УДК 582.273:574.32

Размерно-массовый состав ценопопуляции, морфопараметры слоевища *Padina pavonica* (Ochrophyta) и их пространственно-временные изменения

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н.

*Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
ikevstigneeva@gmail.com, Logrianin@nm.ru*

Впервые в ходе многолетних исследований были определены размерно-массовые параметры слоевища и ценопопуляций черноморского вида *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy (Ochrophyta). Установлены их крайние, средние значения, выявлены константные и динамичные признаки слоевища и ценопопуляции. Среди количественных признаков наименее подвержены изменениям в пространстве размерные характеристики, наиболее – индивидуальная масса особей и ее среднее для каждого района значение. Среди качественных признаков наиболее устойчивыми являются мономодальность и левоасимметричность массового спектра, непрерывность и преобладающая симметричность размерного, умеренный характер пространственных вариаций длины слоевища и превалирование их повышенного уровня у массы. Для динамики большинства параметров *Padina pavonica* характерен максимум в сентябре и минимум в октябре и декабре. Изменения средней длины и массы слоевища во времени соответствуют друг другу. Независимым от времени и места вегетации падины является преобладание мономодальности и левоасимметричности размерного и массового спектров.

Ключевые слова: *Padina pavonica*, Ochrophyta, слоевище, ценопопуляция, размерно-массовый состав, динамика, Черное море, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время наблюдается ухудшение экологических условий на мелководных участках Черного моря, где сосредоточены основные заросли водорослей – продуцентов органического вещества и кислорода, которые являются кормовой базой и убежищем для многих морских животных. Водоросли чутко реагируют на изменения в окружающей среде и концентрируют в своих талломах многие химические элементы. Поэтому они могут быть не только индикаторами разных типов загрязнения среды, но и своего рода фильтрами, очищающими ее. Это делает актуальным изучение эколого-биологических особенностей олигосапробных видов водорослей, количественные и качественные характеристики которых способны адекватно отражать условия среды и изменения ее состояния. К подобным видам относится *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy – малоизученная черноморская бурая водоросль, которая входит в состав прибрежных цистозировых фитоценозов в качестве субдоминанта и в отдельные периоды года играет заметную роль в фитоценозах донной растительности (Аннинская, 1988; Евстигнеева, Танковская, 2002).

Выбор в качестве объекта исследования *Padina pavonica* обусловлен его важностью как потенциального источника экономически важных полисахаридов. Основная часть полисахаридов представлена альгинатами. Повышенный интерес к этим соединениям объясняется наличием у них широкого спектра фармакологических свойств, низкой токсичностью для организма и возможностью получения на их основе лекарственных препаратов нового поколения (Меньшова, 2012). Особое внимание исследователей обращено к сульфатированным полисахаридам водорослей в связи с их ярко выраженной антикоагулянтной активностью. В результате фракционирования получены препараты фукоидана, которые по антикоагулянтной активности не уступают или даже превосходят гепарин (Nagumo, 1996). Такие соединения обнаружены в видах рода *Padina* Adanson. Кроме этого, *Padina pavonica* покрыта веществом, сходным по составу с межклеточным веществом

кожи человека, поэтому экстракт этой водоросли воспринимается клетками кожи и запускает синтез гликозаминогликанов, что дает возможность использовать ее в косметологии. В дополнение к возможным преимуществам для здоровья человека *Padina pavonica* может иметь сельскохозяйственное значение. Исследования, проведенные в 2009 году (Omezzine и др. 2009), показали, что различные экстракты из водоросли действуют как эффективные удобрения, улучшающие питательный состав почвы и одновременно замедляющие рост потенциально опасных грибов.

При разработке рекомендаций для получения ценного сырья из различных видов водорослей необходимо учитывать результаты популяционных исследований, которые дают наиболее полное представление об их роли в сообществе и устойчивости в нем. Особи, образующие популяцию, в связи с различиями в возрасте и жизненном состоянии сильно отличаются друг от друга по мощности развития таллома и его отдельных частей, что так или иначе отражается на степени воздействия их на среду и другие организмы. Поэтому изучение размерно-массовой структуры ценопопуляций отдельных видов водорослей еще интересно и для понимания особенностей формирования бентосных сообществ (Евстигнеева, Танковская, 2017).

Отсюда *целью работы* стало изучение размерно-массовых характеристик слоевища и ценопопуляции *Padina pavonica*, определение степени и характера их пространственно-временной изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой данного исследования послужили альгологические сборы, произведенные в период с 2002 по 2008 год. Отбор материала проводили вручную методом пробных площадок 25×25 см (Калугина, 1969). На рисунке 1 представлена карта-схема районов выполнения работ.

Рис. 1. Карта-схема районов исследования

1 – бухта Камышовая; 2 – бухта Казачья; 3 – мыс Херсонесский; 4 – мыс Фиолент; 5 – Золотой пляж; 6 – мыс Айя; 7 – урочище Батилиман; 8 – мыс Сарыч; 9 – поселок Форос; 10 – поселок Симеиз; 11 – поселок Качивели; 12 – мыс Мартьян; 13 – Профессорский уголок (г. Алушта); 14 – поселок Рыбачье; 15 – город Судак.

Исследования проводили в двух направлениях: пространственное (один сезон – разные районы) и временное (один район – помесечно в течение вегетационного периода; один район – один сезон – разные годы).

Для анализа были выбраны следующие параметры: количественные (длина и масса слоевища, количество размерно-массовых и модальных классов), качественные (тип размерно-массового спектра: дискретный или непрерывный, моно- или мультимодальный, характер смещения доминирующих классов), статистические (мода $[M_0]$, средние величины размерно-массовых показателей $[x_{cp.}]$, лимиты $[Lim]$ и размах $[R]$ вариации, доверительный интервал $[\Delta]$, среднее квадратическое отклонение $[\sigma]$, коэффициент вариации $[C_v]$ и корреляции $[r]$) (Шмидт, 1984; Шитиков и др., 2005). Силу и характер изменчивости параметров определяли по шестибалльной шкале Г. Н. Зайцева (Зайцев, 1990).

Особенности пространственной изменчивости вышеперечисленных параметров *Padina pavonica* исследовали на основе материала, собранного летом в 15 районах западного и юго-восточного побережья Крыма (рис. 1). Силу, характер и направленность изменений ценопопуляции и слоевища данного вида во времени определяли ежемесячно в течение вегетационного периода на мысе Херсонесском и летом в смежные и отдаленные друг от друга годы (2002, 2003 и 2008 гг.) – в районе Золотого пляжа, расположенного между мысами Балаклавским и Айя.

Размерно-массовую структуру ценопопуляции определяли путем взвешивания и измерения слоевищ во влажном состоянии. При группировании полученных данных число классов и классовый интервал находили в соответствии с формулой Стерджеса (Sturges, 1926). На основе этой формулы для вариационного ряда размерных характеристик *Padina pavonica* был принят шаг, равный 1,0 см, для массовых – 0,2 г. Число вариантов, относящихся к тому или иному классу, выражали в процентах от объема выборки. Статистическую обработку материала проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными на уровне значимости $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Padina pavonica (Linnaeus) Thivy относится к отряду Ochrophyta, порядку Dictyotales Kjellm, семейству Dictyotaceae J. V. Lamour. ex Dumort., роду *Padina*. Слоевище *Padina pavonica* плоское, веерообразное, цельное или рассеченное на несколько лопастей, оканчивается маленьким стебельком с подошвой или стелющимися столонами. Высота слоевища – до 20 см, его пластина может быть ровной или свернутой в виде воронки, с неровным и бахромчатым верхним краем (Зинова, 1967). В Черном море, исключая северо-западную часть, падина произрастает повсеместно от мыса Тарханкут до берегов Румынии (Еременко, 1967; Калугина-Гутник, 1975). Она поселяется на каменистом грунте вулканического или осадочного происхождения в исключительно чистых местах открытой части моря. В Черном море этот вид получил существенное развитие благодаря тому, что его полный жизненный цикл протекает в теплое время года. По существующей классификации вид относится к морским, ведущим, сезонно-летним, олигосапробным макроводорослям Черного моря (Калугина-Гутник, 1975).

Пространственная изменчивость размерно-массовых параметров слоевища и ценопопуляции *Padina pavonica*

Размерные параметры. Ценопопуляция вида в районах исследования состоит из особей, индивидуальная длина которых варьирует от 0,8 до 10,2 см (табл. 1). Размах крайних значений данного показателя минимален в акватории мыса Айя и максимален у мыса Херсонесский, где были обнаружены и самые крупные особи. Средняя для каждого района длина слоевища изменяется в широких пределах, при которых минимальное и максимальное значения отличаются друг от друга вчетверо. Отмечено территориальное совпадение крайних значений размаха вариаций индивидуальной длины растений и ее средней величины. Близкими к максимальным оказались и линейные параметры слоевища падины в прибрежье города Судак. В целом, все изменения средней длины слоевища от района к району носят колебательный характер (рис. 2).

Таблица 1
Пространственная изменчивость размерно-массовых параметров слоевища *Padina pavonica* в летний период

Район	Параметры					
	Размерные			Массовые		
	Lim, см	R	Тип изменчивости, C _v , %	Lim, г	R	Тип изменчивости, C _v , %
бухта Камышовая	2,1–5,4	3,3	нижняя норма, 23	0,1–1,1	1,0	значительная, 63
бухта Казачья	1,1–6,6	5,5	верхняя норма, 41	0,01–1,5	1,5	большая, 93
мыс Херсонесский	2,6–10,2	7,6	верхняя норма, 39	0,05–1,8	1,75	большая, 88
мыс Фиолент	1,6–7,0	5,4	верхняя норма, 37	0,05–2,0	1,95	большая, 91
Золотой пляж	2,7–6,9	4,2	нижняя норма, 24	0,3–2,2	1,9	значительная, 53
мыс Айя	0,8–1,8	1,0	нижняя норма, 24	0,01–0,03	0,02	верхняя норма, 37
урочище Батилиман	0,9–3,0	2,1	верхняя норма, 42	0,01–0,5	0,49	большая, 97
мыс Сарыч	1,5–6,0	4,5	нижняя норма, 28	0,02–2,5	2,5	большая, 89
поселок Форос	2,2–6,2	4,0	нижняя норма, 25	0,05–1,0	0,95	большая, 76
поселок Симеиз	0,9–2,6	1,7	верхняя норма, 34	0,01–0,17	0,2	аномальная, 110
поселок Кацивели	1,5–5,4	3,9	нижняя норма, 27	0,02–1,1	1,1	большая, 94
мыс Мартьян	1,2–4,8	3,6	верхняя норма, 36	0,002–0,49	0,5	большая, 95
Профессорский уголок	1,4–5,3	3,9	нижняя норма, 29	0,03–0,8	0,8	большая, 86
поселок Рыбачье	0,9–4,6	3,7	верхняя норма, 31	0,02–0,7	0,7	большая, 83
город Судак	2,6–8,7	6,1	нижняя норма, 27	0,1–1,3	1,2	значительная, 59

Рис. 2. Пространственные изменения средних длины и массы слоевища *Padina pavonica*

Внутрипопуляционные вариации линейного параметра слоевища в каждом районе соответствуют «нормальному» типу с преобладанием его «верхненормального» подтипа. Индивидуальная длина, средняя для всей совокупности данных, составляет $3,7 \pm 0,2$ см. Количество классов, слагающих размерный спектр ценопопуляции, равно 2–7 (рис. 3).

Рис. 3. Пространственные изменения количества размерно-массовых классов в ценопопуляции *Padina pavonica*

Наиболее разнообразным этот спектр выглядит в бухте Казачья, в акватории мыса Херсонесский, а также в прибрежье города Судак. Всего из двух классов состоит размерный спектр ценопопуляции вблизи мыса Айя, то есть там, где средняя длина растений и размах вариаций показателя были наименьшими.

Размерный спектр, за единственным исключением, является непрерывным и в большинстве случаев симметричным (рис. 4). В соответствии с количеством таких классов спектр относится к моно- и бимодальному типам. Среди значений моды преобладают 3 и 4 см. Долевое участие особей этих классов в общем составе достигает 24–55 % с максимумом в прибрежье поселка Симеиз и мыса Айя.

Массовые параметры. Индивидуальная масса *Padina pavonica* варьирует в пространстве не менее широко, чем длина. Самые крупные по массе особи обитают в прибрежье мысов Фиолент и Сарыч, наиболее мелкие – в районе поселка Симеиз. Для ценопопуляции мыса Сарыч характерен и наибольший размах вариаций индивидуальной массы (табл. 1). Его величина, средняя для всех районов, составляет $1,2 \pm 0,4$ см, при этом изменчивость анализируемого показателя по шкале Г. Н. Зайцева является «значительной». Изменчивость индивидуальной массы в каждом районе по этой же шкале соответствует пяти типам, все из которых превышают норму варьирования биологических признаков. Более чем в половине районов ее вариации являются «очень большими».

Масса, средняя для всего массива данных, составляет $0,4 \pm 0,05$ г, при этом изменчивость самого параметра на всем протяжении исследованного берега является «аномально» высокой ($C_v=126\%$). Кривая пространственных изменений средней массы многовершинная, с более-менее выраженными пиками в районе Золотого пляжа и мыса Сарыч (рис. 2).

В состав ценопопуляции разных районов входит от 1 до 11 массовых классов (рис. 3). Наибольшее разнообразие классов и значений массы особей, входящих в них, отмечено для ценопопуляции в прибрежье мыса Сарыч, где к тому же обитают самые крупные по массе растения. В акватории поселка Симеиз и у мыса Айя массовый спектр состоит из единственного класса. Пространственная изменчивость такого количественного показателя соответствует «значительному» типу.

Рис. 4. Пространственные изменения частоты встречаемости размерных классов в ценопопуляции *Padina pavonica*

В отличие от размерного спектра ценопопуляции, массовый в каждом районе является преимущественно мономодальным (рис. 5). При всем своем разнообразии наиболее типичной модой является величина в 0,2 г. Доля модальных классов достигает 39–100 %. В большинстве случаев массовый спектр относится к полночленным (непрерывным), с одинаковым смещением вариант влево.

Полученные данные позволили выделить консервативные и динамичные в пространстве параметры слоевища и ценопопуляции *Padina pavonica*. Среди количественных параметров наименее подвержены изменениям в пространстве размерные, наиболее – индивидуальная масса особей и ее среднее для каждого района значение. Промежуточное положение занимают размах индивидуальной массы и количество классов в размерном спектре. Выявленная в ходе исследования высокая изменчивость массовых параметров слоевища и ценопопуляции вида является отражением закономерности, характерной для других биологических объектов, описанной И. И. Шмальгаузен (Шмальгаузен, 1935). Эта же закономерность нашла подтверждение в результате популяционных исследований таких черноморских видов, как *Gelidium spinosum* и *Gelidium*

crinale (Rhodophyta), *Ulva rigida*, *Ulva intestinalis* и *Ulva linza* (Chlorophyta) (Евстигнеева, Танковская, 2017а, 2017б, 2017в).

Среди качественных признаков наиболее устойчивыми являются мономодальность и левоасимметричность массового спектра, «нормальный» тип изменчивости длины слоевища и преобладание изменчивости массы, превышающей «норму». Отсутствует доминирование какого-то одного из двух типов дискретности массового спектра.

Рис. 5. Пространственные изменения частоты встречаемости массовых классов в ценопопуляции *Padina pavonica*

Внутригодовая изменчивость размерно-массовых параметров слоевища и ценопопуляции *Padina pavonica*

Морозова-Водяницкая Н. В. отнесла падину к «истинно-летним» формам, так как «...в вегетационном периоде отмечаются резко выраженные перерывы, во время которых водоросль исчезает бесследно» (Морозова-Водяницкая, 1927, 1936, 1959). По мнению этого автора, появление падины свидетельствует о наступлении самого солнечного и жаркого времени года. Осенние же штормы служат причиной более раннего отмирания водоросли. Наши наблюдения показали, что на мелководье черноморского побережья Крыма первые видимые особи вида появляются в июле, последние – в декабре. Границы вегетации падины,

по Н. В. Морозовой-Водяницкой, охватывают период с мая – июня по октябрь – ноябрь. Все это вместе изменяет сложившееся представление о продолжительности жизни вида в Черном море. Поэтому определенный интерес представляет исследование временной изменчивости размерно-массовых параметров вида в течение всего периода его вегетации.

Размерные параметры. В условиях побережья мыса Херсонесский максимум большинства размерных параметров слоевища и ценопопуляции вида зарегистрирован в сентябре, близки к нему уровни длины и массы слоевища в августе. Минимум многих показателей приходится на октябрь и декабрь, когда наиболее крупные и зрелые особи завершают вегетацию с последующей элиминацией, чему благоприятствуют усиливающиеся в это время штормы (табл. 2).

Таблица 2

Изменчивость размерно-массовых параметров слоевища и ценопопуляции *Padina pavonica* в период вегетации (мыс Херсонесский)

Параметры	Месяц				
	июль	август	сентябрь	октябрь	декабрь
Размерные параметры слоевища и ценопопуляции					
Lim, см	1,8–6,9	2,6–10,2	0,7–9,3	0,8–3,1	1,0–4,5
R, см	5,1	7,6	8,6	2,3	3,5
C _v , %	30	39	57	35	50
Тип изменчивости	верхняя норма	верхняя норма	значительная	верхняя норма	значительная
Кол-во классов	6	7	9	3	4
Дискретность спектра	непрерывный	дискретный	непрерывный	непрерывный	непрерывный
M ₀ (доля, %)	4 (32)	4; 7 (по 24)	1 (20)	1; 2 (по 40)	1; 2 (по 38)
Смещение доминирующего класса	нет	нет	влево	влево	влево
Массовые параметры слоевища и ценопопуляции					
Lim, г	0,05–2,8	0,05–1,8	0,01–2,5	0,01–0,12	0,01–0,17
R, г	2,75	1,75	2,49	0,11	0,16
C _v , %	96	88	117	85	89
Тип изменчивости	очень большая	очень большая	аномальная	очень большая	очень большая
Кол-во классов	8	9	11	1	1
Дискретность спектра	дискретный	непрерывный	непрерывный	-	-
M ₀ (доля, %)	0,2 (25); 0,4 (28)	0,2 (43)	0,2 (46)	0,2 (100)	0,2(100)
Смещение доминирующего класса	влево	влево	влево	-	-

Индивидуальная длина слоевища, средняя для всего полученного массива данных, составляет $3,8 \pm 0,3$ см и варьирует во времени в «значительной» степени. Внутрипопуляционная изменчивость параметра каждый месяц соответствует «верхненормальному» и «значительному» типам.

Количество классов, входящих в размерный спектр, в среднем, достигает $5,8 \pm 2,1$, а его колебания соответствуют «верхней норме». С июля по сентябрь показатель увеличивается, позже наблюдается его спад. За исключением августа, размерный спектр является непрерывным, моно- и бимодальным. Доля модальных классов варьирует от 20 до 40 %.

Самые крупные по размерам особи встречаются в августе и сентябре (рис. 6), однако вклад их в общую структуру не превышает 10 %. Средняя длина слоевища у особей в октябре и декабре является минимальной.

Рис. 6. Изменение средних длины и массы слоевища *Padina pavonica* в период вегетации у мыса Херсонесский

В первые два месяца смещение доминирующих размерных классов отсутствует или трудно определяется, в последующем сгущение вариант наблюдается в левой части спектра, то есть в зоне мелко размерных классов.

Массовые параметры. Динамика массовых параметров в период вегетации во многом синхронизирована с таковой у размерных. Количественный максимум массовых показателей приходится на август и сентябрь, минимум – на октябрь и декабрь (табл. 2).

Масса слоевища, средняя для всего массива данных, составляет $0,4 \pm 0,1$ г, а ее изменчивость относится к «аномально» высокой. Такой же тип внутривидовых изменений можно было наблюдать в сентябре, тогда как в другое время он соответственно «большой» и «очень большой». Очевидно, высокое разнообразие массового спектра в сентябре является одним из показателей апогея вегетации вида.

Количество массовых классов, среднее для всего периода наблюдений, равно $6,0 \pm 0,1$. В начале исследований массовый спектр представлен дискретным и бимодальным вариантами, в следующие месяцы он непрерывный и мономодальный. В октябре и декабре ценопопуляция на 100 % состоит из одинаковых особей с массой в пределах 0,2 г. В период с июля по сентябрь наблюдается смещение вариант влево. Доля модальных классов увеличивается от начала и до конца наблюдений. Вклад крупных по массе особей, зафиксированных в июле – сентябре, составляет 3–9 %.

В целом, массовый спектр ценопопуляции *Padina pavonica* является преимущественно мономодальным, левосмещенным, а масса слоевища отличается высокой временной изменчивостью.

Межгодовая изменчивость размерно-массовых параметров слоевища и ценопопуляции *Padina pavonica*

Размерные параметры в смежные и отдаленные годы. Размах варибельности длины слоевища в смежные годы (2002 и 2003 гг.) отличается почти вдвое с преимуществом в 2003 году. Еще существеннее выглядит различие при сопоставлении размаха в каждый из смежных периодов с отдаленным (2008 г.). В смежные годы проявляется примерно одинаковый средний уровень длины слоевища, вдвое и более превосходящий подобный в 2008 году (рис. 7).

Рис. 7. Межгодовые изменения средних длины и массы слоевища *Padina pavonica*

При этом установлено сходство величин коэффициента вариации и соответствующего им типа изменчивости длины слоевища в 2002 и 2008 годы. Вместе с тем отмечено полное несовпадение уровня разнообразия размерных классов, которое, тем не менее, всегда сопровождается непрерывностью, мономодальностью и левосмещенностью их спектра (рис. 8). Значение моды в начале наблюдений вдвое выше, чем в последующий период, однако долевое участие особей модального класса в разные годы почти не отличается.

Рис. 8. Межгодовые изменения частоты встречаемости особей *Padina pavonica* разных размерно-массовых классов (Золотой пляж)

Массовые параметры в смежные и отдаленные годы. По большинству параметров, выбранных для сравнения, совпадение отсутствует не только в смежные, но и в отдаленные друг от друга годы. Искомое сходство касается лишь таких качественных признаков, как мономодальность и левосмещенность массового спектра (рис. 8). Соотношение интенсивности изменчивости массы и длины слоевища и в этом случае отражает закономерность И. И. Шмальгаузена. В целом, независимыми от года наблюдений остаются высокая изменчивость массы слоевища, левосмещенность, мономодальность соответствующего спектра ценопопуляции и однообразие величин моды.

Полученные в ходе исследований данные позволяют оценить характер изменчивости параметров *Padina pavonica*. Можно утверждать, что все изменения длины ее слоевища осуществляются по двум типам, среди которых преобладает «верхняя» норма вариабельности признаков биологических объектов. Это особенно характерно для пространственной изменчивости анализируемого параметра, вклад которой составляет 60–80 %. Типы изменчивости массы слоевища в пространстве и во времени разнообразнее, чем у длины, и с доминированием среди них «очень большой». Вклад последней достигает 33–60 %. Для размерно-массовых спектров одинаково характерно преобладание непрерывности и левосмещенного варианта распределения особей по классам.

ВЫВОДЫ

1. Популяционный анализ природных поселений в различных районах западного и юго-восточного побережья Крыма позволил впервые определить крайние и средние значения размерно-массовых параметров ценопопуляции и слоевища *Padina pavonica* и установить их пространственную приуроченность. Среди количественных признаков наименее подтверждены изменениям в пространстве размерные характеристики, наиболее – индивидуальная масса особей и ее среднее для каждого района значение. Промежуточное положение занимают размах индивидуальной массы и количество классов в размерном спектре. Среди качественных признаков наиболее устойчивыми являются мономодальность и левоасимметричность массового спектра, непрерывность и преобладающая симметричность размерного, умеренный характер пространственных вариаций длины слоевища и превалирование их повышенного уровня у массы. Для массового спектра характерно равное присутствие обоих типов дискретности.

2. Для динамики большинства параметров *Padina pavonica* в период вегетации характерен максимум в сентябре и минимум в октябре и декабре. Ход временных изменений средней длины и массы слоевища соответствуют друг другу. Как правило, размерный спектр непрерывный и бимодальный, в начале вегетации он симметричный, в последующем – левоасимметричный. Массовый спектр ценопопуляции *Padina pavonica* является мономодальным, чаще левоасимметричным, а масса слоевища отличается высокой временной изменчивостью.

3. Анализ параметров ценопопуляции и слоевища *Padina pavonica* в смежные и отдаленные друг от друга годы показал наличие существенного различия в размахе варибельности длины слоевища, разнообразии размерных классов и значении моды. При этом для *Padina pavonica* в смежные годы характерны близкий уровень средней длины слоевища, превосходящий подобный в более отдаленный период. В сравниваемые годы размерный спектр всегда был непрерывным, мономодальным и левоасимметричным с примерно одинаковым вкладом в общую структуру доминирующего класса. Для большинства массовых параметров совпадение отсутствует не только в смежные, но и в отдаленные друг от друга годы. В любой период наблюдений масса слоевища отличается высокой изменчивостью, а массовый спектр ценопопуляции – левоасимметричностью, мономодальностью и однообразием величины моды.

4. Независимым от времени и места вегетации падины является преобладание мономодальности и левоасимметричности обоих спектров, а в случае размерного состава еще и его непрерывность. Степень проявления пространственно-временных изменений длины слоевища по сравнению с его массой является более умеренной.

Работа выполнена 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», номер госрегистрации – АААА-А18-118021350003-6.

Список литературы

Аннинская И. Н. Сравнительная характеристика падиновых фитоценозов в Севастопольской бухте // Сборник материалов III Всесоюзного совещания по морской биологии. Севастополь, 18–20 октября 1988. Ч. 1. – Киев, 1988. – С. 168.

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Анализ природных ценопопуляций *Gelidium spinosum* (S. G. Gmelin) P. C. Silva (Rhodophyta) в прибрежье Черного моря // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (3–6 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский). – КамчатНИРО, 2017а. – С. 214–222. <http://www.kamniro.ru/files/2017.pdf>

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Размерно-массовые характеристики слоевища и ценопопуляций *Ulva linza* L. (Chlorophyta) и их динамика в Черном море // Вопросы современной альгологии. – 2017б. – № 2 (14) URL: <http://algology.ru/1175>

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Размерно-массовые характеристики слоевища и ценопопуляций *Ulva intestinalis* L. (Chlorophyta) и их динамика в Черном море // Вопросы современной альгологии. – 2017в. – № 2 (14). <http://algology.ru/1174>

Еременко Т. И. Макрофитобентос северо-западной части Черного моря // Биология северо-западной части Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 126–145.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 296 с.

Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – М. – Л.: Наука, 1967. – 397 с.

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

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.

Меньшова Р. В. Полисахариды некоторых видов бурых водорослей: автореф. дис.... на соиск. учен. степени канд. хим. наук. – Р. В. Меньшова. – Владивосток: Тихоокеан. ин-т биоорг. химии ДВО РАН, 2013. – 23 с.

Морозова-Водяницкая Н. В. Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты // Труды Кубано-Черноморского НИИ. – 1927. – Т. 52. – 45 с.

Морозова-Водяницкая Н. В. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море // Труды Севастопольской биологической станции. – 1936. – Т. 5. – С. 45–217.

Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Черном море. Труды Севастопольской биологической станции. – 1959. – XI. – С. 3–28.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Рост животных. – М.: Биомедгиз, 1935. – С. 8–60.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.

Nagumo T, Nishino T. Fucan sulfates and their anticoagulant activities // Polysaccharides in Medicinal Applications. – 1996. – P. 545–574.

Omezzine F., Haouala R., Ayeb A., Boughanmi N. Allelopathic and antifungal potentialities of *Padina pavonica* (L.) extract // Journal of Plant Breeding and Crop Science. – 2009. – Vol. 1 (4). – P. 194–203.

Sturges H. The choice of a class-interval // Journal American Statistical Association. – 1926. – 21. – P. 65–66.

Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Dimension-mass composition of the coenopopulation, morphoparameters of the thallus of *Padina pavonica* and their spatial-time dynamics // Ekosistemy. 2018. Iss. 15 (45). P. 87–98.

During the long-term investigations the dimension-mass parameters of thallus and cenopopulations of Black-sea species *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy (Ochrophyta) were performed for the first time. The extremes and mean values, as well as constant and dynamic properties of thallus and cenopopulations were determined. Among the quantitative attributes the weakest change in space is noted for dimension properties, whereas the greatest change is noted for individual mass of specimen and its mean value for each region of study. Among the qualitative attributes the most stable features were associated with monomodality and left-wing asymmetry of the mass spectrum, the continuity and prevailing symmetry of the dimension spectrum, moderate character of spatial variations of the thallus length and their dominance in the increased level of mass. The dynamics of the majority of *Padina pavonica* parameters features a maximum in september and minimum in october and december. Variations in the mean length and mass of thallus correspond to each other. Independence on time and place of *Padina* vegetation was noted for the predominance of monomodality and left-wing asymmetry of the dimension and mass spectra.

Key words: *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy, Ochrophyta, thallus, coenopopulation, dimension-mass structure, dynamics, Crimea, Black sea.

Поступила в редакцию 15.05.18