

Гидробиологические исследования

УДК 582.261/279 + 262.5

И.К. Евстигнеева, И.Н. Танковская

ЛОКАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ РЕГИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ДИНАМИКИ МАКРОФИТОБЕНТОСА В ЧЕРНОМ МОРЕ (ГОЛУБОЙ ЗАЛИВ)

Описаны видовой состав, экологическая структура, особенности формирования фитомассы макрофитобентоса в Голубом заливе и их изменчивость во времени. В состав фитоценоза входят 46 видов макроводорослей отделов Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Среди отделов самое высокое разнообразие родов и видов у Rhodophyta. Экологическая структура фитоценоза сформирована водорослями 12 экогрупп, среди которых господствуют морские, ведущие, однолетние и олигосапробные виды. Наибольшим участием в продукционном процессе отличается отдел Ochrophyta, и особенно виды представителей рода *Cystoseira*. Особенности временной динамики характеристик исследованного фитоценоза являются высокая изменчивость видового разнообразия и фитомассы Chlorophyta, а также абсолютного числа видов в экогруппах. Без превышения биологической «нормы» осуществляются внутригодовые изменения видового разнообразия и фитомассы Ochrophyta, относительного числа видов в отделах и экогруппах. Rhodophyta в этом отношении занимает промежуточное положение. Межгодовые флуктуации видового состава, в отличие от внутригодовых, происходят с меньшей интенсивностью. Неизменной во времени остается видовая пропорция отделов. Показано, что цистозировый фитоценоз, несмотря на антропогенный пресс, сохраняет основные структурно-функциональные черты макрофитобентоса Черного моря.

Ключевые слова: фитоценоз, видовой состав, экологическая структура, фитомасса, доминанты, изменчивость, Голубой залив, Черное море.

DOI: 10.35634/2412-9518-2020-30-1-18-28

Основными направлениями природопользования в районе Голубого залива на Южном берегу Крыма являются рекреационное, селитебное, транспортное и сельскохозяйственное. Подсчитано, что доля берега, используемая здесь для целей рекреации, достигает 70 % – 100 % [1; 2]. Наибольшее антропогенное влияние на гидрохимический состав вод залива оказывают бытовые стоки, сбрасываемые с берега (река Лименка как сток очистных сооружений пгт Кацевели) или на небольшом расстоянии от него (развлекательный комплекс «Аквапарк», очистные сооружения между Симеизом и Алушкой). Исследования, проведенные группой авторов в Морском гидрофизическом институте РАН, показали, что пресноводный сток р. Лименка оказывает существенное влияние на поверхностное распределение кремнекислоты, а сток морских вод из «Аквапарка» – на придонное распределение нитратов [3]. В ходе экспедиционных работ в 2016–2017 гг. было доказано, что в акватории залива вблизи выпусков бытовых стоков концентрации фосфатов в 10–50 раз превышали фоновые в поверхностном слое и в 5–10 раз – в придонном [4]. Кроме этого, содержание общего взвешенного вещества и растворенного органического вещества в поверхностном слое воды в местах сбрасывания стоков поселка сильно отличается от фоновых показателей. Известно, что концентрация растворенного кислорода и степень насыщения им вод является важным фактором комфортного существования биоценозов. Оказалось, что места функционирования «Аквапарка» и очистных сооружений поселка относятся к неблагоприятным участкам с пониженным содержанием растворенного кислорода [5]. При этом акватория Голубого залива входит в состав приморского Южнобережного экоридора региональной экологической экосети Крыма и является особо охраняемой природной территорией гидрологического памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у скалы Дива и горы Кошка» [6]. Указанные обстоятельства обосновывают актуальность мониторинговых исследований состояния макрофитов, являющихся важным элементом системы самоочищения моря. К сожалению, подобные работы проводились эпизодически, в 2002 и 2004 гг. Публикации, появившиеся спустя несколько лет, были посвящены оценке запасов макрофитов, особенностям эпифитирования на цистозире и кратким сведениям о составе бентосной макрофлоры Голубого залива на момент исследований [7–10]. Поэто-

му для мониторинга состояния природных фитоценозов в условиях интенсивного антропогенного воздействия были проведены гидробиотические исследования, целью которых стало изучение видового состава, экологической структуры, особенностей формирования фитомассы макрофитобентоса в прибрежье Голубого залива и их изменчивости во времени (внутри- и межгодовая динамика).

Материалы и методы исследований

Район исследований – прибрежная мелководная часть акватории Голубого (Лименского) залива вблизи поселка Кацивели (рис. 1). Здесь расположены стационарная океанографическая платформа Морского гидрофизического института РАН и мидийно-устричная ферма. В восточной части исследованного побережья функционирует предприятие «Аквапарк», регулярно сбрасывающее в залив отработанную воду [11]. Берега по своему типу относятся к абразионным и абразионно-кумулятивным. Ряд их участков укреплен бунами или закован в бетон.



Рис. 1. Карта района исследования (Крым, поселок Кацивели, Голубой залив)

Для описания внутригодовой динамики сообщества воспользовались данными гидробиотической съемки в летне-осенний период 2008 г., для межгодовой – сборами водорослей летом 2002, 2005, 2007 и 2008 гг. Отбор проб макрофитобентоса осуществляли на глубине 0,2–0,3 м в сублиторальной зоне залива, в четырехкратной повторности с применением учетных площадок размером 25 см × 25 см [12]. При камеральной обработке проб определяли видовой состав водорослей с учетом последних номенклатурных изменений [13; 14]. Для описания видовой структуры рассчитывали коэффициенты встречаемости (R , %) и сходства видов по Жаккару (K_j , %), а для экологической – применяли шкалу А.А. Калугиной-Гутник, базирующейся на данных о сроках вегетации водорослей, их встречаемости в Черном море, об их галобных и сапробных предпочтениях [15]. С учетом значений коэффициента R виды делили на группы: постоянные (R более 50 %), добавочные (R менее 50 %, но более 25 %) и случайные (R менее 25 %) [16]. По шкале доминирования Е.Л. Любарского, а также по индивидуальной фитомассе видов выявляли группы доминантов и содоминантов [17].

Для выявления вариабельности отдельных характеристик сообщества вычисляли коэффициент вариации (C_v , %) и с учетом его величины определяли степень изменчивости признаков по шкале Г.Н. Зайцева [18]. Статистическую обработку материала проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными на уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Состояние макрофитобентоса и его изменчивость в прибрежье Голубого залива в летне-осенний период. С июня по октябрь 2008 г. в прибрежной зоне Голубого залива обнаружены 44 вида, 52 % которых составляют красные водоросли (Rhodophyta – Rh), 30 % – зеленые (Chlorophyta – Ch) и остальные – бурые (Ochrophyta – Och) (табл. 1).

Таблица 1

Список видов и их встречаемость (R) в составе макрофлоры Голубого залива

| Таксон | | R, % | |
|-------------------------|---|------|-----|
| | | 1* | 2* |
| Chlorophyta | | | |
| Ulvophyceae | | | |
| Ulvales | | | |
| Ulvaceae | | | |
| 1. | <i>Ulva flexuosa</i> Wulfen | 20 | 20 |
| 2. | <i>U. intestinalis</i> L. | 60 | 60 |
| 3. | <i>U. linza</i> L. | 20 | |
| 4. | <i>U. rigida</i> C. Agardh | 80 | 80 |
| Ulvellaceae | | | |
| 5. | <i>Ulvella scutata</i> (Reinke) R. Nielsen | 20 | |
| Cladophorales | | | |
| Boodleaceae | | | |
| 6. | <i>Cladophoropsis membranacea</i> (H. Bang ex C. Agardh) Borgesen | 20 | |
| Cladophoraceae | | | |
| 7. | <i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillwyn) Kütz. | 40 | 20 |
| 8. | <i>Ch. Linum</i> (O.F. Müll.) Kütz. | 40 | 20 |
| 9. | <i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz. | 40 | 60 |
| 10. | <i>Cl. laetevirens</i> (Dillwyn) Kütz. | 40 | 40 |
| 11. | <i>Cl. sericea</i> (Hudson) Kütz. | 40 | 40 |
| 12. | <i>Cl. vadorum</i> (Aresch.) Kütz. | 40 | 40 |
| Ulotrichales | | | |
| Ulotrichaceae | | | |
| 13. | <i>Spongomorpha aeruginosa</i> (L.) C. Hoek | 20 | 20 |
| Ochrophyta | | | |
| Phaeophyceae | | | |
| Sphacelariales | | | |
| Cladostephaceae | | | |
| 14. | <i>Cladostephus spongiosum</i> (Huds.) C. Agardh | 40 | 20 |
| Sphacelariaceae | | | |
| 15. | <i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh | 80 | 60 |
| Fucales | | | |
| Sargassaceae | | | |
| 16. | <i>Cystoseira crinita</i> Duby | 60 | 80 |
| 17. | <i>C. barbata</i> (Stackh.) C. Agardh | 100 | 100 |
| Ectocarpales | | | |
| Acinetosporaceae | | | |
| 18. | <i>Feldmannia lebelii</i> (Areschoug ex P. Crouan & H. Crouan) | 20 | 20 |
| Chordariaceae | | | |
| 19. | <i>Corynophlaea umbellata</i> (C. Agardh) Kütz. | 60 | 80 |
| Dictyotales | | | |
| Dictyotaceae | | | |
| 20. | <i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy | 40 | 60 |
| 21. | <i>Dictyota spiralis</i> Mont. | 20 | |
| 22. | <i>D. fasciola</i> (Roth) J.V. Lamour. | 40 | 40 |
| Rhodophyta | | | |
| Florideophyceae | | | |
| Acrochaetiales | | | |
| Acrochaetiaceae | | | |

| | | | |
|-----------------------|--|-----|-----|
| 23. | <i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Nägeli | 40 | 40 |
| Ceramiales | | | |
| Wrangeliaceae | | | |
| 24. | <i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh) Ardissonne | 20 | |
| Ceramiaceae | | | |
| 25. | <i>Callithamnion corymbosum</i> (Sm.) Lyngb. | 60 | 40 |
| 26. | <i>C. granulatum</i> (Ducluz.) C. Agardh | 20 | 20 |
| 27. | <i>Ceramium virgatum</i> Roth | 60 | 40 |
| 28. | <i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth | 60 | 80 |
| 29. | <i>C. ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluz. | 100 | 100 |
| 30. | <i>C. deslongchampsii</i> Chauv. ex Duby | 40 | 20 |
| 31. | <i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye | 60 | 40 |
| Delesseriaceae | | | |
| 32. | <i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh | 20 | |
| Dasyaceae | | | |
| 33. | <i>Dasya baillouviana</i> (S.G. Gmel.) Mont. | | 20 |
| Rhodomelaceae | | | |
| 34. | <i>Polysiphonia denudate</i> (Dillwyn) Grev. ex Harv. | 40 | 40 |
| 35. | <i>P. opaca</i> (C. Agardh) Moris & De Not. | | 20 |
| 36. | <i>Leptosiphonia brodiei</i> (Dillwyn) A.M. Savoie & G.W. Saunders | 20 | |
| 37. | <i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze | 20 | 40 |
| 38. | <i>Palisada perforata</i> (Bory) K.W. Nam | 40 | 20 |
| 39. | <i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh | 80 | 80 |
| Gelidiales | | | |
| Gelidiaceae | | | |
| 40. | <i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon | 40 | 40 |
| 41. | <i>G. spinosum</i> (S.G. Gmel.) P.C. Silva | 80 | 40 |
| Corallinales | | | |
| Corallinaceae | | | |
| 42. | <i>Jania rubens</i> (L.) J.V. Lamour. | 20 | 20 |
| 43. | <i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis & Sol.) | 80 | 60 |
| Hydrolithaceae | | | |
| 44. | <i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamour.) | 20 | 20 |
| Gigartinales | | | |
| Phylloporaceae | | | |
| 45. | <i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S. Dixon | 20 | 20 |
| Halymeniales | | | |
| Halymeniaceae | | | |
| 46. | <i>Dermocorynus dichotomus</i> (J. Agardh) Gargiulo | 20 | |

Примечание: встречаемость (R) 1* – внутригодовая, 2* – межгодовая.

Такой характер распределения видов между отделами в районе исследований (локальное разнообразие) и в масштабах Черного моря (региональное разнообразие) соответствует друг другу [19-22]. Виды, вегетирующие в летне-осенний период, относятся к 29 родам, 22 семействам и 13 порядкам. Среди Ch наиболее обильно представлены такие роды, как *Cladophora* и *Ulva*, а все роды отдела Och являются одно- и реже двувидами. Разнообразие родов красных водорослей по числу представленных видов гораздо выше, чем у Ch и Och. Видовое господство Rh проявляется ежемесячно. Остальные отделы в это время представлены равным или близким к нему числом видов.

Величина коэффициента встречаемости колеблется от 20 (17 видов) до 100 % (2 вида). Анализ распределения видов по группам постоянства указал на незначительное количественное преимущество случайных видов (39 % общего числа видов) над постоянными и добавочными, поэтому распределение по всем группам можно считать относительно равномерным. Все группы сформированы представителями трех отделов, вклад которых неоднозначен. Случайная и постоянная группы в основном сложены красными водорослями, в добавочной группе незначительное преимущество проявляют зеленые водоросли. В свою очередь, каждый отдел отличается своим соотношением групп постоянства. Так, среди Ch наибольшее и в равной степени развитие получают случайные и добавочные компоненты системы постоянства, среди Och – добавочные и постоянные, среди Rh – случайные и постоянные. Среди Ch высокими показателями встречаемости обладают *Ulva rigida* (R = 80 %) и *U. intestinalis* (R = 60 %). Основная же часть видов данного отдела встречается в течение одного или двух месяцев. Самым постоянным компонентом Och является *Cystoseira barbata*, за ней следует *Sphacelaria cirrosa*. Среди красных водорослей наиболее распространенными видами являются *Ceramium ciliatum*, *Gelidium spinosum*, *Ellisolandia elongata* и *Laurencia coronopus*. В целом же в исследованном сообществе более половины видов (68%) водорослей проявляют низкую встречаемость (R равно 20 или 40 %).

Таким образом, среди отделов видовой комплекс бурых водорослей в целом во времени отличается постоянством, а зеленых – выраженной вариабельностью. Константное ядро исследованного фитоценоза (R = 80–100 %) объединяет всего лишь 14 % общего числа видов, большей частью принадлежащих Rh.

В период с июня по сентябрь 2008 г. абсолютное число видов в ценозе находится примерно на одном уровне, тогда как в сентябре наблюдается его резкое снижение (рис. 2). Сентябрьский минимум общего абсолютного числа видов в сообществе тесно связан с такими процессами, как смена поколений у большинства видов и завершение вегетации многих летних форм. В последующем наблюдается активизация ростовых процессов, приводящая к проявлению октябрьского максимума. Такая же тенденция характерна для изменений абсолютного и относительного числа родов всего ценоза и Rh, в частности. Без изменений остается видовая пропорция отделов (1Ch : 1Och : 2Rh), свидетельствующая о высоком вкладе красных водорослей в локальное разнообразие фитобентоса.

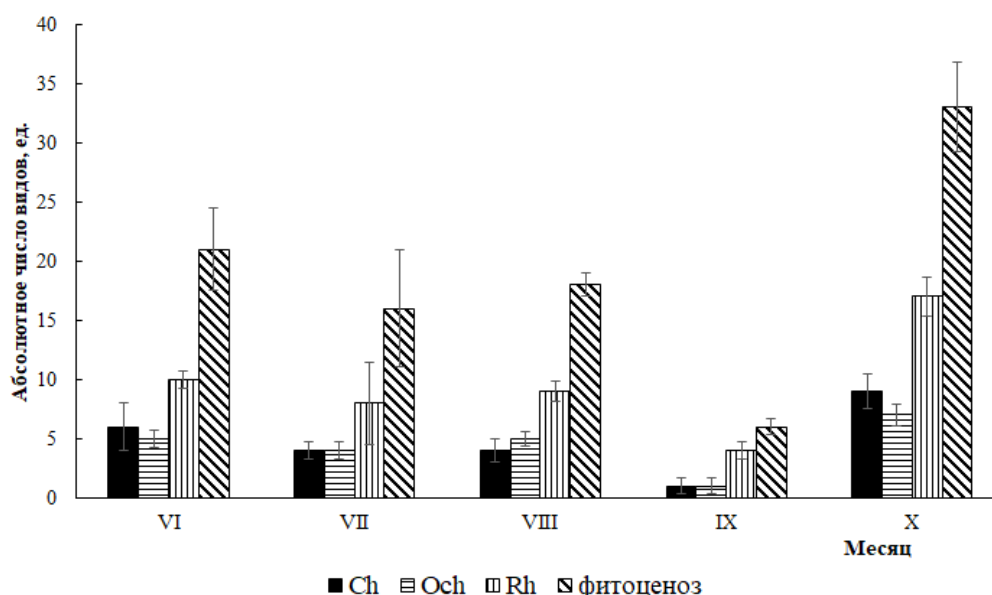


Рис. 2. Внутригодовые изменения абсолютного числа видов макроводорослей в районе исследований (2008 г.)

С учетом шкалы варьирования биологических признаков Г.Н. Зайцева [18] абсолютное число видов подвержено «значительным» колебаниям во времени, тогда как относительное меняется слабо («нижняя» норма) (табл. 2).

Таблица 2

**Показатели изменчивости видового состава и фитомассы макроводорослей
в акватории Голубого залива**

| Отдел | Межгодовая изменчивость | | | Внутригодовая изменчивость | | |
|------------------|-------------------------|-------------|---------------|----------------------------|-----------|---------------|
| | $x \pm \sigma^*$ | $C_v^*, \%$ | тип | $x \pm \sigma$ | $C_v, \%$ | тип |
| Виды | | | | | | |
| Ch | $4,0 \pm 1,1$ | 31,0 | верхняя норма | $4,8 \pm 2,6$ | 61,0 | очень большая |
| Och | $4,6 \pm 1,0$ | 25,0 | верхняя норма | $4,4 \pm 1,9$ | 50,0 | значительная |
| Rh | $8,0 \pm 2,1$ | 29,0 | верхняя норма | $9,6 \pm 4,1$ | 49,0 | значительная |
| фитоценоз | $16,6 \pm 3,6$ | 25,0 | верхняя норма | $18,8 \pm 8,5$ | 52,0 | значительная |
| Фитомасса | | | | | | |
| Ch | $285,3 \pm 1,1$ | 103,0 | очень большая | $263,9 \pm 272,0$ | 117,0 | аномальная |
| Och | $3051,1 \pm 1,0$ | 38,0 | верхняя норма | $2989,7 \pm 1063,0$ | 41,0 | верхняя норма |
| Rh | $496,1 \pm 2,1$ | 73,5 | большая | $542,1 \pm 298,0$ | 63,0 | очень большая |
| фитоценоз | $3832,5 \pm 3,6$ | 34,0 | верхняя норма | $3795,7 \pm 1173,4$ | 35,0 | верхняя норма |

Примечание: здесь и далее $x \pm \sigma^*$ – среднее число видов с доверительным интервалом, C_v – коэффициент вариации.

О качественном своеобразии фитоценоза в разные месяцы можно судить по величине коэффициента Жаккара. Оказалось, что его среднее значение для каждого отдела низкое и в порядке убывания показателя отделы можно расположить следующим образом: Och>Rh>Ch. Иными словами, наиболее вариативным в летне-осенний период выглядит видовой комплекс Ch. В нем особенно мало сходных видов в августе и октябре (8 %), в июле и августе (14 %). Только в июне и октябре сходство касается трети видового состава. В июне наблюдается интенсивная вегетация многих видов, а в октябре, после структурных трансформаций летней флоры, формируется второй пик в развитии сообщества.

По отношению к факторам среды идентифицированные виды водорослей относятся к 12 экологическим группам по показателям галобности, сапробности, продолжительности вегетации и встречаемости в Черном море. Перечень идентифицированных экологических групп представлен в табл. 3. Наиболее обильно представлены морские, ведущие, однолетние и олигосапробные виды, доля которых достаточно высока и составляет 47–67 % от общего числа видов, обнаруженных в летне-осенний период 2008 г. Такое распределение видов между экогруппами характерно для подавляющего большинства прибрежных районов Крыма [19–22]. Невысоким видовым разнообразием характеризуются солонатоводная, сопутствующая и полисапробная группы. Кроме групп, доминирующих по уровню видового разнообразия, следует выделить многолетнюю, солонатоводно-морскую и мезосапробную группы, вклад которых меньше, но и он достигает 30–37 % общего состава. Среди идентифицированных видов водорослей нет представителей пресноводно-солонатоводного комплекса.

Более половины групп проявляют 100 % встречаемость. На 20 % этот показатель ниже у редкой и на 40 % – у солонатоводной и полисапробной групп. Экоспектр сообщества только в августе и сентябре является неполночленным из-за отсутствия некоторых групп. Каждый отдел характеризуется своим набором групп, доминирующих по числу видов. Ch отличается высоким видовым разнообразием солонатоводно-морской, однолетней и мезосапробной групп, что, впрочем, характерно и для зеленых водорослей всего Черного моря. Все экогруппы по признаку встречаемости представлены в отделе Ch равной долей. Och в районе исследований на 100 % состоит из морских, ведущих и олигосапробных видов. Для этого отдела характерно равное развитие одно- и многолетников. Эти же группы являются базовыми среди Rh, но с меньшей долей участия (48–78 %). Полученные данные позволяют сделать заключение, что общим для комплекса базовых экогрупп трех отделов является только присутствие среди них однолетних и ведущих видов. Высокую степень сходства проявляют экоспектры Och и Rh. К тому же, в отличие от Ch, они одинаково являются неполночленными.

Таблица 3

Показатели изменчивости видового состава экологических групп в акватории Голубого залива

| Группа | Межгодовая изменчивость | | | Внутригодовая изменчивость | | |
|-----------------------------|-------------------------|-------------|---------------|----------------------------|-----------|---------------|
| | $x^* \pm \sigma$ | $C_v^*, \%$ | тип | $x \pm \sigma$ | $C_v, \%$ | тип |
| Продолжительность вегетации | | | | | | |
| однолетняя | $7,0 \pm 1,4$ | 23,0 | нижняя норма | $8,0 \pm 4,1$ | 59,0 | значительная |
| многолетняя | $5,6 \pm 2,1$ | 43,0 | верхняя норма | $7,4 \pm 3,1$ | 47,0 | значительная |
| сезонная | $4,0 \pm 1,4$ | 39,5 | верхняя норма | $3,0 \pm 1,4$ | 53,0 | значительная |
| Галобность | | | | | | |
| солонатоводная | – | – | – | $0,6 \pm 0,5$ | 91,0 | очень большая |
| солонатоводно-морская | $5,2 \pm 1,3$ | 28,5 | верхняя норма | $6,0 \pm 3,2$ | 61,0 | очень большая |
| морская | $10,8 \pm 3,1$ | 33,0 | верхняя норма | $12,2 \pm 5,1$ | 48,0 | значительная |
| Встречаемость в Черном море | | | | | | |
| ведущая | $13,1 \pm 2,9$ | 25,0 | верхняя норма | $14,2 \pm 5,1$ | 41,0 | верхняя норма |
| сопутствующая | $1,4 \pm 1,0$ | 81,0 | большая | $1,6 \pm 1,6$ | 113,0 | аномальная |
| редкая | $2,0 \pm 1,2$ | 71,0 | большая | $3,0 \pm 2,2$ | 85,0 | большая |
| Сапробность | | | | | | |
| олигосапробная | $9,4 \pm 2,9$ | 35,0 | верхняя норма | $10,8 \pm 5,7$ | 60,0 | значительная |
| мезосапробная | $5,2 \pm 0,7$ | 16,0 | нижняя норма | $5,4 \pm 1,9$ | 41,0 | значительная |
| полисапробная | $2,0 \pm 0,9$ | 50,0 | значительная | $2,6 \pm 1,3$ | 58,0 | значительная |

Перечень доминирующих по числу видов экогрупп, за исключением групп водорослей с разной продолжительностью жизни, в летне-осенний период мало изменчив. Ежемесячно основу экологического состава создают морские, ведущие и олигосапробные виды (50–100 %).

Высокое видовое разнообразие макрофитобентоса в октябре и низкое в сентябре предопределяет временную локацию максимумов и минимумов абсолютного числа видов в большинстве экогрупп. Сопоставление сроков проявления экстремумов абсолютного и относительного числа видов выявляет наличие следующих вариантов ситуации: а) минимум абсолютного числа видов сочетается во времени с максимумом относительного выражения показателя (у ведущей, мезо- и полисапробной групп); б) минимумы абсолютного и относительного числа видов в группах приходятся на один и тот же месяц (у однолетней, солонатоводной, солонатоводно-морской, сопутствующей и олигосапробной групп); в) повторение предыдущей ситуации, но в отношении максимумов (у однолетней, редкой и олигосапробной групп).

Изменчивость абсолютного числа видов в группах по месяцам соответствует шести типам: от «нижненормального» до «аномально высокого» с превалированием «значительного» типа. Относительное число видов более устойчиво во времени, поскольку основным типом его изменчивости является «нормальный». Высокую степень помесечных изменений претерпевает видовой состав солонатоводной, редкой и сопутствующей групп (табл. 3).

Таким образом, абсолютное число видов в экогруппах относится к динамичным признакам, так как преобладающим типом его изменений является «значительный». У относительного числа видов превалирует умеренный «нормальный» тип изменчивости.

Общая фитомасса макрофитобентоса в Голубом заливе варьирует от 2584 до 5860 г/м², достигая в среднем 3796 ± 1173 г/м² (табл. 2). Среди отделов каждый месяц наибольшим участием в формировании фитомассы всего сообщества выделяется Och, среди видов – *Cystoseira crinita* и *C. barbata*, последовательно из месяца в месяц сменяющие друг друга. На их долю приходится от 36 до 87 % общей фитомассы сообщества. Виды-доминанты относятся к морской, ведущей, многолетней и олигосапробной группам. Вторую позицию, как правило, занимают виды Rh. Группа содоминантов включает по одному представителю из каждого отдела. *C. barbata* является факультативным доминантом, поскольку изредка функционирует в качестве содоминанта.

Применение шкалы Е.Л. Любарского к данным по относительной фитомассе видов, обитающих в прибрежье Голубого залива, позволило выявить особенности системы доминирования в разные месяцы. Она неизменно во времени включала виды малозначимой и второстепенной категорий. На до-

лю лидирующей малозначимой категории приходилось 56 – 74 % общего числа видов. Только в сентябре обе категории были представлены равной долей, объединяя в себе 66 % видов. Субдоминантная группа отсутствовала в начале лета, а доминантная – в период с июля по сентябрь. Абсолютно доминантная группа входила в систему продукционного доминирования в период отсутствия доминантной. Обе группы состояли из видов цистозиры.

Для изменений продукционной характеристики отделов одинаково характерна приуроченность ее максимума к летним месяцам (у Ch – июль, у Och – июнь, у Rh – август) (рис. 3). Время проявления минимума суммарной фитомассы отделов не совпадает: у Och и Ch он зафиксирован осенью, у Rh – в середине лета. Наиболее изменчивой во времени является общая фитомасса зеленых водорослей, а наименее – бурых. Rh в этом отношении не только занимает промежуточное положение, но и характеризуется отсутствием совпадения интенсивности временных изменений и их абсолютной и относительной фитомассы.

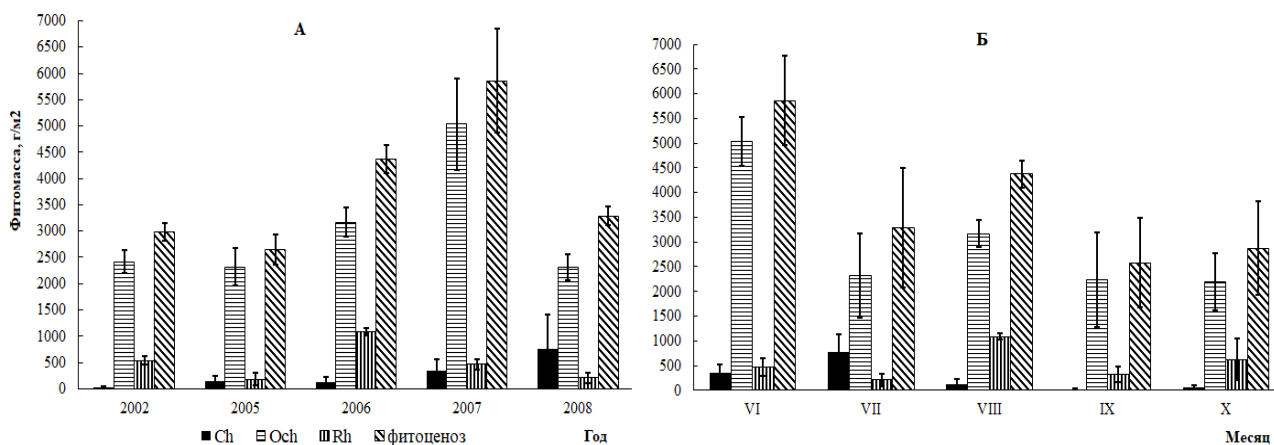


Рис. 3. Межгодовые (А) и внутригодовые (Б) изменения абсолютной фитомассы макроводорослей в районе исследований

Сочетание максимума общей фитомассы видов Och с таким же уровнем этой характеристики у всего сообщества, высокая встречаемость и доминантная роль видов цистозиры позволяют утверждать, что в прибрежной зоне залива произрастает цистозировый фитоценоз.

Межгодовые флуктуации макрофитобентоса прибрежья Голубого залива. В один и тот же сезон (лето), но в разные годы (2002–2008 гг.) в прибрежье залива произрастали 38 видов 24 родов, 17 семейств, 11 порядков из отделов Och, Ch и Rh. Составленный список видов на 78 % совпадал с таковым для фитобентоса летне-осеннего периода одного и того же года (табл. 1). Помимо этого, он содержал не обнаруженные ранее виды *Feldmannia lebelii* и *Dasya baillouviana*.

Все отделы проявляли максимально высокую встречаемость, а среди видов она была характерна только *Cystoseira barbata* и *Ceramium ciliatum*. Еще четыре вида обладали встречаемостью, равной 80 %. Видовой состав сообщества в целом и Ch, в частности, равномерно распределялся между группами постоянства, тогда как среди Och было больше постоянных видов, среди Rh – случайных и добавочных.

В отличие от изменений видового состава цистозирового фитоценоза в пределах одного и того же года, его межгодовые флуктуации летом происходили с меньшей интенсивностью (табл. 2). Особенно это касалось относительного числа видов («нижняя» норма). Достаточно константной во времени выглядела видовая пропорция отделов и прежде всего соотношение видов зеленых и бурых водорослей (1Ch : 1Och), что ранее было отмечено для помесечных изменений видового состава. Очевидно, такое постоянство является важным фактором в поддержании «каркаса» видовой структуры цистозирового фитоценоза во времени. При этом необходимо учитывать, что межгодовое сходство видового комплекса Och, в отличие от других отделов, проявлялось на уровне половины обнаруженных видов ($K_j = 46\%$) и тем самым именно бурые водоросли в условиях Голубого залива обеспечивали сохранность такой системы, как фитоценоз. В свою очередь, два других отдела поддерживали многовариантность разнообразия видов в изменчивых условиях прибрежья. От года к году их состав был способен обновляться почти на 80 %.

Ежегодно в состав макрофитобентоса входили водоросли 12 экогрупп, более половины которых имели 100 %-ную встречаемость. Фитоценоз только в 2005 и 2006 гг. был редуцирован за счет видов солоноватоводной, редкой и сопутствующей групп. Наибольшее развитие среди групп получали однолетняя, морская, ведущая и олигосапробная, то есть те группы, которые известны как базовые для всего Черного моря. Среднее число видов в группах изменялось от $7,0 \pm 1,4$ у однолетников до $13,2 \pm 2,9$ у ведущей группы. Совсем немного уступала однолетникам многолетняя группа (табл. 3). Среди базовых групп ведущая доминировала не только единолично, но и синхронно с другими представителями групп разной встречаемости в Черном море. В 2005 г. можно было наблюдать равное развитие морской и солоноватоводно-морской, олиго- и мезосапробной групп. Состав базовых групп с разным сроком вегетации входящих в них водорослей отличался более выраженной межгодовой изменчивостью, но даже при этом наличие среди них однолетников являлось обязательным.

Видовой состав экогрупп, за исключением тех, что были представлены небольшим числом видов и с низким уровнем встречаемости, варьировал по годам умеренно, в пределах биологической «нормы». В этом, в частности, заключалось отличие внутри- и межгодовой динамики одного и того же признака (табл. 3).

Проявление экстремумов абсолютной и относительной фитомассы отделов и слагаемого ими фитоценоза в целом не имело строгой временной локации (табл. 2, рис. 3). Полученные данные неизменно свидетельствовали о высоком продукционном преимуществе Och в любой отрезок времени. На виды этого отдела в разные годы приходилось от 70 до 87 % фитомассы ценоза. Продукционными доминантами всегда были оба вида цистозир. Иногда такая роль сменялась их содоминантной позицией. Только в конце наблюдений *Cystoseira crinita* не была обнаружена в пробах, а роль доминанта перешла к зеленой водоросли *Ulva intestinalis*. Несмотря на это, исследования фитобентоса в разные месяцы одного и того же года и в летний период разных лет подтверждают верность причисления изученного сообщества к формации *Cystoseireta* и к одной из ее ассоциаций, господствующий ярус которой образован *C. crinita* и *C. barbata* [15].

Выводы

1. В ходе внутри- и межгодовых исследований было установлено, что в прибрежье Голубого залива произрастают 46 видов макроводорослей, относящихся к 29 родам, 21 семейству, 31 порядку отделов Chlorophyta, Ochrophyta, Rhodophyta. Локальный характер распределения видов между отделами соответствует региональному, то есть в масштабах Черного моря, и свидетельствует о видовом господстве красных водорослей.

2. Группы постоянства представлены примерно равным числом видов. Константное ядро фитоценоза объединяет ограниченное число видов, большей частью принадлежащих Rhodophyta.

3. Экологическая структура фитоценоза в заливе сформирована 12 экогруппами. Наибольшим видовым разнообразием отличаются морские, ведущие, однолетние и олигосапробные виды. Отмечено отсутствие в фитоценозе пресноводно-солоноватоводного комплекса видов. Каждый отдел характеризуется своим набором базовых экогрупп.

4. Среди отделов наибольшим участием в продукционном процессе отличаются Ochrophyta, среди видов – *Cystoseira*.

5. Особенности временной динамики характеристик исследованного фитоценоза являются высокая изменчивость видового разнообразия и фитомассы Chlorophyta, а также абсолютного числа видов в экогруппах. Без превышения биологической «нормы» осуществляются внутригодовые изменения видового разнообразия и фитомассы Ochrophyta, относительного числа видов в отделах и экогруппах. Межгодовые флуктуации видового состава летних фитоценозов и их экогрупп, в отличие от внутригодовых, происходят с меньшей интенсивностью. Большую часть времени (в пределах одного года и в разные годы) неизменными остаются видовая пропорция отделов (1Ch : 1Och : 2Rh), продукционное доминирование бурых водорослей и среди них видов цистозир.

6. Сочетание максимума общей фитомассы видов Ochrophyta с таким же уровнем характеристики у всего сообщества, высокая встречаемость и продукционная доминантность видов цистозир позволяют утверждать, что в прибрежье залива располагается цистозировый фитоценоз. Несмотря на антропогенный пресс, фитоценоз сохраняет основные структурно-функциональные черты макрофитобентоса Черного моря, очевидно, за счет адекватных адаптаций.

Работа выполнена по теме госзадания ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского РАН, номер госрегистрации АААА-А18-118021350003-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Игнатов Е.И., Орлова М.С., Санин А.Ю. Береговые морфосистемы Крыма. Севастополь: ЭКОСИ-Геофизика, 2014. 265 с. DOI:10.15356/0435-4281-2016-1-55-63.
2. Игнатов Е.И., Лукьянова С.А., Соловьева Г.Д. Морские берега Крыма // Геоморфология. М., 2016. № 1. С. 55-63. DOI: 10.15356/0435-4281-2016-1-55.
3. Кондратьев С.И., Вареник А.В., Внуков Ю.Л., Гуров К.И., Козловская О.Н., Котельянец Е.А., Медведев Е.В., Орехова Н.А., Свищев С.В., Хоружий Д.С., Коновалов С.К. Голубой залив как подспутниковый полигон для оценки гидрохимических характеристик в шельфовых областях Крыма // Морской гидрофизический журнал. 2016. № 1.С. 49-61.
4. Грузинов В.М., Дьяков Н.Н., Мезенцева И.В., Мальченко Ю.А., Жохова Н.В. Проблемы состояния морской окружающей среды Крымского полуострова // Тр. государственного океанографического института. М., 2018. № 219. С. 124-151.
5. Евстигнеева Д.С., Кондратьев С.И., Метик-Дионова В.В. Динамика кислорода в поверхностных водах прибрежной зоны Голубого залива в весенне-осенний период // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. науч. тр. 2012. Вып. 26 (1). С. 310-316.
6. Кадастровый отчет по ООПТ памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у скалы Дива и горы Кошка» 09.10.2019. URL: <http://www.oopt.aari.ru> (дата обращения: 10.11.2019)
7. Миронова Н.В., Рябогина В.Г. Запасы макрофитов в районе Голубого залива (ЮБК) // Биоразнообразие и устойчивое развитие: тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. (Симферополь, 19–22 мая 2010 г.). Симферополь, 2010. С. 156-158.
8. Остроносова Е.Б. Особенности эпифитирования черноморских видов цистозеры в условиях эвтрофирования (Голубой залив, южный берег Крыма) // Рыбное хозяйство Украины. 2005. № 7. С. 109-111.
9. Маслов И.И. Альгофлора заповедных морских акваторий Крымского полуострова: макрофиты // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: матер. Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Ч. 2: Альгология, Микология, Лихенология, Бриология. 2008. С. 60-62.
10. Мильчакова Н.А. Динамика ценопопуляций и проблемы охраны макрофитов на Черноморском шельфе Украины // Растительный мир в Красной книге Украины: реализация глобальной стратегии сохранения растений: матер. II Межд. конф. (г. Умань, 9–12 октября 2012 г.). С. 209-212.
11. Трощенко О.А., Куфтаркова Е.А., Лисицкая Е.В., Поспелова Н.В., Родионова Н.Ю., Субботин А.А., Еремин И.Ю. Результаты комплексных экологических исследований на акватории мидийно-устричной фермы (Голубой залив, Крым, Чёрное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря, 2012. Вып. 26 (1). С. 291-309.
12. Калугина А.А. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. М., 1969. С. 105-113.
13. Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.–Л.: Изд-во «Наука», 1967. 397 с.
14. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org>. (дата обращения: 08.11.2019).
15. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 248 с.
16. Даждо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 245 с.
17. Количественные методы экологии и гидробиологии: сб. науч. трудов, посвящ. памяти А.И. Баканова / отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. 404 с.
18. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М: Наука, 1990. 296 с.
19. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Макрофитобентос прибрежной зоны Батилимана (Черное море, заказник «Мыс Айя») // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология», 2018. № 4. С. 100-117. DOI:10.26456/vtbio31
20. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Бентосная флора бухты Карантинная в условиях антропогенного воздействия (Севастопольский регион, Черное море) // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отд. Биологический. 2019. Т. 124, вып. 1. С. 47-62.
21. Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Structure and dynamics of macrophyte fouling of a hydraulic structure (Black Sea) // Power Technology and Engineering. 2019. Vol. 53, iss. 1. P. 14- 22. DOI: 10.1007/s10749-019-01027-7.
22. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Экологическое разнообразие и продукционная характеристика водорослей обрастания твердых субстратов и гидротехнического сооружения в Черном море (мыс Мартыан) // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2019. Т. 29, вып. 3. С. 346–352. DOI: 10.35634/2412-9518-2019-29-3-346-352.

Евстигнеева Ирина Константиновна, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник отдела биотехнологий и фиторесурсов

E-mail: ikevstigneeva@gmail.com

Танковская Ирина Николаевна, младший научный сотрудник

E-mail: itankovskaya@gmail.com

ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН
29901, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2

I.K. Evstigneeva, I.N. Tankovskaya

LOCAL ASPECTS OF REGIONAL DIVERSITY AND DYNAMICS OF MACROPHYTOBENTOS IN THE BLACK SEA (BLUEBAY)

DOI: 10.35634/2412-9518-2020-30-1-18-28

The species composition, ecological structure, features of phytomass formation and their variability over time are described. The phytocenosis includes 46 macroalgae species of Chlorophyta, Ochrophyta and Rhodophyta phylums. Among the phylums, the highest diversity of species and genera was noted for Rhodophyta. The ecological structure of the phytocenosis is formed by algae from 12 ecogroups, among which marine, leading, annual, and oligosaprobic species dominate. Species of Ochrophyta phylum, and especially representatives of the genus *Cystoseira*, are most involved in the production process. A peculiarity of the temporal dynamics of the characteristics of the studied phytocenosis is high variability of the species diversity and phytomass of Chlorophyta, as well as the absolute number of species in ecogroups. The biological “norm” is not exceeded for intra-annual changes in the species diversity and phytomass of Ochrophyta, and the relative number of species in phylums and ecogroups. Rhodophyta in this respect is intermediate. Interannual fluctuations in the species composition, in contrast to intra-annual fluctuations, occur with lower intensity. The species proportion of phylums remains constant over time. It was shown that cystosiric phytocenosis, despite the anthropogenic press, retains the basic structural and functional features of macrophytobenthos of the Black Sea.

Keywords: phytocenosis, species composition, ecological structure, phytomass, dominants, variability, the Blue Bay, the Black Sea.

REFERENCES

1. Ignatov E.I., Orlova M.S., Sanin A.Yu. *Beregovye morfosistemy Kryma*. [Coastal morphosystems of Crimea], Sevastopol: ECOSI-Geophysics Publ., 2014, 265 p. DOI:10.15356/0435-4281-2016-1-55-63 (in Russ.).
2. Ignatov E.I., Lukynova S.A., Solovieva G.D. [The seashores of the Crimea], in *Geomorfologiya*, 2016, no 1, pp. 55-63. DOI:10.15356/0435-4281-2016-1-55 (in Russ.).
3. Kondrat'ev S.I., Varenik A.V., Vnukov Yu.L., Gurov K.I., Kozlovskaya O.N., Kotel'yanets E.A., Medvedev E.V., Orekhova N.A., Svishchev S.V., Khoruzhiy D.S., Konovalov S.K. [Blue Bay as a Sub-Satellite Ground for Evaluating Hydrochemical Characteristics in the Shelf Areas of the Crimea], in *Morskoy gidrofizicheskiy zhurnal [Physical oceanography]*, 2016, no.1, pp. 49–61 (in Russ.).
4. Gruzinov V.M., D'yakov N.N., Mezentseva I.V., Mal'chenko Yu.A., Zhokhova N.V. [Pollution of coastal waters Crimea wastewater discharge], in *Trudy gosudarstvennogo okeanograficheskogo instituta*, 2018, no. 219, pp. 124-151 (in Russ.).
5. Evstigneeva D. S., Kondrat'ev S. I., Metik-Diyunova V. V. [Dynamics of oxygen in the surface waters of the coastal zone of the Blue Bay in the spring-autumn period], in *Sborn. nauch. tr. "Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa"*, 2012, iss. 26 (1), pp. 310 – 316 (in Russ.).
6. *Kadastryy otchet po OOPT pamyatnik prirody regional'nogo znacheniya «Pribrezhnyy akval'nyy kompleks u skaly Diva i gory Koshka»* [Cadastral report on protected areas of nature monument of regional significance “Coastal aquatic complex at the cliff of Diva and Mount Cat”] 09.10.2019, Available at: <http://www.oopt.aari.ru> (accessed: 10.11.2019) (in Russ.).
7. Mironova N.V., Ryabogina V.G. [Macrophyte Reserves in the Blue Bay Area (SC)], in *Tezisy dokl. Mezhd. nauch.-prakt. konf. "Bioraznoobrazie i ustoychivoe razvitie"*, (Simferopol, May 19–22, 2010). Simferopol, 2010, pp. 156-158 (in Russ.).
8. Ostronosova E.B. [Features of epiphytic Black Sea species of *Cystoseira* under eutrophication conditions (Blue bay, southern coast of Crimea)], in *Rybnoe khozyaystvo Ukrainy*, 2005, no. 7, pp. 109–111 (in Russ.).

9. Maslov I.I. [Algoflora of protected marine areas of the Crimean peninsula: macrophytes], in *Mater. Vseros. konf. "Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka"*, Ch. 2: *Al'gologiya, Mikologiya, Likhenologiya, Briologiya*, (Petrozavodsk, September 22-27, 2008), 2008, pp. 60-62 (in Russ.).
10. Milchakova N.A. [Dynamics of coenopopulations and problems of macrophyte conservation on the Black Sea shelf of Ukraine], in *Mater. II Mezhd. konf. "Rastitel'nyy mir v Krasnoy knige Ukrainy: realizatsiya global'noy strategii sokhraneniya rasteniy"*, (Uman, October 9-12, 2012), 2012, pp. 209-212 (in Russ.).
11. Troshchenko O.A., Kuftarkova E.A., Lisickaya E.V., Pospelova N.V., Rodionova N.Yu., Subbotin A.A., Eremin I.Yu. [The results of comprehensive environmental studies in the water area of the mussel-oyster farm (BlueBay, Crimea, the Black Sea)], in *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon morya [Ecological safety of coastal and shelf zones and integrated resource resources on the shelf]*, 2012, iss. 26 (1), pp. 291-309 (in Russ.).
12. Kalugina A.A. [Study of bottom vegetation of the Black Sea using light-diving equipment], in *Marine underwater research*, 1969, pp. 105-113 (in Russ.).
13. Zinova A.D. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodorosley yuzhnykh morey SSSR* [Guide for identification of green, brown and red algae of the southern seas of the USSR], Moscow – Leningrad: Nauka Publ., 1967, 397 p. (in Russ.).
14. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, Available at: <http://www.algaebase.org>. (accessed: 08.11.2019)
15. Kalugina-Gutnik A.A. *Fitobentos Chernogo moraya* [Phytobenthos of the Black Sea], Kiev: Naukova dumka Publ., 1975, 248 p. (in Russ.).
16. Dazho R. *Osnovy ekologii* [Fundamentals of ecology], Moscow: Progress Publ., 1975, 245 p. (in Russ.).
17. *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii: Sborn. nauch. trudov, posvyashch. pamyati A.I. Bakanova* [Quantitative methods in Ecology and Hydrobiology], Rozenberg G.S. (ed), Tolyatti: Samarskiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2005, 404 p. (in Russ.).
18. Zaytsev G.N. *Matematika v eksperimental'noj botanike* [Mathematics in Experimental Botany], Moscow: Nauka Publ., 1990, 296 p. (in Russ.).
19. Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. [Macrophytobenthos of the Batiliman seashore region (Black sea, «CapeAjja»)], in *Vestn. Tverskogo Gos. Univ. Ser. Biologiya i ekologiya*, 2018, no. 4, pp. 100 – 117. DOI: 10.26456/vtbio31 (in Russ.).
20. Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. [Benthic flora of the Quarantine Bay under conditions of anthropogenic impact (Sevastopol region, Black Sea)], in *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otd. Biologicheskij [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]*, 2019, vol. 124, iss. 1, pp. 47-62 (in Russ.).
21. Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Structure and dynamics of macrophyte fouling of a hydraulic structure (Black Sea), in *Power Technology and Engineering*, 2019, vol. 53, iss. 1, pp. 14-22. DOI: 10.1007/s10749-019-01027-7
22. Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. [Ecological diversity and productive characteristics of fouling algae of solid substrates and waterworks in the Black sea (cape Martyan)], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biology. Nauki o Zemle*, 2019, vol. 29, iss 3, pp. 346-352. DOI:10.35634/2412-9518-2019-29-3-346-352 (in Russ.).

Received 12.03.2020

Evstigneeva I.K., Candidate of Biology, Senior researcher at Department of Biotechnology and Phytoresources
E-mail: ikevstigneeva@gmail.com

Tankovskaya I.N., Junior researcher at Department of Biotechnology and Phytoresources
E-mail: itankovskay@gmail.com

Institute of Biology of the Southern Seas of RAS
Nakhimova ave., 2, Sevastopol, Russia, 299011