

БОТАНИКА

УДК: 581.526.323.3 (262.5)

МАКРОФИТОБЕНТОС ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ БАТИЛИМАНА (ЧЕРНОЕ МОРЕ, ЗАКАЗНИК «МЫС АЙЯ»)*

И.К. Евстигнеева, И.Н. Танковская

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь

Впервые для побережья исследованного региона составлен список из 63 видов макроводорослей, более половины которого приходится на Rhodophyta. Дана экологическая характеристика донной растительности, свидетельствующая о высоком развитии морских, ведущих, однолетних и олигосапробных видов. Анализ распределения видов по группам постоянства показал доминирование случайной группы. Определены границы и сила изменчивости абсолютного и относительного числа видов разных отделов и экологических групп. Относительное число видов в отделах и экогруппах менее изменчиво, чем абсолютное. Фитомасса сообщества изменяется в широких границах. Ее основная часть сформирована за счет функционирования видов Rhodophyta.

***Ключевые слова:** Черное море, заказник «Мыс Айя», Батилиман, макрофитобентос, встречаемость, эколого-таксономическая структура, фитомасса, доминанты, временная динамика.*

DOI: 10.26456/vtbio31

Введение. Государственный природный ландшафтный заповедник регионального значения «Мыс Айя» утвержден Постановлением Правительства г. Севастополя от 25. 05. 2015 г. № 417 – ПП. Объект расположен в юго-западной части Крыма и включает в себя несколько территорий, среди которых и урочище Батилиман Орлиновского лесничества. Морские границы заказника охватывают акваторию Черного моря шириной 300 м. Длина его береговой зоны составляет 9,5 км. Заказник представляет собой приморский природный комплекс с высоким уровнем биоразнообразия, эндемизма и наличием реликтовых видов. Одной из целей заказника является сохранение

* Работа подготовлена по теме госзадания ФГБУН ИМБИ РАН «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ 0828-2018-0004).

прилегающей морской акватории с ее биотой, а также обеспечение систематических наблюдений за состоянием его природных комплексов. К сожалению, морская и сухопутная территории заказника испытывают нерегламентированную рекреационную нагрузку в период с июня по сентябрь. Вся прибрежная зона как заказника в целом, так и входящего в него урочища Батилиман, за исключением скал, обрывающихся в море, является местом размещения кемпингов, пансионатов, оздоровительных лагерей и туристических баз. Это обстоятельство требует более внимательного изучения и наблюдения за состоянием прибрежной флоры на различных участках охраняемой территории. Понятно, что мониторинг состояния биоты любого объекта должен базироваться прежде всего на знаниях о ее составе и структуре. Для прибрежной зоны урочища Батилиман, как части охраняемой территории заказника, такие сведения крайне немногочисленны (Евстигнеева, Танковская, 2010). В связи с этим целью работы стало исследование видового состава, экологической структуры, особенностей формирования фитомассы макрофитобиоты, ее внутри- и разногодичной динамики в условиях прибрежной зоны урочища Батилиман.

Методика. Сбор альгологического материала проводили в период с 2001 по 2006 г. в береговой зоне заказника, где доминируют скальные формы рельефа и валунно-глыбовый субстрат. Водоросли отбирали методом пробных площадок размером 25 см x 25 см в четырехкратной повторности на глубине до 0,5 м (Калугина, 1969). Для объективной оценки видового разнообразия в районе Батилимана были привлечены данные о видовой структуре фитоценозов на рядом расположенных участках побережья пансионата «Изумруд», мыса Айя (район Инжира) и кутовой части бухты Ласпи.

Для характеристики флористического состава ценозов рассчитывали коэффициенты общности видов Жаккара (K_j , %) и их встречаемости (R , %). На основе данных о величине R виды распределяли по группам постоянства. Для оценки структуры фитоценозов применяли индекс видового разнообразия Шеннона (H) (Розенберг, 2005). Выявление силы и характера вариабельности отдельных характеристик ценоза производили на основе шестибалльной шкалы Г.Н. Зайцева, учитывающей величину коэффициента вариации C_v (Зайцев, 1990). Группы доминантов и содоминантов выявляли по шкале доминирования и индивидуальной фитомассе видов (Розенберг, 2005).

Статистическая обработка материала – построение таблиц и графиков, расчет средних, стандартного отклонения, стандартной ошибки и коэффициента вариации проводили с использованием пакета

программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными на уровне значимости $p \leq 0.05$.

Идентификацию водорослей проводили по определителю (Зинова, 1969) с учетом последних номенклатурных изменений (Guiry Guiry, 2017). Экологические характеристики водорослей даны по опубликованным и неопубликованным данным А.А. Калугиной-Гутник (Калугина-Гутник, 1975).

Результаты и обсуждение. Общая эколого-таксономическая характеристика. По литературным данным морская флора всего заказника включает 67 видов, среди которых доминируют красные и бурые водоросли, что характерно для чистых акваторий (Мильчакова, 2003). Наши исследования показывают, что в состав фитобентоса прибрежья урочища Батилиман входят 63 вида макроводорослей, относящихся к 43 родам, 24 семействам, 17 порядкам отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och) и Rhodophyta (Rh). На долю Rh приходится 52 % идентифицированных видов, тогда как другие отделы представлены почти вдвое меньшим числом таксонов. Такое соотношение отделов идентично количественной пропорции Rh, Ch и Och в фитобиоте заказника «Мыс Айя», упомянутой в работе (Агаркова-Лях, 2015). Ниже приводится список идентифицированных нами видов.

Chlorophyta

Ulva rigida C. Ag.; *U. flexuosa* Wulf.; *U. torta* (Mert.) Trev.; *U. intestinalis* L.; *U. linza* L.; *U. prolifera* O.F. Muller; *Ulothrix implexa* (Kütz.) Kütz.; *Cladophoropsis membranacea* (Hofm. Bang ex C. Ag.) Borg.; *Cladophora albida* (Nees) Kütz.; *C. laetevirens* (Dillw.) Kütz.; *C. sericea* (Huds.) Kütz.; *C. vadorum* (Aresch.) Kütz.; *Chaetomorpha aërea* (Dillw.) Kütz.; *Ch. linum* (O.F. Muller) Kütz.; *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Ag.; *B. corymbosa* J. Ag.; *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch.

Ochrophyta

Cystoseira crinita Duby; *C. barbata* (Stackhouse) C. Ag.; *Cladostephus spongiosus* (Huds.) C. Ag.; *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Ag.; *Dictyota fasciola* (Roth) J.W. Lamor.; *Padina pavonica* (Linn.) Thivi in W.R. Taylor; *Corynophloea umbellata* (C. Ag.) Kütz.; *Feldmannia lebelii* (Aresch.) Hamel; *F. irregularis* (Kütz.) Hamel; *Stilophora tenella* (Esper) P.C. Silva; *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link; *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.; *Punctaria latifolia* Grev.; *Zanardinia typus* (Nardo) P.S. Silva.

Rhodophyta

Gelidium spinosum (S.G. Gmelin) P.C. Silva; *G. crinale* (Hare ex Turner) Gaillon; *Ellisolandia elongata* (J.Ellis & Soland.); *Laurencia coronopus* J.Ag.; *L. obtusa* (Huds.) J.V. Lamour. *Palisada perforata* (Bory de Saint-Vincent) K.W. Nam; *Ceramium virgatum* Roth.; *C. diaphanum* (Lightf.) Roth.; *C. ciliatum* (J. Ellis.) Ducluz.; *C. deslongchampsii* Chauv. et Duby; *Acrochaetium secundatum* (Lyngb.); *Vertebrata subulifera* (C. Ag.) Kuntze;

V. fucooides (Huds.) Kuntze; *Polysiphonia brodiaei* (Dillw.) Sprengel; *P. denudata* (Dillw.) Grev. et Harv.; *P. opaca* (C. Ag.) Moris; *Brongniartella byssoides* (Goodenough & Woodward); *Lophosiphonia obscura* (C. Ag) Falkenb.; *Callithamnion corymbosum* (J.E. Smith) Lyngb.; *Erythrotrichia carnea* (Dillw.) J. Ag.; *Pyropia leucosticta* (Thur); *Hydrolithon farinosum* (J.V. Lamour.); *Phyllophora crispa* (Huds.) P.S. Dixon; *Nemalion helminthoides* (Vell.) Batt; *Chondria capillaris* (Huds.) M. J. Wynne; *Apoglossum ruscifolium* (Turner) J. Ag., *Antithamnion cruciatum* (C. Ag.) Näg.; *Spermothamnion strictum* (C. Ag.) Ardiss., *Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb. (Roth) C. Ag.; *Dermocorynus dichotomus* (J.Ag.) Garg.; *Jania rubens* (L.) J.V. Lamour; *Osmundea truncata* (Kütz.).

Половина порядков Ch прибрежной акватории Батилимана представлена одним семейством, одним родом и одним видом, остальные – одним семейством, двумя – тремя родами. Среди таксонов наибольшим разнообразием отличаются Cladophorales, Ulvales, Ulvaceae, Cladophoraceae, Ulva, Cladophora. Пропорция соподчиненных таксонов у большей части Och в исследованной акватории выглядит как 1 порядок : 1 семейство : 1 род : 1 вид. В этом отделе наиболее разнообразно представлены Chordariales, Sphacelariales, Dictyotales, Ectocarpales, Ectocarpaceae, Dictyotaceae, Ectocarpus, Cystoseira. На долю многовидовых порядков, семейств и родов Rh приходится 71, 46 и 21 % общего количества соответствующих таксонов в составе морской макрофитобиоты урочища. Среди Rh сложностью структуры отличаются Ceramiales, Bangiales, Cryptonemiales, Nemalionales, Corallinaceae, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, Ceramium, Polysiphonia.

В составе макрофитобиоты урочища обнаружены представители 12 экологических групп (ЭГ) и отмечено отсутствие пресноводно-солонатоводных видов. Базовыми элементами экологического состава фитоценозов являются морские, ведущие, однолетние и олигосапробные виды, что характерно для фитоценозов большинства участков верхней сублиторали Черного моря. Доля водорослей лидирующих групп достигает 42 – 63 % общего числа идентифицированных видов. Многолетняя и сезонная ЭГ представлены равным числом видов, редкая группа превалирует над сопутствующей, а полисапробная по числу видов вдвое уступает мезосапробной. Господство олигосапробинтов и незначительная представленность полисапробной группы свидетельствует об относительной экологической благополучности в районе исследования.

Экологический спектр видов в каждом отделе имеет свои особенности. В составе Ch присутствуют виды всех 12 ЭГ, среди которых количественно господствуют солонатоводно-морские, редкие, однолетние, мезо- и полисапробные водоросли. Их доля достигает 37 – 69 % видового разнообразия Ch исследованного района.

Экоспектр Och редуцирован за счет отсутствия видов солоноватоводной, однолетней и полисапробной ЭГ. Среди бурых водорослей доминируют ведущие, морские, сезонные и олигосапробные виды (64 – 86 %). Господство сезонных видов Och вместо многолетних, что обычно для многих районов Черного моря, является отличительной чертой фитобентоса прибрежья урочища. Для Rh не характерны солоноватоводные виды, а наибольшее развитие получают морские, ведущие, однолетние и олигосапробные водоросли (50 – 70 %).

В целом, в прибрежной зоне урочища Батилиман произрастает каждый третий вид Ch и Rh, каждый пятый - Och из известных для фитобентоса Южного берега Крыма (Мильчакова, 2003). Полученные данные свидетельствуют о выраженном своеобразии экологического состава Ch и его высоком сходстве у других отделов. При этом вклад морских, ведущих и олигосапробных видов у Och выше, чем у Rh.

Внутригодовые изменения видового и экологического состава, встречаемости и фитомассы макроводорослей прибрежья урочища Батилиман. У почти половины видов показатель встречаемости в течение года ниже 25 %, у трети он достигает 50 % и более. Максимально высокий уровень R (100 %) проявляют ценозообразующая *S. crinita* и *S. diaphanum*. Чуть ниже показатель у *S. barbata* и *S. virgatum*. Относительно постоянными компонентами видового комплекса Ch являются *Ch. aërea*, *S. albida*, среди остальных представителей отдела наиболее часто встречаются такие виды, как *U. intestinalis* и *U. prolifera*. Средняя встречаемость видов у Ch, Rh и Och соответственно равна 27 %, 33 % и 43 %. В зависимости от значений коэффициента R все виды можно распределить на три группы (табл. 1). Вклад случайной группы в полтора раза превышает таковой у каждой из двух других групп. Однако, суммарная доля постоянных и добавочных видов выше, чем случайных. Это показывает, что большая часть видового состава в течение года остается неизменным.

Т а б л и ц а 1

Группы встречаемости видов и их количественная пропорция в отделах

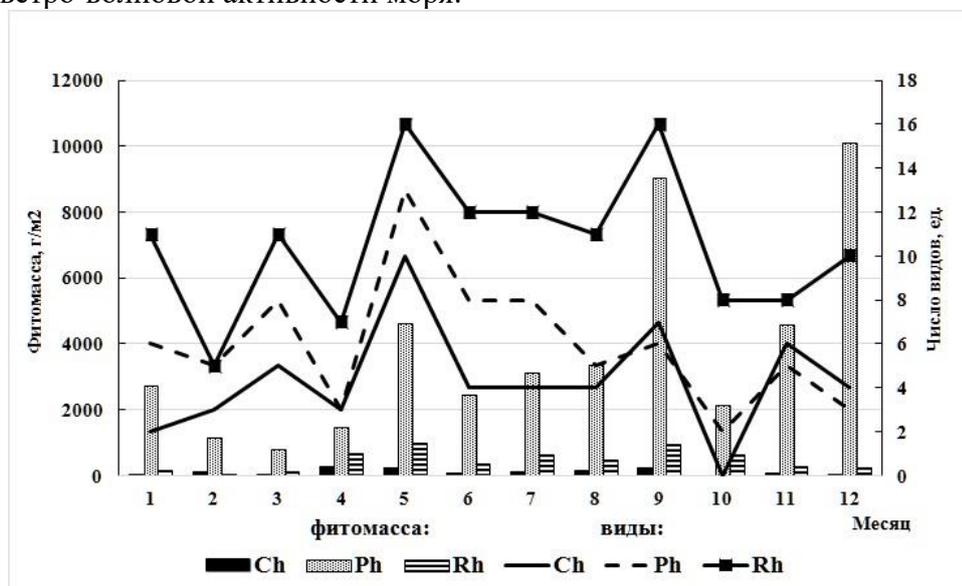
Группы	Отделы		
	Ch	Och	Rh
Постоянная (п)	3 (19 %)	4 (26 %)	8 (25 %)
Добавочная (д)	4 (25 %)	5 (36 %)	9 (28 %)
Случайная (с)	9 (56 %)	5 (36 %)	15 (47 %)
Количественная пропорция групп	1п : 1д : 3с	1п : 1д : 1с	1п : 1д : 2с

Примечание: перед скобкой – абсолютное, в скобках – относительное число видов.

Выяснено, что среди Ch и Rh лидируют случайные виды, среди Och - они же и добавочные. Вклад (в %) случайных видов наиболее

весом у Ch, добавочных – у Och, постоянных – у Och и Rh. Все отделы объединены одной и той же пропорцией видов постоянной и добавочной категорий (1п : 1д).

В течение года общее число видов изменяется от 10 в октябре до 39 в мае, достигая в среднем 21 ± 4 таксона. По шкале Г.Н. Зайцева изменчивость данного параметра соответствует «верхней» норме ($C_v = 38\%$). Лидером видовой структуры является Rh, который только в феврале разделяет свою позицию с Och (рис. 1). Максимум видового разнообразия всей макрофитобиоты и каждого из отделов приходится на май. С января по июль Och занимает вторую позицию, в остальное время – третью. По вкладу в общий состав Ch в апреле, сентябре, ноябре и декабре не отличается от Och. Минимум видового представительства каждого отдела приурочен к поздне-осеннему и зимнему периодам, когда часть видов завершает свою вегетацию или видовой состав фитоценозов корректируется за счет элиминирующего воздействия ветро-волновой активности моря.



Р и с . 1. Внутригодовая изменчивость флористического состава и биомассы фитоценозов в прибрежье урочища Батилиман

Видовая пропорция отделов меняется от месяца к месяцу, однако наиболее часто она выражается как 1 Ch : 1 Och : 2 Rh. Среднемесячное количество видов Rh (11 ± 2) примерно в 2 и 2,5 раза выше, чем у других отделов. Изменение общего числа видов в фитоценозе и у Rh, в отдельности, носит «верхненормальный» характер, у других отделов – «значительный».

В течение года значения коэффициента Жаккара (K_j) для видового комплекса Ch колеблются широко, достигая в среднем 25 % (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Внутригодовое сходство (K_j) видовой структуры фитоценозов в прибрежье урочища Батилиман

Отдел	Значение K_j (в %)				Сравниваемые месяцы	
	min	max	размах	среднее	для min	для max
Ch	0	60	60	25	I и II, I и VII, I и XII, II и VIII, IV и XII	V и XI
Och	15	83	68	44	II и VII, V и X	I и II
Rh	8	58	50	34	VIII и XI	I и X, I и XI
Фитоценоз	19	50	31	34	II и VII	V и VI, XI и XII

Отсутствие одинаковых видов обнаружено при сопоставлении Ch фитоценозов в январе с таковыми в феврале, июле, декабре или в феврале при сравнении с видовым составом в июне, августе, а также между апрелем и декабрем. Максимум качественного сходства видового состава Ch проявляется между фитоценозами в мае и ноябре. Размах колебаний значений коэффициента у Och примерно такой же, как у Ch при почти вдвое высоком среднем значении K_j . В таблице 2 также обозначены пары сравниваемых месяцев, когда проявляется наибольшее и наименьшее сходство видового состава у Och и Rh. Показатель сходства видовой структуры у Rh варьирует в более узких пределах, чем у других отделов. Его среднемесячный уровень выше, чем у Ch и ниже, чем у Och. В целом, в течение года наибольшим сходством видовой структуры обладает Och, наименьшим – Ch.

Т а б л и ц а 3

Сравнительная флористическая характеристика фитоценозов в прибрежье Батилимана и на сопредельных акваториях

Отдел	Урочище Батилиман	Пансионат «Изумруд»	Мыс Айя	Бухта Ласпи
Ch	16 / 26	6 / 22	9 / 23	6 / 18
Och	14 / 22	4 / 15	11 / 28	8 / 24
Rh	32 / 52	17 / 63	19 / 49	19 / 58
Всего	62 / 91	27 / 39	39 / 56	33 / 48

Примечание: перед чертой абсолютное число видов, за чертой – относительное (в %).

Для объективного понимания степени видового разнообразия донных фитоценозов в прибрежье Батилимана был сопоставлены их видовые списки с таковыми на рядом расположенных участках

прибрежной зоны пансионата «Изумруд», у мыса Айя и в кутовой части бухты Ласпи в один и тот же летний период (табл. 3).

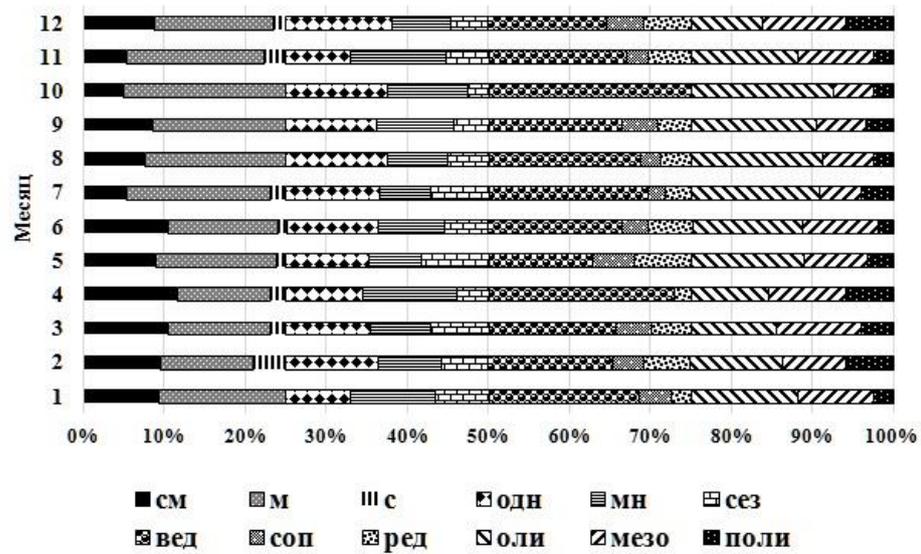
В результате сравнения было установлено, что летом в данных районах произрастают 69 видов, половина которых приходится на Rh, а каждый другой отдел представлен вдвое меньшей долей. Подавляющее большинство идентифицированных видов обитает в прибрежной полосе Батилимана, тогда как на сопредельных участках их видовое разнообразие в два или почти во столько раз меньше. На всех участках ядро видовой структуры формируют виды Rh. Максимум разнообразия этого отдела приходится на побережье урочища Батилиман, минимум – на пляжи пансионата, испытывающие высокую рекреационную нагрузку летом. Абсолютное число видов Och и Ch в побережье Батилимана, по сравнению с другими участками, выше в 1,3 – 3,5 раза. Относительное число видов Ch на первых трех участках примерно равно и только в кутовой части бухты оно снижено. Подобно Ch относительное число видов Och на исследованной территории тоже одинаковое, за исключением фитоценоза в побережье пансионата, где оно меньше. Минимум доли Rh территориально совпадает с максимумом у Och (мыс Айя), тогда как его наибольший уровень проявляется там, где для бурых водорослей характерен минимум (пансионат).

Относительное количество видов в среднем для месяца составляет 20 ± 5 % у Ch, 28 ± 4 % у Och и 52 ± 6 % у Rh. Максимум данного параметра у Rh зафиксирован в октябре, у Ch - в ноябре и у Och – в феврале. Минимум относительного числа видов Rh и его максимум у Och совпадают во времени. Вклад Ch в видовое разнообразие минимален в январе. В отличие от абсолютного числа видов относительное у всех отделов в течение года варьирует только по «нормальному» типу.

При всех количественных различиях видового состава фитоценозов в сравниваемых районах существует и качественное совпадение. Так, среднее значение коэффициента K_j для всего фитоценоза, а также для слагающих его отделов одинаково и свидетельствует об 50 %-ном качественном совпадении. Наибольшую идентичность проявляют видовые комплексы фитоценоза в целом, его Och и Rh в районе мыса Айя и в кутовой части бухты Ласпи ($K_j = 58 - 73$ %).

Большинство ЭГ в течение года являются постоянными структурными элементами макрофитобентоса урочища (рис. 2). Исключение составляют солоноватоводная, сопутствующая и редкая группы с показателем R ниже 100 %. Максимум видового разнообразия большинства групп чаще приходится на май, тогда как его минимум характерен для конца зимы, весны и середины осени. Ежемесячно по

уровню абсолютного числа видов доминируют примерно одни и те же группы. Среди галобных групп лидирует морская, к которой в феврале и апреле присоединяется солоноватоводно-морская. Кроме того, большую часть года в сообществе господствуют однолетники. Абсолютным лидером экологического состава являются представители ведущей группы. Олигосапробионты главенствуют каждый месяц, однако в марте, апреле и декабре они делят первенство с мезосапробионтами.



Р и с. 2. Внутригодовые изменения экологического состава макрофитобиоты прибрежья урочища Батилиман

здесь и на рис. 5 : см – солоноватоводно-морская, м – морская, с – солоноватоводная, одн – однолетняя, сез – сезонная, вед – ведущая, соп – сопутствующая, ред – редкая, оли – олигосапробная, мезо – мезосапробная, поли – полисапробная группы

Внутригодовые изменения числа видов в разных ЭГ по степени своего проявления относятся к «верхненормальным», «значительным» и «большим» с преобладанием первого типа. Высоким уровнем изменчивости отличается абсолютное число видов в солоноватоводной, сопутствующей и редкой ЭГ ($C_v = 75 - 83 \%$). Относительное число видов в ЭГ, по сравнению с абсолютным, в течение года варьирует не так интенсивно. Это же касается и комбинаций ЭГ, которые можно было отнести к базовым с учетом относительного числа видов в них. В январе, апреле, октябре лидерами экологического состава становятся многолетники, в феврале в галобной части экоспектра преобладают морские виды, а в сапробной - олигосапробные. В остальное время года сочетания базовых ЭГ неизменны и идентичны тем, что были выделены на основе данных об абсолютном числе видов в них.

Общая фитомасса сообщества на исследованном участке моря в течение года изменяется от 991 г·м⁻² в марте до 10395 г·м⁻² в декабре, достигая в среднем 4389 ± 1744 г·м⁻². Внутригодовая изменчивость данного параметра по шкале Г.Н. Зайцева относится к «большой» (C_v = 70 %).

В любой период года основная часть фитомассы сообщества сформирована за счет функционирования видов Rh (рис. 1). В этом они уступают представителям Ch только в феврале. Подобное распределение отделов в продукционном процессе в течение года является отличительной характеристикой макрофитобиоты побережья урочища Батилиман.

Средняя суммарная фитомасса видов Ch в несколько раз ниже, чем у других отделов. Границы варьирования относительной фитомассы видов Ch составляют 0,1 – 11 %, у Rh и Och – 3 – 28 % и 61 – 97 %, соответственно. Максимум доли фитомассы Ch приходится на апрель, май и октябрь, Rh – примерно на те же месяцы, Och – на ноябрь и январь. Внутригодовые колебания суммарной фитомассы у Ch соответствуют «очень большим», у других отделов – «большим».

Группа видов, доминирующих за счет своего вклада в фитомассу ценоза, состоит из *C. crinita*, *C. barbata*, *S. lomentaria*. Их доля достигает 37 – 95 % общей фитомассы. Относительная фитомасса *C. crinita* возрастает с конца лета и до окончания года. В январе и феврале она несколько снижается за счет увеличения роли коротковегетирующего *S. lomentaria*. Группа содоминантов вдвое обширнее и включает представителей всех трех отделов. Чаще всего в такой роли выступают *C. barbata* и *Cladostephus spongiosus* и в таком случае только виды цистозирры могут быть отнесены к факультативным доминантам.

Т а б л и ц а 4

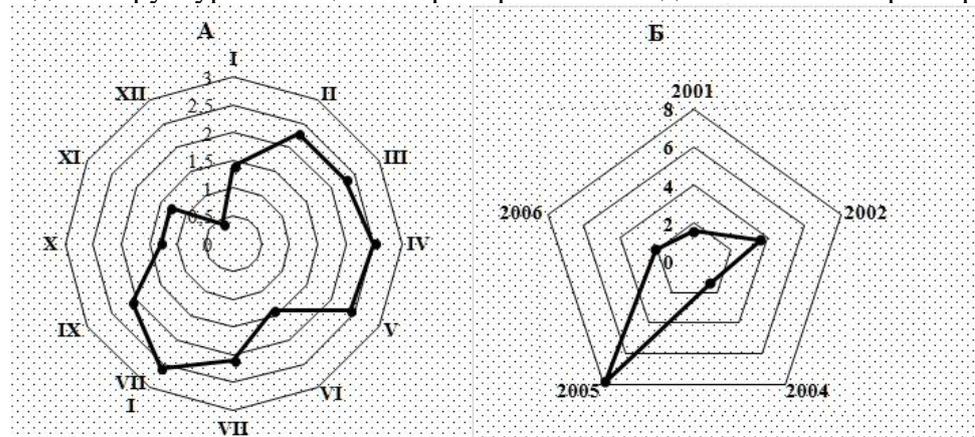
Группы внутри- и разногодичного доминирования видов в фитоценозах урочища Батилиман

Границы фитомассы, %	Степень доминирования	Доминирование	
		внутригодовое	разногодичное
число видов, ед. / %			
0 - 1	малозначимый	54/87	32/80
1 - 6	второстепенный	6/9,8	5/12,5
6 - 2	субдоминант	1/1,6	2/5
22 - 50	доминант	-	1/2,5
50 - 100	абсолютный доминант	1/1,6	-

Примечание*: - перед чертой – абсолютное, после – относительное число видов (%).

Для уточнения степени доминирования видов применили шкалу Любарского, учитывающей уровень их относительной фитомассы. В результате все виды распределили на пять групп (табл. 4). Среди них преобладают малозначимые виды, каждый десятый вид относится к второстепенной категории. Роль субдоминанта выполняют *Dictyota fasciola*, а абсолютного доминанта - *C. crinita*.

Рисунок 3 иллюстрирует ход внутригодовых изменений индекса видового разнообразия H , рассчитанного с учетом фитомассы видов, входящих в фитоценоз. Для динамики этого показателя характерны минимум значения в декабре и максимум – в апреле и августе. Средняя величина H составляет $1,8 \pm 0,4$, а изменчивость индекса во времени по шкале Г.Н. Зайцева соответствует умеренной «верхней» норме. Усреднение для каждого сезона данных показало, что величина H наименьшая (1,7 бит) зимой, близок к ней и летний уровень (2,0). Весной с началом массового развития многих видов H достигает максимума (2,9) и структура сообщества приближается к полидоминантной. Невысокие значения индекса H в холодное время года связаны с завершением вегетации большинства видов, с элиминирующим действием усиливающейся в этот период ветро-волновой деятельности моря, со снижением температуры воды и, как следствие, уменьшением разнообразия и доли участия содоминантных видов. Структура сообщества приобретает монодоминантный характер.



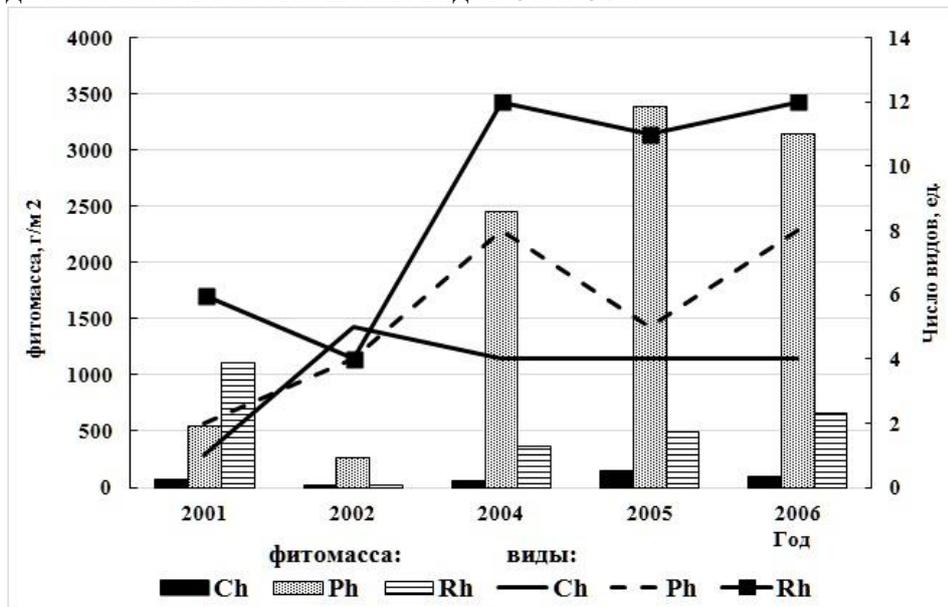
Р и с. 3. Внутригодовая (А) и разногодичная (Б) динамика значений индекса Шеннона. I–XII — месяцы, 2001 – 2006 – годы

Разногодичная изменчивость эколого-таксономического состава, встречаемости и фитомассы макроводорослей побережья урочища Батилиман. Летом 2001 – 2006 гг. в прибрежных цистозировых фитоценозах района исследования зарегистрированы макроводоросли 41 вида, относящихся к 28 родам, 19 семействам, 14 порядкам отделов

Ch, Och и Rh. Видовое разнообразие Rh в летний период вегетации в 1,5 и 2 раза выше, чем у Och и Ch.

Встречаемость большинства видов в разные годы не достигает 25 %. Такая группа в основном представлена видами Rh, в добавочной группе преобладают представители Ch, в постоянной – Rh. В целом, среди Ch и Och доминируют случайные виды, среди Rh – не только они, но и постоянные. Ранее было отмечено, что случайные виды со средними по своему уровню показателями встречаемости являются характерными для Ch в течение всего года.

Общее число видов колеблется от 9 в 2001 г. до 24 в 2006 г. и в среднем составляет 18 ± 6 . Разногодичная изменчивость показателя соответствует «верхней» норме ($C_v = 37\%$), что совпадает с характером его внутригодовых вариаций. С годами меняется и видовое соотношение отделов. В 2001 г. они соотносились друг с другом как 1 Ch : 1 Och : 1 Rh, что свидетельствовало об упрощенности флористической структуры ценоза. В последующие годы фитоценозы характеризуются разными пропорциями отделов, но с сохранением одного и того же соотношения видов Ch и Och.



Р и с. 4. Разногодичная изменчивость флористического состава и фитомассы макроводорослей побережья урочища Батилиман

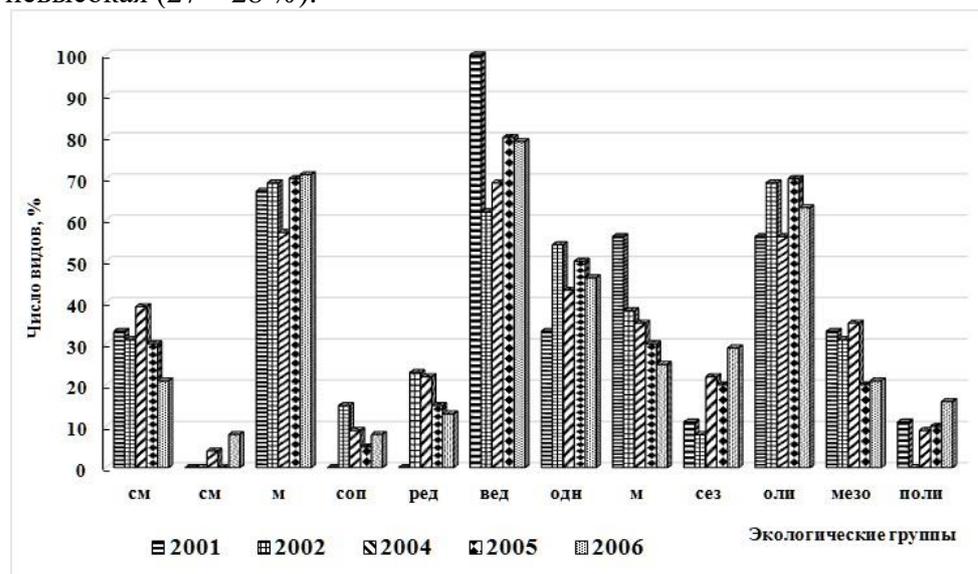
Видовое разнообразие Ch по годам меняется с проявлением минимума в первый год наблюдений и максимума в последующий (рис. 4). После этого число видов отдела несколько снижается и до конца наблюдений остается неизменным. С помощью шкалы Г.Н. Зайцева такие преобразования видовой структуры были оценены как

«верхненормальные». Состав Och, в отличие от Ch, в разные годы варьирует «значительно». Минимум и максимум разнообразия этого отдела отмечен в начале и конце наблюдений. Число видов Rh меняется в той же мере, что и у Ch, но с другой временной локацией его крайних значений.

Установлено, что среднегодовая доля видов Ch и Och (в %) примерно одинаковая и вдвое ниже, чем у Rh. Степень разногодичной флуктуации абсолютного и относительного числа видов Rh по годам совпадает, у Ch относительное число видов варьирует сильнее абсолютного, у Och - наоборот.

В целом, характер распределения крайних значений числа видов во времени у трех отделов единообразен и свидетельствует о постепенном нарастании величины показателя от начала до конца наблюдений. Разногодичные вариации таксономического состава Och в условиях заказника более существенные, чем у других отделов.

Сходство видового состава фитоценозов урочища Батилиман в разные годы незначительное ($K_j = 10 - 42 \%$). В большей степени оно проявляется в смежные периоды. Среднегодовая степень видового сходства всего фитоценоза, а также Ch и Rh, в отдельности, одинаково невысокая (27 – 28 %).



Р и с. 5. Разногодичная динамика экологического состава макрофитобиоты побережья урочища Батилиман (2001 – 2006 – годы)

Анализ многолетних данных об экологическом составе прибрежных фитоценозов урочища Батилиман показал, что более половины ЭГ ежегодно остаются обязательными компонентами

сообщества и довольно часто выступают в качестве экологических лидеров (рис. 5). Встречаемость сопутствующей, редкой и полисапробной групп хоть и высокая, но не максимальная. Представители солоноватоводной группы зарегистрированы только дважды.

Комплекс доминирующих ЭГ во времени меняется незначительно. Каждый год в составе фитоценозов господствуют ведущая, олигосапробная, морская и однолетняя группы. Только в 2001 г. среди лидеров появляются многолетники.

Максимум абсолютного числа видов в большинстве ЭГ приходится на 2004 и 2006 гг., минимум – на 2001 и 2002 гг. Отмечено нарастание видового разнообразия от начала до конца наблюдений у таких групп, как морская, ведущая, однолетняя, сезонная, олиго- и полисапробная. Видовой состав сопутствующей, редкой и многолетней групп с годами количественно почти не меняется.

Разногодичные изменения абсолютного числа видов в группах происходят по четырем типам («нормальный», «значительный», «большой», «аномально большой»), с преобладанием «нормального». Повышенной изменчивостью отличается видовой состав солоноватоводной, сопутствующей, редкой, сезонной и полисапробной групп, встречаемость которых в сообществе нерегулярная. Изменения по годам в ЭГ относительного числа видов, по сравнению с абсолютным, происходят менее интенсивно или в той же степени. Сила и характер таких вариаций соответствуют «нормальному» типу, хотя не исключены единичные случаи превышения «нормы». Относительное число видов в однолетней, сезонной и олигосапробной группах меняется колебательно. У мезосапробной и полисапробной групп данный показатель неизменен до 2004 и 2005 г., соответственно. Доля видов морской группы уменьшается до 2004 г., а в последующем увеличивается. Существенное нарастание относительного числа видов, особенно после 2002 г. отмечено в ведущей группе, для сопутствующей и редкой ЭГ характерно такое же снижение.

Фитомасса летних фитоценозов широко варьирует по годам: от $275 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в 2002 г. до $4018 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в 2005 г. Среднее значение показателя составляет $2577 \pm 1382 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а его межгодовые вариации можно оценить как «значительные» ($C_v = 62 \%$). В самом начале наблюдений в фитоценозах господствуют виды Rh, суммарная фитомасса которых достигает 65 %. Позже их позицию занимают Och, на долю которых приходится 80 – 94 % общей фитомассы ценоза. Каждый год виды Ch находятся на третьей позиции, а их общая абсолютная фитомасса варьирует в колебательном режиме.

Из выше сказанного следует, что общая фитомасса ценоза и каждого из отделов, в отличие от видового состава, более подвержена

разногодичным флуктуациям: от «значительных» по силе до «больших».

Абсолютная фитомасса каждого из идентифицированных видов Ch варьирует от 0,1 до 116,0 г·м⁻². Минимум их суммарной фитомассы приходится на 2002 г., максимум – на 2005 г. Среди них основным продуцентом является *Cladophora albida*. Абсолютная фитомасса каждого вида Och по годам колеблется сильнее, чем у Ch: от 0,02 г·м⁻² у *Ectocarpus siliculosus* до 1214 г·м⁻² у *C. crinita*. Общая фитомасса видов Och в разные годы существенно превышает таковую у Ch и к концу наблюдений достигает более 3,0 кг·м⁻². Фитомасса видов Rh, средняя за все годы, изменяется от 0,004 г·м⁻² у *Antithamnion cruciatum* до 185,0 г·м⁻² у *Jania rubens*. Суммарная фитомасса видов Rh особенно велика в 2001 г. за счет *J. rubens*, которая в последующие годы отсутствовала, с чем, в частности, могло быть связано резкое снижение показателя, особенно в 2002 г.

Среднегодовая относительная фитомасса всех видов Ch составляет $3,2 \pm 1,2$ % и ее изменчивость относится к «верхненормальной» ($C_v = 42$ %). Таким же образом меняется по годам и относительная фитомасса видов Och, однако ее уровень в десятки раз превышает подобный у Ch. К очень динамичным признакам можно отнести и среднюю относительную фитомассу Rh. Причем она в 7 раз выше, чем у Ch и в 3 раза ниже, чем у Och.

Применение шкалы Любарского позволило распределить виды, входящие в состав фитобентоса разных лет, на четыре группы, среди которых: количественно преобладает малозначимая (табл. 4). К доминантам летних фитоценозов акватории урочища Батилиман в разные годы относится *C. crinita*, к субдоминантам – *J. rubens* и *C. barbata*. Если учитывать только абсолютную фитомассу, то группа доминантов в разные сроки будет представлена взаимно чередующимися видами цистозиры (49 - 81 % общей фитомассы водорослей в ценозе). Установлено, что ближе к концу наблюдений вклад доминанта снижается и возрастает роль второстепенных и субдоминантных видов.

Индекс Шеннона первые три года остается примерно на одном уровне, свидетельствующем о близости видовой структуры фитоценозов к монодоминантной (рис. 3). В последние два года наблюдений величина индекса возрастает примерно вдвое. Разногодичные вариации значений индекса носят «верхненормальный» характер. Отсюда среднегодовое и среднемесячное значение H, а также степень временных изменений показателя совпадают.

Заключение. В состав фитобентоса побережья урочища Батилиман входят 63 вида макроводорослей, относящихся к 43 родам, 24 семействам, 17 порядкам отделов Ch, Och, Rh. На долю Rh

приходится половина идентифицированных видов. Среди таксонов наибольшим разнообразием отличаются Cladophorales, Ulvales, Ceramiales, Ulvaceae, Cladophoraceae, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, Ulva, Cladophora, Ceramium, Polysiphonia.

Максимальный уровень встречаемости в течение года проявляют *Cystoseira crinita* и *Ceramium diaphanum*. Среди Ch и Rh лидируют случайные виды, среди Och - они же и добавочные.

В прибрежье урочища наибольшее развитие получают морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная ЭГ, в основном сформированные видами Och и Rh. Ch характеризуется господством солоноватоводно-морских, редких и мезосапробных видов.

Для внутригодовой динамики характерен максимум разнообразия фитоценоза, каждого отдела и большинства ЭГ в мае, минимум – в холодное время года. Изменчивость абсолютного и относительного числа видов в отделах преимущественно соответствует «верхней» норме. Для видового состава многих ЭГ свойственен не только этот тип варибельности, но и «большой».

Разногодичная изменчивость видового разнообразия цистозировых ценозов, их Ch и Rh соответствует «верхней» норме, у Och она более интенсивная. Характер распределения крайних значений числа видов во времени у отделов совпадает и свидетельствует о нарастании показателя от начала до конца наблюдений. Межгодовое сходство видового состава фитоценозов урочища Батилиман незначительное.

Качественный состав экологического спектра сообщества, а также перечень базовых ЭГ с годами меняется незначительно. Количественное увеличение видового разнообразия от начала до конца наблюдений отмечено у морской, ведущей, однолетней, сезонной, олиго- и полисапробной ЭГ. Разногодичные изменения абсолютного числа видов в группах осуществляются неодинаково, но с преобладанием «нормального» типа. Колебания относительного числа видов, по сравнению с абсолютным, происходят менее интенсивно или в той же степени.

Фитомасса ценоза и входящих в него отделов в течение года колеблется в широких границах, а ее основная часть сформирована за счет функционирования видов Rh. Ее внутригодовая изменчивость по шкале Г.Н. Зайцева относится к «большой» или «очень большой». Группа доминирующих видов в течение года остается постоянной, включая *C. crinita*, *C. barbata*, *S. lomentaria*.

Фитомасса ценоза и каждого отдела, в отличие от видового состава, больше подвержена разногодичным флуктуациям. В начале наблюдений в фитоценозах господствуют Rh, позже их позицию занимают Och, третье место неизменно принадлежит видам Ch. Группа

доминантов в разные годы представлена взаимно чередующимися видами цистозиры. От начала до конца наблюдений проявляется тенденция к снижению вклада доминанта в общую фитомассу и усилению роли второстепенных и субдоминантных видов.

Среднегодовое и среднемесячное значение N , а также степень внутри и разногодичных вариаций показателя совпадают.

Список литературы

- Агаркова-Лях И.В.* 2015. Природные комплексы береговой зоны южного берега Крыма // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. География. Геология. Т. 1 (67). № 3. С. 42-58.
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н.* 2010. Макрофитобентос прибрежья эоцентра «Айя – Сарычский» (Черное море, Крым) // Заповідна справа України. Т. 16. Вып. 2. С. 23-29.
- Зайцев Г.Н.* 1990. Математика в экспериментальной ботанике. М: Наука. 296 с.
- Зинова А.Д.* 1967. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М. – Л. Изд-во «Наука». 397 с.
- Калугина А.А.* 1969. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. М. С. 105–113.
- Калугина-Гутник А.А.* 1975. Фитобентос Черного моря. Киев: Наук. думка. 248 с.
- Мильчакова Н.А.* 2003. Макрофитобентос // Сб. научн. трудов Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. НАНУ, ИнБЮМ. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 152-191.
- Розенберг Г.С.* 2005. Количественные методы экологии и гидробиологии / Сб. научн. трудов, посвященный памяти А.И. Баканова. Тольятти: СамНЦ РАН. 220 с.
- Guiry M. D., Guiry G. M.* 2017. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. [http:// www.algaebase.org](http://www.algaebase.org). – Searched on May 2017.

MACROPHYTOBENTHOS OF THE BATILIMAN SEASHORE REGION (BLACK SEA, «CAPE AJJA» RESERVE)

I.K Evstigneeva., I.N. Tankovskaya

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS, Sevastopol

The list of 63 macroalgae species, half of which is related to Rhodophyta, is provided for the Cape Ajja Reserve for the first time. Ecology of the benthos plants indicate the high number of the leading marine one-year and oligosaprobe species. Analysis of the species distribution over reference groups showed the predominance of a random group. The limits and variability of the absolute and relative number of species belonging to different sub-sections and ecological groups were determined. Relative numbers of species in sub-sections were found to be less variable than absolute numbers.

Keywords: *Black sea, «Cape Ajja» Reserve, Batiliman, macrophytobenthos, occurrence, ecology-taxonomic structure, phytomass, dominants, time dynamics.*

Об авторах:

ЕВСТИГНЕЕВА Ирина Константиновна – старший научный сотрудник, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела биотехнологий и фиторесурсов, ФГБУН Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Севастополь, проспект Нахимова, 2, e-mail: ikevstigneeva@gmail.com.

ТАНКОВСКАЯ Ирина Николаевна – младший научный сотрудник, ФГБУН Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 299011, Севастополь, проспект Нахимова, 2, e-mail: Logrianin@nm.ru.

Евстигнеева И.К. Макрофитобентос прибрежной зоны батилимана (Черное море, заказник «Мыс Айя» / И.К. Евстигнеева, И.Н. Танковская // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 4. С. 100-117.