в лабораторії в стресових умовах надлишку або нестачі світла показала, що при надлишку світла йде перебудова метаболізму рослин, тоді як при нестачі світла - метаболізм був просто заінгібований [61].

І в помірних, і в тропічних регіонах морські трави ростуть в моно- і полікультурі [33, 55]. Так, в Балтійському морі камка морська (*Z. marina*) росте в полікультурі, яка включає 5-10 видів квіткових рослин, що позитивно впливає на функціонування екосистем і на стан камки морської [44, 88]. У цьому регіоні прозорість води значно знизилася за останні 30 років і збільшилася кількість ціанобактерій і макроводоростей [48]. Це призвело до того, що сьогодні Балтійське співтовариство морських трав піддається хронічній нестачі освітленості, але при цьому морська екосистема все одно підтримує своє видове різноманіття [44]. Gustafsson С. і Bostrom С. [45] було проведено акваріумний експеримент по затіненню *Z. marina* L., який показав, що затінення монокультурою ця морська трава переносить гірше, ніж затінення полікультурі. При цьому в якості об'єктів для затінення використовували *Potamogeton perfoliatus* L., *P. pectinatus* L., *P. filiformis* Pers. Автори роботи зробили висновок про необхідність враховувати ефект міжвидової взаємодії в екосистемних процесах і вказують на те, що збереження видового різноманіття забезпечує функціональність екосистем [45].

3.2. Температура води. Зростання температури навколишнього середовища, яке реєструється в останні роки, є одним з факторів, що лімітують поширення морських трав. При цьому навіть близькоспоріднені морські трави можуть істотно відрізнятися за чутливістю до теплового стресу. Так, два споріднених види морських трав – камка морська (*Z. marina*) і камка мала (*Nanozostera noltii* (Horneman), за старою класифікацією *Zostera noltii*) – мешкають на морських узбережжях по всій Північній півкулі. Рослини *Z. marina* часто домінують в субліторалі і не піддаються значним температурним коливанням в порівнянні з видом *N.noltii*, який переважно мешкає в припливній зоні і є більш стрес-толерантним видом, в порівнянні з *Z. marina*. Дослідження, проведені Franssen S.U. з колегами [38], показали, що *N. noltii* є більш толерантним видом до теплового температурного стресу в порівнянні з *Z. marina* і що зростання температури навколишнього середовища може призвести до зникнення виду *Z. marina* уздовж південних узбережій морів. При цьому екологічну нішу *Z. marina* займе *N. noltii*, як вид більш толерантний до високих температур навколишнього середовища [38].

Сьогодні морські трави *Z. marina* поширені від півдня Португалії до півночі Норвегії і Ісландії, а також в теплих регіонах Середземномор'я, де вони стають все більш рідкісними [13]. Тоді як вид *N. noltii* займає акваторії від півдня Норвегії до Мавританії, включаючи Середземномор'я, Чорне, Аральське і Каспійське моря [13, 81]. Ареали цих двох видів морських трав перекриваються між північним Середземномор'ям і південною Норвегією.

Як зазначалося вище, *Z. marina* є переважно субліторальним видом, зокрема, в теплих південних регіонах Європи [10, 62, 67], де ці морські трави не піддаються значним перепадам температури. Тоді як в більш північних широтах *Z. marina* зустрічається і в субліторалі (Північний Денмарк), і, в меншій мірі, в припливній зоні (Wadden Sea) [74]. На Середземноморському узбережжі Франції *Z. marina* захищена і менше піддається дії екстремальних умов навколишнього середовища [62].

Навпаки, *N. noltii* є видом, що предомінантно мешкає в припливній зоні і піддається різноманітним стресовим впливам: морських хвиль, вітрів і т.н. [62,67]. Зокрема, на півдні Португалії (the Ria Formosa Lagoon) морські трави *N. noltii* влітку виявляються в умовах дії дуже високих температур (до +36°C) і яскравого освітлення через тонкий шар води. Слід відзначити, що в цьому середовищі відбулося локальне зникнення морських трав виду *Z. marina*, яке корелювало з більш жарким літом в Ria Formosa в період з 2003 по 2008 рр. [67].

У північній Європі температура води +25°C є критичним порогом для існування виду *Z. marina* [8, 72, 86], але – не для *N. noltii*, що дозволяє цьому виду при потеплінні розселятися далі на північ.

Відомо, що крайові популяції в зоні низьких і високих широт є найбільш чутливими до кліматичних стресів. Дослідження, проведені Mota C.F. з колегами [70], показали, що підвищення температури води сильніше пошкоджує популяцію *Z. marina* в теплих широтах в порівнянні з холодними широтами.

Тепловий стрес знижує у морських трав *Z. marina* активність генів, пов'язаних з фотосинтезом, із захистом від патогенів та з толерантністю до стресу [54]. У відповідь на температурний стрес в клітинах *Z. marina* збільшується вміст пероксиду водню та малондіальдегіда: як при холодному стресі - тобто при температурах нижче +10°C градусів, так і при тепловому стресі - тобто при температурах вище, ніж +25°C градусів. В інтервалі температур +5°C +10°C градусів Цельсія в клітинах *Z. marina* посилюється синтез ферменту каталази, який знешкоджує реактивні форми кисню. Однак, при подальшому зростанні температури навколишнього середовища - синтез каталази знижується, досягаючи свого мінімуму при +30°C градусах. Мабуть, це є однією з причин того, що вид *Z. marina* погано переносить високі температури навколишнього середовища [101].

Крім того, при зростанні температур навколишнього середовища знешкодження реактивних форм кисню у *Z. marina* забезпечується ферментом марганцевою супероксиддисмутазою, що також дозволяє даними морським травам адаптуватися до високих температур. Дослідження, проведені Liu J. з колегами [64], показали, що ген марганцевої супероксиддисмутази у *Z. marina* активується при зростанні температур з +5°C до +15°C градусів Цельсія, а потім - інактивується. Можливо, це також є однією з причин високої чутливості рослин *Z. marina* до високих температур [64].

Collier C.J. з колегами [18] встановили, що для тропічних морських трав *Z. muellei* сьогодні температура води в океані перевищує температурний оптимум для їх росту. В наслідок чого ці трави хронічно піддаються тепловому стресу, тоді як для інших досліджених видів морських трав - температурний оптимум для їх зростання не перевищено [18].

Таким чином, сучасні температурні умови є такими, що в низьких широтах морські трави деяких видів роду *Zostera* мешкають на межі свого температурного ліміту. Крім того, відомо, що причиною повсюдного занепаду морських трав роду *Zostera* є одночасна дія двох стресових факторів: високої температури води і слабкого освітлення. Зокрема, проведені Yang X.Q. з колегами [100] дослідження показали, що нестача освітленості знижує толерантність *Z. marina* до критичних температур, що, в підсумку, призводить до занепаду цих морських трав через пригнічення процесу фотосинтезу.

3.3. Опріснення води. Морські трави живуть в екосистемах, які сезонно піддаються опрісненню (прибережні зони і естуарії) через дощові паводки, скидання прісних стічних вод і т.п. Так, в умовах тропічного і мусонного клімату сезон дощів викликає значне опріснення природних вод, що супроводжується повсюдно різким зниженням чисельності морських трав [15, 83] в наслідок гіпосольового стресу, який викликає у морських трав осмотичний шок і призводить до їх загибелі.

Різні види морських трав відрізняються за своєю здатністю адаптуватися до сольового стресу. Collier С.І. з колегами [19] тестували чотири види морських трав (в т.ч. *Z. muelleri*) на стійкість до гіпосольового стресу. Важливо відзначити, що всі досліджені морські трави були стійкими до гіперсольового стресу, але - чутливі до гіпосольового стресу. Смерть морських трав наступала при солоності 3 PSU (де: PSU - practical salinity units) для *Halophila ovalis* (R. Br.) і при 6 PSU для *Halodule uninervis* (Forssk.) Aschers. Однак, для *Z. muelleri*, повне вимирання через опріснення води не було виявлено [19].

Морські трави *Z. noltei* також відрізняються високою пластичністю відповіді на сольовий стрес: це евригаліний вид, терпимий до сезонних відмінностей в солоності через літні посухи і зимові прісноводні потоки [94]. Тоді як інші представники роду зостера, не володіють достатньою толерантністю до опріснення води. Так, дослідження, проведені Lv X. з колегами [65], показали, що морські трави *Zostera marina* мають молекулярні механізми для адаптації до зростання солоності морської води, але - не до її зниження.

3.4. Динамічність донних седиментів. Морські трави вимагають низької динамічності донних седиментів [36, 57]. Антропогенний вплив, що викликає зміни в хімії ґрунтів, в гідродинаміці і динаміці донних седиментів, призводить до зникнення морських трав [78]. Наприклад, морські трави *Z. muelleri* через портове забруднення води часто виявляються в умовах затінення і замулення. При цьому дослідження показали, що замулення седиментами завтовшки понад 10 мм сильніше гальмує ріст даного виду морських трав, ніж затінення [6], вочевидь, внаслідок розвитку гіпоксії кореневої системи.

3.5. Взаємодія морських трав з іншими організмами. Конкуренція між морськими травами і водоростями. Інтенсивне розмноження водоростей в усьому світі призводить до занепаду морських трав. Експериментальне дослідження показало, що має місце лінійна залежність: чим більше водоростей в екосистемі - тим менше в ній морських трав [11]. При цьому однією з причин занепаду морських трав є їх затінення водоростями [51]. Крім затінення і конкуренції за інші життєво важливі ресурси, водорості

спроможні також впливати на склад епібіонтів морських трав [28], які є важливими для нормального функціонування морських трав.

Проведені дослідження показали, що морські трави домінують в акваторіях з низьким вмістом азоту. Експерименти з азотом-15 виявили більш високу (в 2-14 разів) швидкість проникнення азоту в тканини морських трав в порівнянні з водоростями, що дозволяє морським травам бути більш конкурентоспроможними в водах з низькою концентрацією азоту [5], тоді як в забруднених водах з надмірним вмістом азоту – перевагу отримують водорості.

Речовини, що синтезуються морськими травами, захищають їх від обростання токсичними водоростями, грибами, від обгризання рослиноїдними морськими тваринами і т.н. Адаптація до життя в морі призвела у морських трав до втрати ряду важливих генів – зокрема, генів хімічного спілкування і захисту [79]. Не зважаючи на це, у 70 видів морських трав був виявлений синтез 154 вторинних метаболітів, які є цитотоксичними речовинами, мають антимікробну дію і захищають морські трави від обростання [102].

Для самозахисту від епіфітних морських дріжджових грибів – морські трави синтезують феноли, які асоційовані з поверхнею листя і які володіють фунгіцидною активністю [79]. Крім того, Guan C. з колегами [43] з екстрактів *Z. marina* було виділено три антибактеріальні речовини, які виявилися не токсичними репелентами, які запобігали поселенню бактерій на поверхні морських трав.

Однак, деякі морські організми виявляються не чутливими до цих речовин і поселяються на поверхні морських трав. Так, з морськими травами (зокрема, з *Z. marina*) асоційовані бактерії, які синтезують речовини-альгіциди, що негативно впливають на водорості. Ці бактерії утворюють біоплівки на листі *Z. marina* і пригнічують зростання на їх поверхні двох видів водоростей [53].

Крім обростання морськими епіфітними організмами, морські трави також піддаються обгризанню водними тваринами. При цьому у більшості морських трав в клітинах активується синтез речовин, які запобігають їх подальшому обгризанню. Однак, наприклад, у *Z. noltei* захисна відповідь не індукується, але після обгризання – у цієї морської трави швидше відростають нові частини рослини [66].

Роль мікробіома морських трав в забезпеченні їх життєздатності. Мутуалістичні взаємовідносини морських трав зі своїм мікробіомом забезпечують їх нормальне функціонування. Дослідження транскриптому морських трав *Z. marina* і *Z. japonica* Aschers. and Graebn, проведені Crump B.C. з колегами [24], показали, що мікробіом листя морських трав використовує для своєї життєдіяльності метанол, що є продуктом

метаболізму зостери. При цьому мікробіом морських трав продукує агаразу, яка обмежує ріст епіфітних водоростей. У коренях - мікробіом досліджених морських трав окислює токсичні похідні сірки і фіксує азот [24].

Matsuda R. з колегами [68] було встановлено, що на поверхні листя *Z. marina* живуть епіфітні бактерії *Neptunomonas* spp, які продукують індолил-оцтову кислоту, що сприяє росту цих морських трав. При цьому, оскільки *Z. marina* продукує спирти, необхідні для харчування бактерій, то, по суті, - бактерії *Neptunomonas* spp, забезпечують себе кормовою базою [68].

Сприйнятливість морських трав до патогенів підвищується в стресових умовах середовища. Багато морських патогенів є опортуністичними - тобто, вони викликають захворювання при певних умовах. Наприклад, при пригніченні імунної системи організму-господаря в наслідок дії стресових умов навколишнього середовища або при старінні організму. Так, найпростіше *Labyrinthula zosterae* D. Porter & Muehlst. in Muehlstein & Short здатне викликати епідемії у морських трав *Z. marina* - т.зв. wasting disease. Експерименти показали більш високу сприйнятливість до патогену у старого листя *Z. marina*. Крім того, сприйнятливість до патогену росте з ростом глибини проживання цих морських трав [42].

Проведені дослідження показали, що сприйнятливість морських трав *Zostera marina* до патогену *L. zosterae* також підвищується при великій кількості нітратів у воді і в присутності гербіцидів. Хворобу морських трав *Z. marina* може викликати і інший найпростіший – *Aplanochytrium* sp., який теж є опортуністичним патогеном і здатний провокувати захворювання у морських трав в стресових умовах забруднення води [50].

Таким чином, викликана господарською діяльністю людини зміна складу морської води призводить до розвитку у морських трав хронічного стресу і сприяє зростанню їх захворюваності. Проведені дослідження показали, що захворювання важче протікає в темряві; при цьому температура води – має менше значення. Вочевидь, для морських трав *Zostera marina* процес фотосинтезу є необхідним для боротьби з патогеном [27]. З іншого боку, цілком можливо, що гіперрозмноження водоростей внаслідок забруднення води нітратами і відповідне затінення ними морських трав, а також – присутність гербіцидів, які блокують фотосинтез, призводять до ослаблення морських трав внаслідок їх голодування по органічним поживним речовинами, і, тим самим, провокують підвищену вразливість морських трав до зараження патогенами.

3.6. Вплив антропогенного забруднення акваторій на морські трави.
Забруднення морської води важкими металами. З одного боку, забруднення морської води важкими металами - є стресом для морських трав. Так, важкі метали кадмій і мідь здатні пригнічувати фотосинтез у морських трав *Z.*

marina. При цьому у відповідь на присутність важких металів в клітинах цих морських трав активуються захисні механізми [40].

З іншого боку, морські трави, як і наземні рослини, здатні накопичувати в своїх тканинах важкі метали в великих концентраціях. Наприклад, в коренях морських трав *Posidonia oceanica* (L.), *S. nodosa*, *Halophila stipulacea* (Forssk.) Aschers, *Z. marina* і *Z. noltei* накопичується миш'як, ртуть і свинець; а в листі – кадмій, хром, мідь, марганець, нікель і цинк. Нагромадження важких металів може бути значним і це становить ризик для організмів наступних трофічних рівнів [12].

Більш того, слід зазначити, що в морських травах *Z. marina* виявлено пектин особливого хімічного складу – т.зв. зостерин, який володіє дуже високою ємністю поглинання речовин (особливо – катіонів важких металів і радіонуклідів), що дозволяє його використовувати сьогодні в медичних цілях у якості сорбенту [3]. Однак, ця здатність накопичувати токсичні речовини робить рослини камки морської *Z. marina* особливо небезпечними для тих морських організмів, які ним харчуються.

Забруднення морської води гербіцидами. Однією з причин занепаду морських трав в сучасних умовах є інтенсивне ведення сільського господарства з використанням гербіцидів. Змив гербіцидів з полів дощовими водами і потрапляння їх у морські акваторії становить загрозу для благополуччя морських трав, оскільки вони є нащадками наземних рослин і, як наслідок, в більшості випадків, мають молекулярні мішені для дії сільськогосподарських гербіцидів.

Mochida K. з колегами [69] вивчали фізіологічну відповідь морських трав *Z. marina* на стрес, викликаний гербіцидом іргаролом: через 14 днів впливу гербіцидом у морських трав було виявлено інгібування росту і фотосинтезу.

Diepens N.J. з колегами [32] експонували морські трави *Z. noltei* на суміші чотирьох гербіцидів - симулюючи склад води на узбережжі Франції. Було відзначено пригнічення фотосинтезу, що, при хронічному впливі, поступово веде до редукції енергетичних запасів у морських трав *Z. noltei*. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що забруднення прибережних вод гербіцидами може бути однією з причин того, що починаючи з 2005 р. карликові морські трави *Z. noltei* на узбережжі Франції поступово занепадають [32].

У ряді випадків, у морських трав видозмінюється молекулярна мішень для дії гербіциду, що призводить у них до відсутності гострої летальної реакції і до розвитку загального токсичного ефекту внаслідок поступового накопичення гербіциду в тканинах морської трави. Так, Carve M. з колегами [16] вивчали вплив сільськогосподарського гербіциду фузілада форте на австралійські морські трави *Z. nigricaulis*. Мішенню дії даного гербіциду на

наземні трави є фермент ацетил коензим-А карбоксилаза. Проведені дослідження показали, що прямого цільового пошкодження відповідного ферменту у *Z. nigricaulis* цей гербіцид не викликав. Але, через 7 днів експозиції проявився загальний токсичний ефект: редукція фотосинтетичних пігментів, високий рівень пероксидації ліпідів і т.н. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що у морських трав *Z. nigricaulis* відсутня (або видозмінена) мішень для дії даного гербіциду. Це сприяє накопиченню даного гербіциду в тканинах морських трав і проявляється у них у вигляді загального токсичного ефекту. Виявлена часткова толерантність морських трав *Z. nigricaulis* до даного гербіциду може призвести до негативних наслідків для морських екосистем в цілому, оскільки сприяє накопиченню в морських травах високих концентрацій гербіциду, потенційно небезпечних для тварин, що поїдають ці трави (з точки зору можливого розвитку у них загальнотоксичного ефекту) [16].

Присутність гербіцидів в морській воді чинить серйозний вплив на енергетичний статус морських трав і підвищує їх сприйнятливості до інших стресорів. Наприклад, часто морські трави піддаються стресу нестачі освітленості через змив у море ґрунтів зливовими потоками. При цьому одночасна дія гербіцидів, що пригнічують фотосинтез, і нестача освітленості створюють кумулятивний ефект голодування морських трав по органічним поживним речовинам [71].

Забруднення морської води органічними речовинами. Попадання в морську воду органічних речовин в результаті господарської діяльності людини, негативно впливає на ріст і розвиток морських трав [39]. При цьому однією з причин занепаду морських трав є хронічна нестача кисню в воді, оскільки значна частина кисню води витрачається на окислення забруднюючих органічних речовин. Так, аквакультура в Атлантичній Канаді призводить до зниження покриття *Z. marina* і її біомаси через накопичення в воді органічних речовин, що потрапляють у воду з ферм з аквакультурою [25].

Дослідження, проведені Kim M. з колегами [56], показали, що в умовах нестачі кисню у морських трав *Z. muelleri* порушується фотосинтез. Однак, було встановлено, що рослини *Z. muelleri* здатні до швидкої аклімації при зміні рівня кисню в навколишньому середовищі [56].

Генетична різноманітність морських трав в зонах хронічної дії стресових факторів середовища. Теоретично, поселення морських трав з високим генетичним розмаїттям повинні краще відновлюватися після стресових ушкоджень. З іншого боку, в зоні хронічних частих ушкоджень - повинні зберігатися нечисленні стійкі до стресорів генотипи. Проведені Connolly R.M. з колегами [21] дослідження показали, що генотипічна різноманітність була значно нижчою в сильно порушених екосистемах *Z. muelleri*. Автори

роботи прийшли до висновку, що виявлений феномен пов'язаний з історичною селекцією генотипів на стійкість до стресових факторів навколишнього середовища [21].

ВИСНОВКИ

Аналіз літературних даних свідчить про те, що в сучасних умовах морські трави роду *Zostera* занепадають через стрес затінення, зростання температури навколишнього середовища, через високі концентрації органічних речовин у воді, нестачу кисню у воді і донних відкладеннях, через забруднення води важкими металами та гербіцидами. При цьому, проведені дослідження показали, що багато видів морських трав роду *Zostera* (але – не всі) здатні адаптуватися до існуючих стресових умов, що, однак, не завжди є сприятливим для морських екосистем в цілому. Зокрема, накопичення в тканинах морських трав важких металів та гербіцидів може негативно позначитися на організмах наступних трофічних рівнів.

Визначення повного переліку факторів, які викликають масову загибель морських трав роду *Zostera* на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря, потребує подальших експедиційних досліджень, які заплановано.

Відповідна публікація підготовлена в рамках виконання ініціативної науково-дослідної теми: «Морфологія і динаміка берегової зони Азово-Чорноморського басейну України», державний реєстраційний номер 0118U004402.

ЛІТЕРАТУРА

1. Давидов ОВ. Вплив фітогенного фактору на морфологію та динаміку вітрової присухи.
2. Зенкович ВП. Морфология и динамика советских берегов Черного моря. 2 Часть. (Северо-западная часть). Москва: Изд-во АН СССР, 1960. 216 с.
3. Туркина МЯ, Печерина ТВ. Зостерин – новый сорбент для эфферентной терапии. Эфферентная терапия. 2007;13(4):39-44. Доступно: http://szgmu.ru/files/terapy/Terap_No_04_2007.pdf.
4. Шуйський ЮД. Типи берегів Світового океану: Монографія. Одеса: Астропринт, 2000. 480 с.
5. Alexandre A, Baeta A, Engelen AH, Santos R. Interactions between seagrasses and seaweeds during surge nitrogen acquisition determine interspecific competition. Sci. Rep. 2017;7(1):13651. doi: 10.1038/s41598-017-13962-4.
6. Benham CF, Beavis SG, Hendry RA, Jackson EL. Growth effects of shading and sedimentation in two tropical seagrass species: Implications for port management and impact assessment. Mar. Pollut. Bull. 2016;109(1):461-70. doi: 10.1016/j.marpolbul.2016.05.027.
7. Benson JL, Schlezinger D, Howes BL. Relationship between nitrogen concentration, light, and *Zostera marina* habitat quality and survival in southeastern Massachusetts estuaries. Journal of Environmental Management. 2013;131:129-37.

8. Bergmann N, Winters G, Rauch G, Eizaguirre C, Gu J, Nelle P, et al. Population-specificity of heat stress gene induction in northern and southern eelgrass *Zostera marina* populations under simulated global warming. *Mol. Ecol.* 2010;19:2870-83.
9. Biber PD, Kenworthy WJ, Paerl HW. Experimental analysis of the response and recovery of *Zostera marina* (L.) and *Halodule wrightii* (Ascher.) to repeated light-limitation stress. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2009;369:110-17.
10. Billingham MR, Reusch TBH, Alberto F, Serro EA. Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa. *Portugal. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003;265:77-83.
11. Bittick SJ, Sutula M, Fong P. A tale of two algal blooms: Negative and predictable effects of two common bloom-forming macroalgae on seagrass and epiphytes. *Mar. Environ. Res.* 2018;140:1-9. doi: 10.1016/j.marenvres.2018.05.018.
12. Bonanno G, Orlando-Bonaca M. Trace elements in Mediterranean seagrasses: Accumulation, tolerance and biomonitoring. A review. *Mar. Pollut. Bull.* 2017;125(1-2):8-18. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.078.
13. Borum J, Duarte CM, Krause-Jensen D, Greve TM. European seagrasses: an introduction to monitoring and management. The M&MS project, EU project Monitoring and Managing of European Seagrasses (M&MS). 2004.
14. Bos AR, Bouma TJ, de Kort GLJ, van Katwijk MM. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: Sediment accretion and modification. *Estuarine Coast Shelf Sci.* 2007;74:344-8. doi:10.1016/j.ecss.2007.04.006.
15. Campbell SJ, McKenzie LJ. Flood related loss and recovery of intertidal seagrass meadows in southern Queensland, Australia. *Estuarine, Coastal & Shelf Science.* 2004;60:477-90.
16. Carve M, Coggan TL, Myers JH, Clarke B, Nugegoda D, Shimeta J. Impacts on the seagrass, *Zostera nigricaulis*, from the herbicide Fusilade Forte® used in the management of *Spartina anglica* infestations. *Aquat. Toxicol.* 2018;195:15-23. doi: 10.1016/j.aquatox.2017.11.021.
17. Collier CJ, Lavery PS, Masini RJ, Ralph PJ. Shade-induced response and recovery of the seagrass *Posidonia sinuosa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2009;370:89-103.
18. Collier CJ, Ow YX, Langlois L, Uthicke S, Johansson CL, O'Brien KR, et al. Optimum Temperatures for Net Primary Productivity of Three Tropical Seagrass Species. *Front. Plant. Sci.* 2017;8:1446. doi: 10.3389/fpls.2017.01446.
19. Collier CJ, Villacorta-Rath C, van Dijk KJ, Takahashi M, Waycott M. Seagrass proliferation precedes mortality during hypo-salinity events: a stress-induced morphometric response. *PLoS One.* 2014;9(4):e94014. doi: 10.1371/journal.pone.0094014.
20. Collier CJ, Waycott M, Ospina AG. Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to shading. *Marine Pollution Bulletin.* 2012;65: 342-54.
21. Connolly RM, Smith TM, Maxwell PS, Olds AD, Macreadie PI, Sherman CDH. Highly Disturbed Populations of Seagrass Show Increased Resilience but Lower Genotypic Diversity. *Front. Plant Sci.* 2018;9:894. doi: 10.3389/fpls.2018.00894.
22. Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, et al. The value of the worlds ecosystem services and natural capital. *Nature.* 1997;387:253-60. doi:10.1038/387253a0.
23. Costello CT, Kenworthy WJ. Twelve-year mapping and change analysis of eelgrass (*Zostera marina*) areal abundance in Massachusetts (USA) identifies statewide declines. *Estuaries & Coasts.* 2011;34:232-42.

24. Crump BC, Wojahn JM, Tomas F, Mueller RS. Metatranscriptomics and Amplicon Sequencing Reveal Mutualisms in Seagrass Microbiomes. *Front Microbiol.* 2018;9:388. doi: 10.3389/fmicb.2018.00388.
25. Cullain N, McIver R, Schmidt AL, Milewski I, Lotze HK. Potential impacts of finfish aquaculture on eelgrass (*Zostera marina*) beds and possible monitoring metrics for management: a case study in Atlantic Canada. *Peer J.* 2018;6:e5630. doi: 10.7717/peerj.5630.
26. Czerny AB, Dunton KH. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. *Estuaries.* 1995;18:418-27.
27. Dawkins PD, Eisenlord ME, Yoshioka RM, Fiorenza E, Fruchter S, Giammona F, et al. Environment, dosage, and pathogen isolate moderate virulence in eelgrass wasting disease. *Dis. Aquat. Organ.* 2018;130(1):51-63. doi: 10.3354/dao03263.
28. DeAmicis S, Foggo A. Long-Term Field Study Reveals Subtle Effects of the Invasive Alga *Sargassum muticum* upon the Epibiota of *Zostera marina*. *PLoS One.* 2015;10(9):e0137861. doi: 10.1371/journal.pone.0137861.
29. Deegan LA. Lessons learned: the effects of nutrient enrichment on the support of nekton by seagrass and salt marsh ecosystems. *Estuaries.* 2002;25(4B):727-42.
30. Dennison WC. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany.* 1987;27:15-26.
31. Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, et al. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience.* 1993;43(2):86-95.
32. Diepens NJ, Buffan-Dubau E, Budzinski H, Kallerhoff J, Merlina G, Silvestre J, et al. Toxicity effects of an environmental realistic herbicide mixture on the seagrass *Zostera noltei*. *Environ. Pollut.* 2017;222:393-403. doi: 10.1016/j.envpol.2016.12.021.
33. Duarte CM, Holmer M, Marba N. Plant–microbe interactions in seagrass meadows. In: Kristensen E., Haese R.R., Kostka J.E., editors. *Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments, coastal estuarine studies.* Washington DC: AGU. 2005;60:31-60.
34. Durako MJ, Kunzelman JI, Kenworthy WJ, Hammerstrom KK. Depth-related variability in the photobiology of two populations of *Halophila johnsonii* and *Halophila decipiens*. *Mar. Biol.* 2003;142:1219-28.
35. Enriquez S. Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005;289:141-50.
36. Eriksson BK, van der Heide T, van de Koppel J, Piersma T, Veer HW, Olf H. Major changes in the ecology of the Wadden Sea: human impacts, ecosystem engineering and sediment dynamics. *Ecosystems.* 2010;13:752-64.
37. Fabricius KE. Factors determining the resilience of coral reefs to eutrophication: a review and conceptual model. In: Dubinsky, Z., Stambler, N. (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition.* Springer Science + Business Media, 2011; 552 p.
38. Franssen SU, Gu J, Winters G, Huylmans A-K, Wienpahl I, Sparwel M, et al. Genome-wide transcriptomic responses of the seagrasses *Zostera marina* and *Nanozostera noltii* under a simulated heatwave confirm functional types. *Marine Genomics.* 2014; <http://dx.doi.org/10.1016/j.margen.2014.03.004>.
39. Govers LL, de Brouwer JH, Suykerbuyk W, Bouma TJ, Lamers LP, Smolders AJ, et al. Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. *Aquat. Toxicol.* 2014;155:253-60. doi: 10.1016/j.aquatox.2014.07.005.

40. Greco M, Saez CA, Contreras RA, Rodriguez-Rojas F, Bitonti MB, Brown MT. Cadmium and/or copper excess induce interdependent metal accumulation, DNA methylation, induction of metal chelators and antioxidant defences in the seagrass *Zostera marina*. *Chemosphere*. 2019;224:111-19. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.02.123.
41. Grice AM, Loneragan NR, Dennison WC. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1996;195: 91-110.
42. Groner ML, Burge CA, Couch CS, Kim CJ, Siegmund GF, Singhal S, et al. Host demography influences the prevalence and severity of eelgrass wasting disease. *Dis. Aquat. Organ.* 2014;108(2): 165-75. doi: 10.3354/dao02709.
43. Guan C, Parrot D, Wiese J, Sönnichsen FD, Saha M, Tasdemir D, et al. Identification of rosmarinic acid and sulfated flavonoids as inhibitors of microfouling on the surface of eelgrass *Zostera marina*. *Biofouling*. 2017;33(10):867-80. doi: 10.1080/08927014.2017.1383399.
44. Gustafsson C, Bostrom C. Biodiversity influences ecosystem functioning in aquatic angiosperm communities. *Oikos*. 2011;120:1037-46.
45. Gustafsson C, Bostrom C. Influence of neighboring plants on shading stress resistance and recovery of eelgrass, *Zostera marina* L.. *PLOS ONE*. 2013;8(5): e64064.
46. Heck KL, Able K, Rooman C, Fahay M. Composition, abundance, biomass and production of macrofauna in a New England estuary: comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries*. 1995;18:379-89.
47. Heck KL, Carruthers TJB, Duarte CM, Hughes AR, Kendrick G, Orth RJ, et al. Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. *Ecosystems*. 2008;11:1198-210.
48. HELCOM. Eutrophication in the Baltic Sea - An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region. *Balt. Sea Environ. Proc.* 2009;No. 115B.
49. Hemminga MA. The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. *J. Sea Res.* 1998;39:183-96.
50. Hughes BB, Lummis SC, Anderson SC, Kroeker KJ. Unexpected resilience of a seagrass system exposed to global stressors. *Glob. Chang. Biol.* 2018;24(1):224-34. doi: 10.1111/gcb.13854.
51. Hughes RG, Potouroglou M, Ziauddin Z, Nicholls JC. Seagrass wasting disease: Nitrate enrichment and exposure to a herbicide (Diuron) increases susceptibility of *Zostera marina* to infection. *Mar. Pollut. Bull.* 2018;134:94-8. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.08.032.
52. Hughes AR, Williams SL, Duarte CM, Heck KL, Waycott M. Associations of concern: declining seagrasses and threatened dependent species. *Front Ecol. Environ.* 2009;7:242-46. doi:10.1890/080041.
53. Inaba N, Trainer VL, Onishi Y, Ishii KI, Wyllie-Echeverria S, Imai I. Algicidal and growth-inhibiting bacteria associated with seagrass and macroalgae beds in Puget Sound, WA, USA. *Harmful Algae*. 2017;62:136-47. doi: 10.1016/j.hal.2016.04.004.
54. Jueterbock A, Franssen SU, Bergmann N, Gu J, Coyer JA, Reusch TB, et al. Phylogeographic differentiation versus transcriptomic adaptation to warm temperatures in *Zostera marina*, a globally important seagrass. *Mol. Ecol.* 2016;25(21):5396-411. doi: 10.1111/mec.13829.
55. Kautsky L. Life-strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos*. 1988;53:126-35.

56. Kim M, Brodersen KE, Szabo M, Larkum AWD, Raven JA, Ralph PJ, et al. Low oxygen affects photophysiology and the level of expression of two-carbon metabolism genes in the seagrass *Zostera muelleri*. *Photosynth. Res.* 2018;136(2):147-60. doi: 10.1007/s11120-017-0452-1.
57. Koch EW. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries.* 2001;24:1-17.
58. Krause-Jensen D, Carstensen J, Nielsen SL, Dalsgaard T, Christensen PB, Fossing H, et al. Sea bottom characteristics affect depth limits of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series.* 2011;425:91-102.
59. Krause-Jensen D, Greve TM, Nielsen K. Eelgrass as a bioindicator under the European water framework directive. *Water Resources Management.* 2005;19:63-75.
60. Krause-Jensen D, Sagert S, Schubert H, Bostrom C. Empirical relationships linking distribution and abundance of marine vegetation to eutrophication. *Ecol. Indic.* 2007;8:515-29.
61. Kumar M, Padula MP, Davey P, Pernice M, Jiang Z, Sablok G, et al. Proteome Analysis Reveals Extensive Light Stress-Response Reprogramming in the Seagrass *Zostera muelleri* (Alismatales, Zosteraceae) Metabolism. *Front. Plant. Sci.* 2017;7:2023. doi: 10.3389/fpls.2016.02023.
62. Laugier T, Rigollet V, de Casabianca M-L. Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquat. Bot.* 1999;63:51-69.
63. Lee H, Golicz AA, Bayer PE, Severn-Ellis AA, Chan CK, Batley J, et al. Genomic comparison of two independent seagrass lineages reveals habitat-driven convergent evolution. *J. Exp. Bot.* 2018;69(15): 3689-702. doi: 10.1093/jxb/ery147.
64. Liu J, Tang X, Wang Y, Zang Y, Zhou B. A *Zostera marina* manganese superoxide dismutase gene involved in the responses to temperature stress. *Gene.* 2016;575(2 Pt 3):718-24. doi: 10.1016/j.gene.2015.09.050.
65. Lv X, Yu P, Deng W, Li Y. Transcriptomic analysis reveals the molecular adaptation to NaCl stress in *Zostera marina* L. *Plant Physiol. Biochem.* 2018;130:61-8. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.022.
66. Martinez-Crego B, Arteaga P, Ueber A, Engelen AH, Santos R, Molis M. Specificity in Mesograzed-Induced Defences in Seagrasses. *PLoS One.* 2015;10(10):e0141219. doi: 10.1371/journal.pone.0141219.
67. Massa SI, Arnaud-Haond S, Pearson GA, Serrao EA. Temperature tolerance and survival of intertidal populations of the seagrass *Zostera noltii* (Hornemann) in Southern Europe (Ria Formosa, Portugal). *Hydrobiologia.* 2008;619:195-201.
68. Matsuda R, Handayani ML, Sasaki H, Takechi K, Takano H, Takio S. Production of indoleacetic acid by strains of the epiphytic bacteria *Neptunomonas* spp. isolated from the red alga *Pyropia yezoensis* and the seagrass *Zostera marina*. *Arch. Microbiol.* 2018;200(2):255-65. doi: 10.1007/s00203-017-1439-1.
69. Mochida K, Hano T, Onduka T, Ito K, Yoshida G. Physiological responses of eelgrass (*Zostera marina*) to ambient stresses such as herbicide, insufficient light, and high water temperature. *Aquat. Toxicol.* 2019;208:20-8. doi: 10.1016/j.aquatox.2018.12.018.
70. Mota CF, Engelen AH, Serrao EA, Coelho MAG, Marba N, Krause-Jensen D, et al. Differentiation in fitness-related traits in response to elevated temperatures between leading and trailing edge populations of marine macrophytes. *PLoS One.* 2018;13(9):e0203666. doi: 10.1371/journal.pone.0203666.

71. Negri AP, Flores F, Mercurio P, Mueller JF, Collier CJ. Lethal and sub-lethal chronic effects of the herbicide diuron on seagrass. *Aquat. Toxicol.* 2015;165:73-83. doi: 10.1016/j.aquatox. 2015.05.007.
72. Nejrup LB, Pedersen MF. Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. *Aquat. Bot.* 2008;88:239-46.
73. Nellemann C, Corcoran E, Duarte CM, Valdes L, De Young C, Fonseca L, et al. (Eds). *Blue Carbon. A Rapid Response Assessment.* United Nations Environment Programme, GRID-Arendal, Norway, 2009;80 pp. www.grida.no.
74. Oetjen K, Reusch TBH. Genome scans detect consistent divergent selection among subtidal vs. intertidal populations of the marine angiosperm *Zostera marina*. *Mol. Ecol.* 2007;16:5156-7.
75. Olesen B, Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002;236:89-97.
76. Olsen JL, Rouze P, Verhelst B, Lin YC, Bayer T, Collen J, et al. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea. *Nature.* 2016;530(7590):331-5. doi: 10.1038/nature16548.
77. Onuf CP. Seagrass responses to long-term light reduction by brown tide in upper Laguna Madre, Texas: distribution and biomass patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996;138:219-31.
78. Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck JrKL, et al. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience.* 2006;56:987-96.
79. Papazian S, Parrot D, Buryskova B, Weinberger F, Tasdemir D. Surface chemical defence of the eelgrass *Zostera marina* against microbial foulers. *Sci. Rep.* 2019;9(1):3323. doi: 10.1038/s41598-019-39212-3.
80. Park SR, Kim S, Kim YK, Kang CK, Lee KS. Photoacclimatory Responses of *Zostera marina* in the Intertidal and Subtidal Zones. *PLoS One.* 2016;11(5):e0156214. doi: 10.1371/journal.pone.0156214.
81. Phillips RC, Menez EG. *Seagrasses.* Smithsonian Contributions to the Marine Science series, Washington, D.C., Smithsonian Institution Press. 1988;34.
82. Pickney JL, Paerl HW, Tester P, Richardson TL. The role of nutrient loading and eutrophication in estuarine ecology. *Environ. Health Perspect.* 2001;109:699-706.
83. Preen AR, Long WJL, Coles RG. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquat. Bot.* 1995;52:3-17.
84. Ralph PJ, Durako MJ, Enriquez S, Collier CJ, Doblin MA. Impact of light limitation on seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007;350:176-93. doi:10.1016/j.jembe. 2007.06.017.
85. Rasheed MA, Unsworth RKF. Long-term climate-associated dynamics of a tropical seagrass meadow: implications for the future. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2011;422:93-103.
86. Reusch TBH, Ehlers A, Haemmerli A, Worm B. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2005;102:2826-31.
87. Romero J, Lee K-S, Perez M, Mateo MA, Alcoverro T. Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.* Springer, Dordrecht. 2006.
88. Salo T, Gustafsson C, Bostrom C. Effects of plant diversity on primary production and species interactions in brackish water angiosperm communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009;396:261-72.

89. Schubert N, Freitas C, Silva A, Costa MM, Barrote I, Horta PA, et al. Photoacclimation strategies in northeastern Atlantic seagrasses: Integrating responses across plant organizational levels. *Sci. Rep.* 2018;8(1):14825. doi: 10.1038/s41598-018-33259-4.
90. Short FT, Polidoro B, Livingstone SR, Carpenter KE, Bandeira S, Bujang JS, et al. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biol. Conserv.* 2011;144(7):1961-71.
91. Short FT, Wyllie-Echeverria S. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 1996;23:17-27. doi:10.1017/S0376892900038212.
92. Silva J, Barrote I, Costa MM, Albano S, Santos R. Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. *PLOS ONE.* 2013;8(11): e81058.
93. Smith RD, Pregnall AM, Alberte RS. Effects of anaerobiosis on root metabolism of *Zostera marina* (eelgrass): implications for survival in reducing sediments. *Mar. Biol.* 1988;98:131-41.
94. Sousa AI, Calado R, Cleary DFR, Nunes C, Coimbra MA, Serodio J, et al. Effect of spatio-temporal shifts in salinity combined with other environmental variables on the ecological processes provided by *Zostera noltei* meadows. *Sci. Rep.* 2017;7(1):1336. doi: 10.1038/s41598-017-01359-2.
95. Thayer GW, Kenworthy WJ, Fonseca MS. The Ecology of Eelgrass Meadows of the Atlantic Coast: a Community Profile. U.S. Fish and Wildlife Service. 1984; p. 147. FWS/OBS-84/02.
96. Touchette B, Burkholder J. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2000;250:169-205.
97. Waycott M, Duarte CM, Carruthers TJ, Orth RJ, Dennison WC, Olyarnik S, et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009;106(30):12377-81. doi:10.1073/pnas.0905620106. PubMed: 19587236.
98. Waycott M, Longstaff BJ, Mellors J. Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: a review and future research directions. *Mar. Pollut. Bull.* 2005;51:343-50.
99. Wissler L, Codoñer FM, Gu J, Reusch TBH, Olsen JL, Procaccini G. et al. Back to the sea twice: identifying candidate plant genes for molecular evolution to marine life. *BMC Evolutionary Biology.* 2011;11(8).
100. Yang XQ, Zhang QS, Zhang D, Feng JX, Zhao W, Liu Z, et al. Interaction of high seawater temperature and light intensity on photosynthetic electron transport of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant. Physiol. Biochem.* 2018;132:453-64. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.09.032.
101. Zang Y, Liu J, Tang XX, Zhou B. Description of a *Zostera marina* catalase gene involved in responses to temperature stress. *Peer J.* 2018;6:e4532. doi: 10.7717/peerj.4532.
102. Zidorn C. Secondary metabolites of seagrasses (Alismatales and Potamogetonales; Alismatidae): Chemical diversity, bioactivity, and ecological function. *Phytochemistry.* 2016;124:5-28. doi: 10.1016/j. phytochem.2016.02.004.
103. Zimmerman RC. Light and photosynthesis in seagrass meadows. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth, C.M. Duarte (eds). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.* Dordrecht, The Netherlands: Springer Verlag. 2006;303-21.

REFERENCES

1. Davidov OJ. Influence of the phytogenic factor on the morphology and dynamics of wind drought. Survey of the coastal zone of the seas: Sat. scientific works. Kiev:Carbon LTD, 2001;236-41. [in Ukrainian].
2. Zenkovich VP. Morphology and dynamics of the Soviet coasts of the Black Sea. (North-Western part). 2 Part. Moscow: USSR Academy of Sciences. 1960. 216 p. [in Russian].
3. Turkina MYa, Pecherina TV. Zosterin - a new sorbent for efferent therapy. Efferent therapy. 2007;13(4):39-44. http://szgmu.ru/files/terapy/Terap_No_04_2007.pdf. [in Russian].
4. Shuysky YuD. Types of shores of the oceans: Monograph. Odessa: Astroprint, 2000. 480 p. [in Ukrainian].
5. Alexandre A, Baeta A, Engelen AH, Santos R. Interactions between seagrasses and seaweeds during surge nitrogen acquisition determine interspecific competition. Sci. Rep. 2017;7(1):13651. doi: 10.1038/s41598-017-13962-4.
6. Benham CF, Beavis SG, Hendry RA, Jackson EL. Growth effects of shading and sedimentation in two tropical seagrass species: Implications for port management and impact assessment. Mar. Pollut. Bull. 2016;109(1):461-70. doi: 10.1016/j.marpolbul.2016.05.027.
7. Benson JL, Schlezinger D, Howes BL. Relationship between nitrogen concentration, light, and *Zostera marina* habitat quality and survival in southeastern Massachusetts estuaries. Journal of Environmental Management. 2013;131:129-37.
8. Bergmann N, Winters G, Rauch G, Eizaguirre C, Gu J, Nelle P, et al. Population-specificity of heat stress gene induction in northern and southern eelgrass *Zostera marina* populations under simulated global warming. Mol. Ecol. 2010;19:2870-83.
9. Biber PD, Kenworthy WJ, Paerl HW. Experimental analysis of the response and recovery of *Zostera marina* (L.) and *Halodule wrightii* (Ascher.) to repeated light-limitation stress. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2009;369:110-17.
10. Billingham MR, Reusch TBH, Alberto F, Serro EA. Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa. Portugal. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2003;265:77-83.
11. Bittick SJ, Sutula M, Fong P. A tale of two algal blooms: Negative and predictable effects of two common bloom-forming macroalgae on seagrass and epiphytes. Mar. Environ. Res. 2018;140:1-9. doi: 10.1016/j.marenvres.2018.05.018.
12. Bonanno G, Orlando-Bonaca M. Trace elements in Mediterranean seagrasses: Accumulation, tolerance and biomonitoring. A review. Mar. Pollut. Bull. 2017;125(1-2):8-18. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.078.
13. Borum J, Duarte CM, Krause-Jensen D, Greve TM. European seagrasses: an introduction to monitoring and management. The M&MS project, EU project Monitoring and Managing of European Seagrasses (M&MS). 2004.
14. Bos AR, Bouma TJ, de Kort GLJ, van Katwijk MM. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: Sediment accretion and modification. Estuarine Coast Shelf Sci. 2007;74:344-8. doi:10.1016/j.ecss.2007.04.006.
15. Campbell SJ, McKenzie LJ. Flood related loss and recovery of intertidal seagrass meadows in southern Queensland, Australia. Estuarine, Coastal & Shelf Science. 2004;60:477-90.
16. Carve M, Coggan TL, Myers JH, Clarke B, Nugegoda D, Shimeta J. Impacts on the seagrass, *Zostera nigricaulis*, from the herbicide Fusilade Forte[®] used in the management of *Spartina anglica* infestations. Aquat. Toxicol. 2018;195:15-23. doi: 10.1016/j.aquatox.2017.11.021.

17. Collier CJ, Lavery PS, Masini RJ, Ralph PJ. Shade-induced response and recovery of the seagrass *Posidonia sinuosa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2009;370:89-103.
18. Collier CJ, Ow YX, Langlois L, Uthicke S, Johansson CL, O'Brien KR, et al. Optimum Temperatures for Net Primary Productivity of Three Tropical Seagrass Species. *Front. Plant. Sci.* 2017;8:1446. doi: 10.3389/fpls.2017.01446.
19. Collier CJ, Villacorta-Rath C, van Dijk KJ, Takahashi M, Waycott M. Seagrass proliferation precedes mortality during hypo-salinity events: a stress-induced morphometric response. *PLoS One.* 2014;9(4):e94014. doi: 10.1371/journal.pone.0094014.
20. Collier CJ, Waycott M, Ospina AG. Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to shading. *Marine Pollution Bulletin.* 2012;65: 342-54.
21. Connolly RM, Smith TM, Maxwell PS, Olds AD, Macreadie PI, Sherman CDH. Highly Disturbed Populations of Seagrass Show Increased Resilience but Lower Genotypic Diversity. *Front. Plant Sci.* 2018;9:894. doi: 10.3389/fpls.2018.00894.
22. Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, et al. The value of the worlds ecosystem services and natural capital. *Nature.* 1997;387:253-60. doi:10.1038/387253a0.
23. Costello CT, Kenworthy WJ. Twelve-year mapping and change analysis of eelgrass (*Zostera marina*) areal abundance in Massachusetts (USA) identifies statewide declines. *Estuaries & Coasts.* 2011;34:232-42.
24. Crump BC, Wojahn JM, Tomas F, Mueller RS. Metatranscriptomics and Amplicon Sequencing Reveal Mutualisms in Seagrass Microbiomes. *Front Microbiol.* 2018;9:388. doi: 10.3389/fmicb.2018.00388.
25. Cullain N, McIver R, Schmidt AL, Milewski I, Lotze HK. Potential impacts of finfish aquaculture on eelgrass (*Zostera marina*) beds and possible monitoring metrics for management: a case study in Atlantic Canada. *Peer J.* 2018;6:e5630. doi: 10.7717/peerj.5630.
26. Czerny AB, Dunton KH. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. *Estuaries.* 1995;18:418-27.
27. Dawkins PD, Eisenlord ME, Yoshioka RM, Fiorenza E, Fruchter S, Giammona F, et al. Environment, dosage, and pathogen isolate moderate virulence in eelgrass wasting disease. *Dis. Aquat. Organ.* 2018;130(1):51-63. doi: 10.3354/dao03263.
28. DeAmicis S, Foggo A. Long-Term Field Study Reveals Subtle Effects of the Invasive Alga *Sargassum muticum* upon the Epibiota of *Zostera marina*. *PLoS One.* 2015;10(9):e0137861. doi: 10.1371/journal.pone.0137861.
29. Deegan LA. Lessons learned: the effects of nutrient enrichment on the support of nekton by seagrass and salt marsh ecosystems. *Estuaries.* 2002;25(4B):727-42.
30. Dennison WC. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany.* 1987;27:15-26.
31. Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, et al. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience.* 1993;43(2):86-95.
32. Diepens NJ, Buffan-Dubau E, Budzinski H, Kallerhoff J, Merlina G, Silvestre J, et al. Toxicity effects of an environmental realistic herbicide mixture on the seagrass *Zostera noltei*. *Environ. Pollut.* 2017;222:393-403. doi: 10.1016/j.envpol.2016.12.021.
33. Duarte CM, Holmer M, Marba N. Plant-microbe interactions in seagrass meadows. In: Kristensen E., Haese R.R., Kostka J.E., editors. *Interactions between macro- and*

- microorganisms in marine sediments, coastal estuarine studies. Washington DC: AGU. 2005;60:31-60.
34. Durako MJ, Kunzelman JI, Kenworthy WJ, Hammerstrom KK. Depthrelated variability in the photobiology of two populations of *Halophila johnsonii* and *Halophila decipiens*. Mar. Biol. 2003;142:1219-28.
 35. Enriquez S. Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005;289:141-50.
 36. Eriksson BK, van der Heide T, van de Koppel J, Piersma T, Veer HW, Olff H. Major changes in the ecology of the Wadden Sea: human impacts, ecosystem engineering and sediment dynamics. Ecosystems. 2010;13:752-64.
 37. Fabricius KE. Factors determining the resilience of coral reefs to eutrophication: a review and conceptual model. In: Dubinsky, Z., Stambler, N. (Eds.), Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Springer Science + Business Media, 2011;552 p.
 38. Franssen SU, Gu J, Winters G, Huylmans A-K, Wienpahl I, Sparwel M, et al. Genome-wide transcriptomic responses of the seagrasses *Zostera marina* and *Nanozostera noltii* under a simulated heatwave confirm functional types. Marine Genomics. 2014; <http://dx.doi.org/10.1016/j.margen.2014.03.004>.
 39. Govers LL, de Brouwer JH, Suykerbuyk W, Bouma TJ, Lamers LP, Smolders AJ, et al. Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. Aquat. Toxicol. 2014;155:253-60. doi: 10.1016/j.aquatox.2014.07.005.
 40. Greco M, Saez CA, Contreras RA, Rodriguez-Rojas F, Bitonti MB, Brown MT. Cadmium and/or copper excess induce interdependent metal accumulation, DNA methylation, induction of metal chelators and antioxidant defences in the seagrass *Zostera marina*. Chemosphere. 2019;224:111-19. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.02.123.
 41. Grice AM, Loneragan NR, Dennison WC. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1996;195:91-110.
 42. Groner ML, Burge CA, Couch CS, Kim CJ, Siegmund GF, Singhal S, et al. Host demography influences the prevalence and severity of eelgrass wasting disease. Dis. Aquat. Organ. 2014;108(2):165-75. doi: 10.3354/dao02709.
 43. Guan C, Parrot D, Wiese J, Sönnichsen FD, Saha M, Tasdemir D, et al. Identification of rosmarinic acid and sulfated flavonoids as inhibitors of microfouling on the surface of eelgrass *Zostera marina*. Biofouling. 2017;33(10):867-80. doi: 10.1080/08927014.2017.1383399.
 44. Gustafsson C, Bostrom C. Biodiversity influences ecosystem functioning in aquatic angiosperm communities. Oikos. 2011;120:1037-46.
 45. Gustafsson C, Bostrom C. Influence of neighboring plants on shading stress resistance and recovery of eelgrass, *Zostera marina* L.. PLOS ONE. 2013;8(5): e64064.
 46. Heck KL, Able K, Rooman C, Fahay M. Composition, abundance, biomass and production of macrofauna in a New England estuary: comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. Estuaries. 1995;18:379-89.
 47. Heck KL, Carruthers TJB, Duarte CM, Hughes AR, Kendrick G, Orth RJ, et al. Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. Ecosystems. 2008;11:1198-210.
 48. HELCOM. Eutrophication in the Baltic Sea - An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region. Balt. Sea Environ. Proc. 2009;No. 115B.

49. Hemminga MA. The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. *J. Sea Res.* 1998;39:183-96.
50. Hughes BB, Lummis SC, Anderson SC, Kroeker KJ. Unexpected resilience of a seagrass system exposed to global stressors. *Glob. Chang. Biol.* 2018;24(1):224-34. doi: 10.1111/gcb.13854.
51. Hughes RG, Potouroglou M, Ziauddin Z, Nicholls JC. Seagrass wasting disease: Nitrate enrichment and exposure to a herbicide (Diuron) increases susceptibility of *Zostera marina* to infection. *Mar. Pollut. Bull.* 2018;134:94-8. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.08.032.
52. Hughes AR, Williams SL, Duarte CM, Heck KL, Waycott M. Associations of concern: declining seagrasses and threatened dependent species. *Front Ecol. Environ.* 2009;7:242-46. doi:10.1890/080041.
53. Inaba N, Trainer VL, Onishi Y, Ishii KI, Wyllie-Echeverria S, Imai I. Algicidal and growth-inhibiting bacteria associated with seagrass and macroalgae beds in Puget Sound, WA, USA. *Harmful Algae.* 2017;62:136-47. doi: 10.1016/j.hal.2016.04.004.
54. Jueterbock A, Franssen SU, Bergmann N, Gu J, Coyer JA, Reusch TB, et al. Phylogeographic differentiation versus transcriptomic adaptation to warm temperatures in *Zostera marina*, a globally important seagrass. *Mol. Ecol.* 2016;25(21):5396-411. doi: 10.1111/mec.13829.
55. Kautsky L. Life-strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos.* 1988;53:126-35.
56. Kim M, Brodersen KE, Szabo M, Larkum AWD, Raven JA, Ralph PJ, et al. Low oxygen affects photophysiology and the level of expression of two-carbon metabolism genes in the seagrass *Zostera muelleri*. *Photosynth. Res.* 2018;136(2):147-60. doi: 10.1007/s11120-017-0452-1.
57. Koch EW. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries.* 2001;24:1-17.
58. Krause-Jensen D, Carstensen J, Nielsen SL, Dalsgaard T, Christensen PB, Fossing H, et al. Sea bottom characteristics affect depth limits of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series.* 2011;425:91-102.
59. Krause-Jensen D, Greve TM, Nielsen K. Eelgrass as a bioindicator under the European water framework directive. *Water Resources Management.* 2005;19:63-75.
60. Krause-Jensen D, Sagert S, Schubert H, Bostrom C. Empirical relationships linking distribution and abundance of marine vegetation to eutrophication. *Ecol. Indic.* 2007;8:515-29.
61. Kumar M, Padula MP, Davey P, Pernice M, Jiang Z, Sablok G, et al. Proteome Analysis Reveals Extensive Light Stress-Response Reprogramming in the Seagrass *Zostera muelleri* (Alismatales, Zosteraceae) Metabolism. *Front. Plant. Sci.* 2017;7:2023. doi: 10.3389/fpls.2016.02023.
62. Laugier T, Rigollet V, de Casabianca M-L. Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquat. Bot.* 1999;63:51-69.
63. Lee H, Golicz AA, Bayer PE, Severn-Ellis AA, Chan CK, Batley J, et al. Genomic comparison of two independent seagrass lineages reveals habitat-driven convergent evolution. *J. Exp. Bot.* 2018;69(15): 3689-702. doi: 10.1093/jxb/ery147.
64. Liu J, Tang X, Wang Y, Zang Y, Zhou B. A *Zostera marina* manganese superoxide dismutase gene involved in the responses to temperature stress. *Gene.* 2016;575(2 Pt 3):718-24. doi: 10.1016/j.gene.2015.09.050.

65. Lv X, Yu P, Deng W, Li Y. Transcriptomic analysis reveals the molecular adaptation to NaCl stress in *Zostera marina* L. *Plant Physiol. Biochem.* 2018;130:61-8. doi: 10.1016/j.plaphy. 2018.06.022.
66. Martinez-Crego B, Arteaga P, Ueber A, Engelen AH, Santos R, Molis M. Specificity in Mesograzer-Induced Defences in Seagrasses. *PLoS One.* 2015;10(10):e0141219. doi: 10.1371/journal.pone.0141219.
67. Massa SI, Arnaud-Haond S, Pearson GA, Serrao EA. Temperature tolerance and survival of intertidal populations of the seagrass *Zostera noltii* (Hornemann) in Southern Europe (Ria Formosa, Portugal). *Hydrobiologia.* 2008;619:195-201.
68. Matsuda R, Handayani ML, Sasaki H, Takechi K, Takano H, Takio S. Production of indoleacetic acid by strains of the epiphytic bacteria *Neptunomonas* spp. isolated from the red alga *Pyropia yezoensis* and the seagrass *Zostera marina*. *Arch. Microbiol.* 2018;200(2):255-65. doi: 10.1007/s00203-017-1439-1.
69. Mochida K, Hano T, Onduka T, Ito K, Yoshida G. Physiological responses of eelgrass (*Zostera marina*) to ambient stresses such as herbicide, insufficient light, and high water temperature. *Aquat. Toxicol.* 2019;208:20-8. doi: 10.1016/j.aquatox.2018.12.018.
70. Mota CF, Engelen AH, Serrao EA, Coelho MAG, Marba N, Krause-Jensen D, et al. Differentiation in fitness-related traits in response to elevated temperatures between leading and trailing edge populations of marine macrophytes. *PLoS One.* 2018;13(9):e0203666. doi: 10.1371/journal.pone.0203666.
71. Negri AP, Flores F, Mercurio P, Mueller JF, Collier CJ. Lethal and sub-lethal chronic effects of the herbicide diuron on seagrass. *Aquat. Toxicol.* 2015;165:73-83. doi: 10.1016/j.aquatox. 2015.05.007.
72. Nejrup LB, Pedersen MF. Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. *Aquat. Bot.* 2008;88:239-46.
73. Nellemann C, Corcoran E, Duarte CM, Valdes L, De Young C, Fonseca L, et al. (Eds). *Blue Carbon. A Rapid Response Assessment.* United Nations Environment Programme, GRID-Arendal, Norway, 2009;80 pp. www.grida.no.
74. Oetjen K, Reusch TBH. Genome scans detect consistent divergent selection among subtidal vs. intertidal populations of the marine angiosperm *Zostera marina*. *Mol. Ecol.* 2007;16:5156-7.
75. Olesen B, Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002;236:89-97.
76. Olsen JL, Rouze P, Verhelst B, Lin YC, Bayer T, Collen J, et al. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea. *Nature.* 2016;530(7590):331-5. doi: 10.1038/nature16548.
77. Onuf CP. Seagrass responses to long-term light reduction by brown tide in upper Laguna Madre, Texas: distribution and biomass patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996;138:219-31.
78. Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck JrKL, et al. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience.* 2006;56: 987-96.
79. Papazian S, Parrot D, Buryskova B, Weinberger F, Tasdemir D. Surface chemical defence of the eelgrass *Zostera marina* against microbial foulers. *Sci. Rep.* 2019;9(1):3323. doi: 10.1038/s41598-019-39212-3.
80. Park SR, Kim S, Kim YK, Kang CK, Lee KS. Photoacclimatory Responses of *Zostera marina* in the Intertidal and Subtidal Zones. *PLoS One.* 2016;11(5):e0156214. doi: 10.1371/journal.pone.0156214.

81. Phillips RC, Menez EG. Seagrasses. Smithsonian Contributions to the Marine Science series, Washington, D.C., Smithsonian Institution Press. 1988;34.
82. Pickney JL, Paerl HW, Tester P, Richardson TL. The role of nutrient loading and eutrophication in estuarine ecology. *Environ. Health Perspect.* 2001;109:699-706.
83. Preen AR, Long WJL, Coles RG. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquat. Bot.* 1995;52:3-17.
84. Ralph PJ, Durako MJ, Enriquez S, Collier CJ, Doblin MA. Impact of light limitation on seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007;350:176-93. doi:10.1016/j.jembe.2007.06.017.
85. Rasheed MA, Unsworth RKF. Long-term climate-associated dynamics of a tropical seagrass meadow: implications for the future. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2011;422: 93-103.
86. Reusch TBH, Ehlers A, Haemmerli A, Worm B. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2005;102:2826-31.
87. Romero J, Lee K-S, Perez M, Mateo MA, Alcoverro T. Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht. 2006.
88. Salo T, Gustafsson C, Bostrom C. Effects of plant diversity on primary production and species interactions in brackish water angiosperm communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009;396:261-72.
89. Schubert N, Freitas C, Silva A, Costa MM, Barrote I, Horta PA, et al. Photoacclimation strategies in northeastern Atlantic seagrasses: Integrating responses across plant organizational levels. *Sci. Rep.* 2018;8(1):14825. doi: 10.1038/ s41598-018-33259-4.
90. Short FT, Polidoro B, Livingstone SR, Carpenter KE, Bandeira S, Bujang JS, et al. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biol. Conserv.* 2011;144(7):1961-71.
91. Short FT, Wyllie-Echeverria S. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 1996;23:17-27. doi:10.1017/S0376892900038212.
92. Silva J, Barrote I, Costa MM, Albano S, Santos R. Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. *PLOS ONE.* 2013;8(11): e81058.
93. Smith RD, Pregnall AM, Alberte RS. Effects of anaerobiosis on root metabolism of *Zostera marina* (eelgrass): implications for survival in reducing sediments. *Mar. Biol.* 1988;98:131-41.
94. Sousa AI, Calado R, Cleary DFR, Nunes C, Coimbra MA, Serodio J, et al. Effect of spatio-temporal shifts in salinity combined with other environmental variables on the ecological processes provided by *Zostera noltei* meadows. *Sci. Rep.* 2017;7(1):1336. doi: 10.1038/s41598-017-01359-2.
95. Thayer GW, Kenworthy WJ, Fonseca MS. *The Ecology of Eelgrass Meadows of the Atlantic Coast: a Community Profile*. U.S. Fish and Wildlife Service. 1984; p. 147. FWS/OBS-84/02.
96. Touchette B, Burkholder J. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2000;250:169-205.
97. Waycott M, Duarte CM, Carruthers TJ, Orth RJ, Dennison WC, Olyarnik S, et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009;106(30):12377-81. doi:10.1073/pnas. 0905620106. PubMed: 19587236.
98. Waycott M, Longstaff BJ, Mellors J. Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: a review and future research directions. *Mar. Pollut. Bull.* 2005;51: 343-50.



99. Wissler L, Codoñer FM, Gu J, Reusch TBH, Olsen JL, Procaccini G. et al. Back to the sea twice: identifying candidate plant genes for molecular evolution to marine life. *BMC Evolutionary Biology*. 2011;11(8).
100. Yang XQ, Zhang QS, Zhang D, Feng JX, Zhao W, Liu Z, et al. Interaction of high seawater temperature and light intensity on photosynthetic electron transport of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant. Physiol. Biochem.* 2018;132:453-64. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.09.032.
101. Zang Y, Liu J, Tang XX, Zhou B. Description of a *Zostera marina* catalase gene involved in responses to temperature stress. *Peer J*. 2018;6:e4532. doi: 10.7717/peerj.4532.
102. Zidorn C. Secondary metabolites of seagrasses (Alismatales and Potamogetonales; Alismatidae): Chemical diversity, bioactivity, and ecological function. *Phytochemistry*. 2016;124:5-28. doi: 10.1016/j.phytochem.2016.02.004.
103. Zimmerman RC. Light and photosynthesis in seagrass meadows. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth, C.M. Duarte (eds). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Dordrecht, The Netherlands: Springer Verlag. 2006;303-21.

Стаття надійшла до редакції 15.11.2019.

The article was received 15 November 2019.