

УДК: 581.526.323(292.471)(262.5)

Макрофитобентос и макрофитоперифитон приоритетной территории «Форос – Алушта» и прилегающей акватории (Черное море)

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н.

*Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
ikevstigneeva@gmail.com, itankovskay@gmail.com*

Исследованы видовой состав, экологическая и таксономическая структура, количественные характеристики и пространственная динамика макрофитобентоса и макрофитоперифитона приоритетной территории «Форос – Алушта» с прилегающей акваторией Черного моря. Таксономический состав макрофитобентоса представлен 54 видами, 33 родами, 23 семействами, 16 порядками Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. По всем таксономическим показателям доминирует Rhodophyta. В состав макрофитобентоса входят виды с высокой и средней встречаемостью. Видовой состав альгоценозов в обследованных районах совпадает на 30 %. Пространственная изменчивость числа видов соответствует «норме» для биологических признаков. Основу экологической структуры макрофитобентоса составляют морские, ведущие и олигосапробные виды. Фитомасса видов в пространстве колеблется в широких пределах, а основными продуцентами являются виды Ochrophyta. На береговых искусственных сооружениях формируются альгоценозы, включающие 25 видов 20 родов, 12 семейств, 9 порядков Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Видовое соотношение отделов свидетельствует о высоком вкладе красных водорослей в структуру флоры обрастания и низком – бурых. Перифитонные виды принадлежат к 12 экологическим группам, среди которых доля морской, ведущей, многолетней, однолетней и олигосапробной групп составляет 40–68 %. Макрофитоперифитон в разных районах обладает сходным видовым разнообразием, доминированием одних и тех же экологических групп, одинаковым соотношением надвидовых таксонов и равными продукционными показателями всего альгоценоза обрастания и входящего в его состав Rhodophyta. В каждом районе наблюдается тенденция снижения видового разнообразия в направлении от суши к морю. При этом видовой состав макрофитоперифитона в разных районах совпадает только наполовину, разным является перечень базовых таксонов и ключевых продуцентов, существуют различия в системе продукционного доминирования и величине индекса Шеннона.

Ключевые слова: макрофитоперифитон, макрофитобентос, встречаемость, эколого-таксономический состав, фитомасса, изменчивость, пространственная динамика, Крым, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование структурно-функциональных особенностей и продукционного потенциала прибрежных экосистем Азово-Черноморского бассейна становится приоритетным направлением при планировании региональной хозяйственной деятельности. При этом на первые позиции выдвигаются проблемы сохранности, воспроизводства и рационального использования морских биоресурсов, важным компонентом которых являются такие первичные продуценты, как макроводоросли естественных (макрофитобентос) и искусственных (макрофитоперифитон) твердых субстратов. Однако отсутствие или недостаточность данных о макрофитах некоторых регионов до сих пор не позволяют делать широких обобщений, касающихся экосистемного, ландшафтного и промышленно-хозяйственного потенциалов прибрежных сообществ, а также закономерностей их распространения. Не стали исключением в этом отношении и сообщества макрофитов ряда участков территории «Форос – Алушта», которой при поддержке BSP в 1999 году присвоен статус приоритетной (1 категория) для сохранения биоразнообразия Крыма (Выработка приоритетов..., 1999). До настоящего времени территория не объявлена заповедной, хотя в ее границах существуют 9 природных объектов разной степени охранности. (Распоряжение Совета министров..., 2018). Альгофлора данных объектов в той или иной мере изучена, однако остаются неисследованными макроводоросли твердых субстратов разного генезиса

как на территории «Форос – Алушта», так и на прилегающих участках (Белич и др., 2014, 2016; Евстигнеева, Танковская, 2008, 2009, 2010а, 2010б; Маслов, 1988, 2011; Маслов, Соколовский, 2004; Садогурский, 2009; Плугатарь и др., 2018). Для решения имеющихся проблем были проведены исследования состава, структуры и изменчивости сообществ макрофитобентоса и макрофитоперифитона некоторых участков южного и юго-восточного побережий Крыма, в том числе приоритетной территории.

Цель работы – в сравнительном аспекте охарактеризовать видовой состав, встречаемость, эколого-таксономическую организацию, продукционный потенциал и пространственную динамику макрофитобентоса и макрофитоперифитона на твердых субстратах некоторых районов южного и юго-восточного побережий Крыма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на анализе проб макрофитобентоса (МФБ), собранных летом 2018 года по гидробиотической методике, модифицированной для подводных исследований (Калугина-Гутник, 1969). Отбор бентосных проб проводили на глубине 0,2–0,3 м в сублиторальной зоне приморских поселков Морское, Рыбачье, Малореченское, Профессорский уголок (г. Алушта) и Малый Маяк, в четырехкратной повторности с применением учетных площадок размером 25 см×25 см. Кроме МФБ объектом исследования стали макроводоросли обрастания двух береговых гидротехнических сооружений (буны), размещенных в береговой зоне Профессорского уголка и поселка Малый Маяк. Пробы макрофитоперифитона (МФП) отбирали на равном расстоянии от поверхности воды (0,2 м) в корневой, центральной и мористой частях боковой грани буны. При камеральной обработке проб определяли видовой состав водорослей с учетом последних номенклатурных изменений (Зинова, 1967; Guiry, Guiry, 2018). Для описания видовой структуры рассчитывали коэффициент 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 (Калугина-Гутник, 1975). С учетом значений коэффициента R виды делили на постоянные (с коэффициентом более 50 %), добавочные (менее 50 %, но более 25 %) и случайные (менее 25 %) (Даждо, 1975). Для оценки структуры ценозов применяли индекс видового разнообразия Шеннона (H), вычисленный по биомассе популяций, составляющих сообщество (Wilhm, 1968). По шкале Е. Л. Любарского, а также по индивидуальной фитомассе видов выявляли группы с разной степенью продукционного доминирования (Розенберг, 2005). Для уточнения статуса некоторых видов рассчитывали индекс доминирования (Даждо, 1975). Данные по видовому составу применяли для расчета коэффициента Фельдмана и индекса Чени (Feldman, 1937; Cheney, 1977), позволяющие опосредованно оценить принадлежность исследованной флоры к той или иной географической зоне, а также степень эвтрофирования водоема.

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 (1990). Статистическую обработку данных проводили на основе пакета программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными при значимости $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика макрофитобентоса и макрофитоперифитона приоритетной территории «Форос – Алушта» и прилегающей акватории. Макрофитобентос. На естественном субстрате исследованных участков обитают 54 вида макроводорослей, относящихся к 33 родам, 23 семействам, 16 порядкам отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och), Rhodophyta (Rh). Видовое соотношение отделов (1 Ch : 1 Och : 2 Rh) свидетельствует о примерно равном вкладе Ch и Och в видовую структуру цистозирового фитоценоза, который вдвое меньше, чем у Rh. Соотношение таксонов всех рангов у Ch, Rh и ценоза в целом

совпадает (1 порядок : 1 семейство : 2 рода : 3 вида). Таксономический состав отделов одинаков только на уровне соотношения надвидовых таксонов. По числу видов лидируют *Ulva*, *Cladophora*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Ulvaceae*, *Cladophoraceae*, *Corallinaceae*, *Ceramiales*, *Ulvales*, *Cladophorales*, *Corallinales*, *Ceramiales* (4–17 видов). Многовидовые роды объединяют 37 % идентифицированных видов и составляют 12 % всего родового разнообразия МФБ региона. Остальные роды – моновидовые.

Значение коэффициента Фельдмана (2,5) свидетельствует о тепловодном характере бентосной флоры в регионе, а величина индекса Чени (3,9) соответствует средней степени загрязнения морской среды.

Встречаемость бентосных видов имеет широкую амплитуду варьирования (20–100 %), свидетельствуя тем самым о высокой динамичности видового состава. Максимум встречаемости проявляют такие виды, как *Cystoseira barbata*, *C. crinita*, *Dyctiota fasciola*, *Sphacelaria cirrosa*, *Laurencia coronopus*, *Hydrolithon farinosum*, относящиеся к бурым и красным водорослям преимущественно морской, ведущей, многолетней и олигосапробной принадлежности (табл. 1).

Таблица 1

Состав и встречаемость видов в макрофитобентосе и макрофитоперифитоне исследованной акватории

Вид	Встречаемость, %				
	Вдоль всего побережья	в МФП и МФБ		на ГТС	
		Профессорского уголка	поселка Малый Маяк	в Профессорском уголке	у поселка Малый Маяк
1	2	3	4	5	6
<i>Ulva intestinalis</i> L.	80	50	100		33
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	20	50			
<i>Ulva linza</i> L.	60	50			
<i>U. torta</i> (Mertens) Trevisan	40	50	50		
<i>U. rigida</i> C. Agardh	80	100		100	
<i>U. flexuosa</i> Wulfen	20				
<i>Bryopsis corymbosa</i> J. Agardh	20				
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (H. Bang ex C. Agardh)	60	100	50	66	66
<i>Cladophora vadorum</i> (Aresch.) Kütz.	20	50			
<i>C. albida</i> Kütz.	60	100	50	100	33
<i>C. laetevirens</i> (Dillwyn) Kütz.	60	50			
<i>C. sericea</i> (Hudson) Kütz.	20	50	50	33	33
<i>C. liniformis</i> Kütz.	40	50			
<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillwyn) Kütz.	40	50			
<i>Ch. linum</i> (O. F. Müll.) Kütz.	60	100	50	100	
<i>Cladostephus spongiosum</i> (Huds.) C. Agardh	80	100	100	100	100

Таблица 1 (Продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	100	100	100	66	100
<i>Sphacelorbis nanus</i> (Nageli ex Kütz.)	20	50			
<i>Cystoseira crinita</i> Duby	100	100	100	33	66
<i>C. barbata</i> (Stackh.) C. Agardh	100	50	50		
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	20				
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kütz.) Hamel	20				
<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy	80	50	50		
<i>Corynophlaea</i> <i>umbellata</i> (C. Agardh) Kütz.	40		50		
<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) J. V. Lamour.	100	50	50		
<i>Eudesme virescens</i> (Carmichael ex Berkeley) J. Agardh	60		50		
<i>Spermothamnion</i> <i>strictum</i> (C. Agardh) Ardissone	20	50	50	33	33
<i>Callithamnion</i> <i>corymbosum</i> (Smith) Lyngbye	40	50	100	100	66
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner)	60	100	100	66	33
<i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis & Sol.) K. R. Hind	80	100	100	33	33
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye	20				
<i>C. virgatum</i> Roth	60	100	50	33	33
<i>C. diaphanum</i> (Lightfoot) Roth	60	100	50	33	33
<i>C. ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluz.	80	50	50	33	
<i>Polysiphonia</i> <i>breviarticulata</i> (C. Agardh) Zanardini	40				
<i>P. denudata</i> (Dillwyn) Grev. ex Harv.	60	50		33	
<i>P. opaca</i> (C. Agardh) Moris & De Not.	40				
<i>P. elongata</i> (Huds.) Spreng.	20	50			
<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze	80	50	100		100
<i>V. fucooides</i> (Huds.) Kuntze	20				

Таблица 1 (Продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh	100	50	100		33
<i>L. obtusa</i> (Huds.) J. V.	60	50	50		33
<i>Hydrolithon farinosum</i> (J. V. Lamour.) Penrose	100	100	100	66	100
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightf. ex Turner) Gaillon	20	50	50		33
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	40	100		33	
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	20				
<i>Dasya baillouviana</i> (S. G. Gmel.) Mont.	20				
<i>Chondria capillaris</i> (Huds.) M. J. Wynne	20	50			
<i>Jania virgata</i> (Zanardini) Mont.	20				
<i>J. rubens</i> (L.) J. V. Lamour.	20	50			
<i>Dermocorynus dichotomus</i> (J. Agardh) Gargiulo	20				
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K. M. Drew	20	50			
<i>Lithophyllum cystoseirae</i> (Hauck) Heydrich	20				
<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) J. V. Lamour.	20				
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh	-	50		33	
<i>Corallina officinalis</i> L.	-	50	50	66	66

Примечание к таблице. МФП – макрофитоперифитон; МФБ – макрофитобентос; ГТС – гидротехническое сооружение.

В зависимости от уровня встречаемости видов фитобентос исследованных берегов состоит из 24 видов постоянной категории, 21 – случайной и остальных – добавочной. Постоянные виды создают основу существующего биоразнообразия прибрежной экосистемы, случайные же являются его потенциальным резервом в постоянно меняющихся условиях мелководья. Среди Ch и особенно Och преобладают виды с показателем встречаемости выше 50 %. Треть красных водорослей проявляют такую же встречаемость, но немало среди них и случайных видов (46 %). Вклад добавочных видов, как правило, не превышает 20 %.

Расчетные значения коэффициента Жаккара свидетельствуют о том, что только треть видов являются общими для фитоценозов пяти обследованных районов. Среди отделов особым локальным своеобразием отличается видовой состав Ch ($K_j=25$ %), чуть меньше различий у видовых комплексов Rh и только Och проявляет высокую степень видового сходства (44–100 %).

Общее число видов в разных районах изменяется от 16 до 38 таксонов. Лидером видового состава чаще является Rh и лишь иногда ему не уступает Och. Максимум видового разнообразия Ch, Rh и всего МФБ территориально приурочен к акваториям поселка Малореченское и Профессорского уголка. Виды Och равномерно распределяются по районам,

с чем связана низкая вариабельность числа их видов, которая по шкале Г. Н. Зайцева является «нижненормальной» ($C_v=12\%$). В пределах «нормы» изменяется общее число бентосных видов и видов красных водорослей, в отдельности. Для Ch характерна существенная разница крайних значений числа видов (1 и 12 видов) и «большая» по степени проявления пространственная изменчивость этого показателя ($C_v=73\%$). С учетом среднего числа видов отделы можно распределить следующим образом: $Rh > Och > Ch$.

Наибольшее относительное число видов характерно для МФБ поселка Малореченское и Профессорского уголка (70%), в остальных районах показатель вдвое меньше. У бурых и красных водорослей относительное число видов между районами изменяется в пределах «нормы», у Ch – с ее превышением ($C_v=50\%$).

В целом, изменчивость относительного и абсолютного числа видов невелика и чаще соответствует «норме» для биологических признаков, а наибольшим видовым разнообразием характеризуется МФБ в районе Малореченского и Профессорского уголка.

МФБ в районах исследования состоит из видов 12 экологических групп из 13 известных для Черного моря (табл. 2). Встречаемость групп достаточно высокая: более половины их обнаружены на всех станциях ($R=100\%$), у остальных R ниже на 20%. С учетом видового разнообразия абсолютными лидерами являются такие группы, как морская, ведущая и олигосапробная (по 47–100% общего числа бентосных видов в пяти районах). К ключевым компонентам экологического состава следует отнести и однолетников, которым незначительно уступают многолетники. Экоспектр МФБ является полночленным и только в акватории поселка Малореченское он редуцирован за счет отсутствия солоноватоводных, солоноватоводно-морских, сопутствующих и полисапробных видов.

Набор ключевых экогрупп от района к району почти не трансформируется, а высокая доля их видов придает фитоценозу качественную однородность.

Заметное различие крайних значений абсолютного числа видов проявляют солоноватоводно-морская, ведущая, сопутствующая, однолетняя и мезосапробная группы. Для морской, ведущей, однолетней и олигосапробной групп характерен максимум среднего числа видов. Малым числом видов представлены индикаторы высокой степени распреснения и загрязнения водной среды.

Абсолютное число видов большинства групп варьирует в пространстве незначительно, в пределах биологической «нормы». По шкале Г. Н. Зайцева «значительным» колебаниям подвержен видовой состав полисапробионтов, однолетников и редких видов, еще существеннее изменения в солоноватоводно-морской, солоноватоводной, сопутствующей и мезосапробной группах. Относительно число видов разной экологической принадлежности, как и абсолютное, варьирует без превышения «нормы».

Суммарная фитомасса видов от района к району, в отличие от видового состава, колеблется в «большой» степени ($C_v=66\%$) и в среднем достигает 5 кг/м^2 . «Большой» и «очень большой» типы изменчивости характерны для суммарной фитомассы видов каждого отдела. Средняя фитомасса Rh составляет около 10% фитомассы ценоза. У Ch такой показатель в половину меньше. В исследованном регионе бурые водоросли являются основными продуцентами и их доля в общей фитомассе составляет 85%. Везде, кроме акватории поселка Малореченское, эти виды главенствуют по абсолютной, по относительной и по средней для районов фитомассе. Выявлено, что наиболее благоприятные условия для функционирования Ch складываются в прибрежье поселка Малый Маяк и Профессорского уголка, для Och – поселка Морское и для Rh – поселка Рыбачье. Группа видов с самой высокой абсолютной фитомассой включает *C. barbata*, *C. crinita* из Och, *U. rigida* из Ch и *Ceramium secundatum* из Rh. У первого из перечисленных видов самый высокий индекс доминирования.

Макрофитобентос на всех станциях, кроме поселка Малореченское, является по своей структуре монодоминантным, в акватории же поселка – полидоминантным. В первом случае на долю лидирующего продуцента приходится 41–67% общей фитомассы, во втором – только 12%. Виды цистозеры не являются абсолютными доминантами, поскольку в фитоценозах некоторых районов они функционируют в качестве содоминантов. Кроме них, к содоминантной группе относятся *Ceramium ciliatum*, *Ulva torta*, *Cladostephus spongiosum*. В

прибрежном фитоценозе поселка Малореченское явные лидеры отсутствуют, чему соответствует самый высокий по значению индекс Шеннона (3,99). На других участках он варьирует от 1,4 до 2,7. В системе продукционного доминирования, сформированной с учетом шкалы Е. Л. Любарского, отсутствуют виды таких категорий, как субдоминанты и абсолютные доминанты, господствуют малозначимые виды, а доминантами в МФБ исследованной территории являются *S. crinita*, *S. barbata* (табл. 3).

Таблица 2

Экологический состав МФБ и его пространственная изменчивость

Группа	min – max	Территориальная приуроченность		x±σ	C _v	Тип изменчивости	R, %
		min	max				
Морская	16–22	Морское, Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское, Профессорский уголок	18,0±3,0	16,7	«Нижне» нормальный	100
Солоновато-водно-морская	2–14	Малый Маяк	Малореченское	6,4±5,0	89,5	Очень большой	80
Солоновато-водная	1–2	Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское, Профессорский уголок	1,2±0,7	70,0	Большой	80
Ведущая	14–22	Морское, Малый Маяк	Малореченское, Профессорский уголок	18,0±3,0	22,0	«Нижне» нормальный	100
Сопутствующая	1–9	Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское	3,6±3,6	114,0	Аномально большой	80
Редкая	2–7	Морское	Малореченское	4,0±1,6	47,0	значительный	100
Многолетняя	7–13	Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское, Профессорский уголок	9,6±2,4	29,0	«Верхне» нормальный	100
Однолетняя	3–18	Морское	Малореченское, Профессорский уголок	11,0±5,8	60,0	Значительный	100
Сезонная	4–7	Морское, Профессорский уголок	Малореченское	5,2±1,1	25,0	«Верхне» нормальный	100
Олигосапробная	14–19	Морское, Рыбачье	Малореченское, Профессорский уголок	16,0±2,0	15,0	«Нижне» нормальный	100
Мезосапробная	2–16	Морское, Малый Маяк	Малореченское	7,2±5,2	82,0	Большой	100
Полисапробная	2–4	Малый Маяк	Малореченское, Профессорский уголок	2,6±1,5	64,0	Значительный	80

Примечание: x±σ – среднее число видов ± доверительный интервал, C_v – коэффициент вариации, R, % – коэффициент встречаемости.

Система продукционного доминирования в районах исследований
(степень доминирования видов, доля видов в %)

Степень доминирования видов	МФБ всех районов	Профессорский уголок		Поселок Малый Маяк	
		МФП	МФБ	МФП	МФБ
Малозначимый	77,8	45	82	63	42
Второстепенный	18,5	20	12	16	37
Субдоминантный	-	35	3	10,5	16
Доминантный	3,7	-	-	10,5	-
Абсолютно доминантный	-	-	3	-	5

Примечания к таблице. МФП – макрофитоперифитон; МФБ – макрофитобентос.

Макрофитоперифитон. На искусственных сооружениях, размещенных в береговой зоне поселка Малый Маяк и Профессорского уголка, формируются альгоценозы, совместно включающие 25 видов 20 родов, 12 семейств, 9 порядков отделов Ch, Och и Rh. Видовое соотношение отделов (2 Ch : 1 Och : 3 Rh) свидетельствует о высоком вкладе красных водорослей в структуру флоры обрастания и низком – бурых. Перифитонные виды принадлежат к 12 экологическим группам, в числе которых доля морской, ведущей, многолетней, однолетней и олигосапробной групп составляет 40–68 % общего видового состава МФП двух районов. Наиболее выраженной качественной однородностью среди отделов отличается Och, поскольку все его представители являются морскими, многолетними, олигосапробными и преимущественно ведущими видами.

Сравнительная характеристика МФП и МФБ в прибрежной акватории Профессорского уголка. В состав МФБ данного района входят 33 вида: 12 Ch, 7 Och и 14 Rh. Их вклад в общую структуру МФБ исследованных участков приоритетной территории «Форос – Алушта» составляет 61 %. Сравнение таксономических пропорций трех отделов показало сходство их надвидовой части и полную аналогию соотношения у Och и Rh (2 вида : 2 рода : 1 семейство : 1 порядок). Среди отделов Ch характеризуется наибольшей видовой насыщенностью таксонов высокого ранга. Разнообразие надвидовых таксонов Rh вдвое – втрое выше, чем у других отделов. В группу ведущих по числу соподчиненных таксонов входят *Ulva*, *Cladophora*, Ulvaceae, Cladophoraceae, Rhodomelaceae, Ulvales, Cladophorales, Ceramiales. В целом, для данного района характерна многочисленность родов, представленных одним или двумя видами.

Экоспектр МФБ сложен видами 12 экогрупп, среди которых количественно (более 50 % видового состава) преобладают морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная группы.

Главными продуцентами в МФБ побережья Профессорского уголка являются виды Och, их суммарная фитомасса в десятки раз превышает таковую у других отделов. Среди бурых водорослей особенно выделяется *S. crinita*, доля которой в общей фитомассе ценоза составляет 67 %. Такой высокой продукционной роли одного вида соответствует значение индекса Шеннона (1,8), которое ниже его величины, средней для исследованных берегов (2,46).

В обрастании гидротехнического сооружения (ГТС) обнаружены 20 видов: 5 Ch, 3 Och и 12 Rh, что ниже уровня соответствующих показателей сообщества на естественном субстрате. Однако, доля участия Rh в сложении видовой структуры МФП здесь гораздо выше. Значения коэффициента Жаккара для обоих ценозов и входящих в них отделов иллюстрируют низкую степень их взаимного видового подобию.

Экологический анализ показал, что среди перифитонных водорослей наиболее многочисленны однолетние и олигосапробные виды, а в экоспектре отсутствует солоноватоводная группа.

Фитомасса видов на ГТС варьирует от 0,01 г/м² у *Spermothamnion strictum* до 1329 г/м² у *Cladophora albida*. Существенную роль в продукционном процессе выполняют и такие виды, как *U. rigida*, *Cladophoropsis membranacea*, *Ellisolandia elongata*, *Cladostephus spongiosum* и некоторые другие. Особенностью МФП прибрежной зоны Профессорского уголка является отсутствие видов доминантной и абсолютно доминантной категорий и примерно равный вклад малозначимых и субдоминантных видов. Такому разнообразию субдоминантных видов соответствует высокое значение индекса Шеннона (3,3).

На разном расстоянии от берега виды в обрастании ГТС распределяются неравномерно. Их встречаемость имеет широкую амплитуду изменчивости (33–100 %). Только четверть видов встречается на всех участках ГТС. Постоянная и добавочная группы, куда входят водоросли с высокой и средней по величине встречаемостью, характеризуются примерно одинаковой видовой насыщенностью. Больше всего перифитонных видов в ценозе и среди его Och и Rh сосредоточено в корневой части сооружения, где к тому же зафиксирована высокая степень доминирования второго из перечисленных отделов. Все отделы в равной мере представлены на центральном участке ГТС, тогда как на его мористой части Ch и Rh господствуют одновременно.

Попарное сопоставлении видового состава на разноудаленных от берега участках ГТС показало его сильное различие на корневом и центральном участках ($K_j=26\%$) и менее выраженное – на корневом и мористом (47 %), центральном и мористом (40 %).

Встречаемость идентифицированных экогрупп на трех участках ГТС составляет 100 %. На каждом участке единоличными лидерами экологической структуры являются ведущие виды, доля которых возрастает от корневой части к мористой. Морские и олигосапробные виды наиболее характерны для центральной и мористой частей, вблизи берега наравне с ними доминируют солоноватоводно-морские и мезосапробные водоросли. Такое распределение указанных групп является отражением условий обитания водорослей вблизи берега и на удалении от него. Однолетники особенно полно представлены на участке, граничащим с берегом, многолетники – вдали от него. В центральной части обе группы обладают примерно равным числом видов. Очевидно, что при обрушении волн высокую гидродинамическую нагрузку несёт, прежде всего, корневая часть буны вследствие трансформации волн на мелководье. Здесь у водорослей выше вероятность подвергнуться осушению, сильнее сказывается механическое воздействие подвижного грунта. В таких условиях основную роль в формировании обрастания выполняют коротковегетирующие виды.

На корневом участке ГТС общая фитомасса видов вдвое выше, чем на других, особенно по сравнению с центральным. Здесь же зафиксирована самая высокая фитомасса Ch и самая низкая у других отделов. В центральной части общая фитомасса видов почти вдвое меньше, чем вблизи берега. На этом участке основная роль в создании органического вещества принадлежит Och, тогда как у зеленых водорослей она сведена к минимуму. Общая фитомасса видов на мористом участке в 1,6 раза меньше, чем на корневом и чуть выше, чем на центральном. Ее основная часть сформирована за счет красных водорослей. Систематическое положение ключевых элементов системы продукционного доминирования на каждом участке не совпадает.

Сравнительная процедура, примененная для МФБ и МФП акватории Профессорского уголка, позволила выявить их сходство и различие. Общими чертами сообществ двух жизненных форм являются: примерно равное число видов Rh, одна и та же видовая пропорция Ch и Och, совпадающее соотношение надвидовых таксонов у обоих ценозов, а также у входящих в их состав Ch и Rh. Среди лидеров экологической структуры всегда присутствуют морские, ведущие и олигосапробные виды, а сам экоспектр достаточно однороден (52–67 %). Вместе с тем, на естественном субстрате вдвое выше видовое и родовое разнообразие Och, развивается больше видов Ch, за счет чего обеспечивается и более высокое общее видовое богатство МФБ. Суммарная фитомасса бентосных видов выше почти в два раза. МФП отличается более существенным вкладом видов Rh как в видовую структуру, так и в продукционный процесс. Здесь же почти втрое и вчетверо выше абсолютная и относительная фитомасса Ch, а помимо доминирующих однолетних и олигосапробных видов не менее

важным является участие многолетников и мезосапробионтов. О качественном своеобразии ценозов обеих форм свидетельствует тот факт, что одинаковых видов среди их Ch и Rh и в целом в сообществах менее трети. Видовой комплекс Och проявляет большее взаимное подобие, но и в этом случае разными остаются 57 % общего состава каждого из них. Выявлено несоответствие видового соотношения отделов и их представительств в системе ключевых таксонов: в МФП они принадлежат только Rh, в МФБ – ему же и Ch. В каждом ценозе имеются свои базовые виды-продуценты: на естественном субстрате это оба вида цистозир, на искусственном субстрате таких доминантов больше и все они из трех отделов, среди которых преобладает Ch. Экоспектр МФП, по сравнению с таковым у МФБ, является неполноценным в результате отсутствия солоноватоводной группы. Невысокое развитие на естественном субстрате получают индикаторы средней и высокой степеней распреснения и загрязнения среды.

Сравнительная характеристика МФП и МФБ в прибрежной акватории поселка Малый Маяк. На прибрежных валунах этого участка берега обнаружены 19 видов: 4 Ch, 8 Och и 7 Rh. Видовое соотношение отделов свидетельствует о равном вкладе бурых и красных водорослей в формирование видового состава МФБ. На МФБ поселка Малый Маяк приходится 35 % общего числа видов обследованной части крымских берегов. Таксономическое разнообразие Och здесь выше, чем у Ch. Богатство таксонов у Rh и Och хоть и различается, но несущественно. Относительно высокой видовой и родовой представленностью выделяется только Ceramiales, остальные таксоны включают один и реже два вида.

Экоспектр МФБ поселка Малый Маяк состоит из 12 групп, среди которых больше морских, ведущих, олигосапробных видов и представителей всех групп с разной продолжительностью жизни. Доля видов перечисленных групп часто превышает 70 %, что обеспечивает экологическую однородность прибрежного фитоценоза. Для него мало характерны индикаторы высокой степени распреснения и загрязнения водной среды, немного сопутствующих и редких видов.

Основными продуцентами здесь являются виды Och и, прежде всего, *C. barbata* (55,5 % общей фитомассы МФБ в районе исследования). Вклад видов других отделов крайне мал. Индекс видового разнообразия Шеннона соответствует его среднему для всех районов значению (2,4). Система продукционного доминирования состоит из равно господствующих малозначимых и второстепенных видов, из вдвое уступающей им группы субдоминантов и *C. barbata*, выполняющей функцию абсолютного доминанта.

Обрастание гидротехнического сооружения на данном участке включает 19 видов: 4 Ch, 3 Och и 12 Rh и тем самым напоминает сообщество перифитали в акватории Профессорского уголка. Видовое разнообразие красных водорослей вдвое выше, а бурых во столько же ниже, чем на естественном субстрате. Перифитонные водоросли относятся к 12 экогруппам и их большая часть представлена морскими, ведущими, однолетними и олигосапробными видами. На их долю приходится от 53 до 68 % всего видового состава в месте размещения ГТС. Средняя фитомасса видов варьирует от 0,005 у *S. strictum* и *Ceramium virgatum* и до 1000 г/м² у *C. spongiosum*. Важную роль в продукционном процессе выполняют *C. crinita*, *Gelidium crinale*, *E. elongata*, *C. officinalis*. В отличие от МФБ среди перифитонных водорослей поселка Малый Маяк отсутствуют абсолютные доминанты, доминантами являются *C. crinita* и *C. spongiosum*, а 63 % всего видового состава приходится на долю малозначимых видов с низкой относительной фитомассой.

Встречаемость видов на разных участках ГТС варьирует широко (33–100 %). Максимально высокая встречаемость характерна только двум видам (*Sphacelaria cirrosa*, *C. spongiosum*). Все виды примерно поровну делятся между добавочной и постоянной группами. Пространственное распределение видов вдоль ГТС является равномерным. Однако в пределах каждого участка лидирующая позиция неизменно принадлежит Rh (50–64 % видового состава на ГТС).

Сравнение видового состава МФП на разных участках ГТС показало, что чуть более трети видов являются одинаковыми. В такой же степени подобны друг другу водоросли

корневой и мористой, центральной и мористой частей. Несколько больше сходных видов на таких смежных участках, как корневой и центральный (40 %).

Виды разных экологических предпочтений тоже достаточно равномерно распределяются на обследованной поверхности ГТС. Лишь небольшое снижение числа видов в направлении от суши к морю проявляют многолетники и полисапробионты. Большинство экогрупп имеют 100 % встречаемость, среди которых нет сезонных, мезо- и полисапробных, а также солонатоводных видов. На всем протяжении ГТС экоспектры остаются неполночленными. Комплекс единолично доминирующих экогрупп на каждом участке непременно включает морские, ведущие, олигосапробные, много- или однолетние виды. В части экоспектра, образованной группами видов с разной продолжительностью жизни, такое доминирование нарушается за счет синхронного господства многолетников и однолетников в центре ГТС.

Средняя общая фитомасса видов Ch крайне мала и на ее долю приходится только 2 % фитомассы МФП. Эти же показатели у Rh во много раз выше. Основными продуцентами в составе МФП поселка Малый Маяк являются бурые водоросли и среди них *C. spongiosum* и *C. crinita*. Среди красных водорослей по уровню продуцируемой фитомассы выделяются *E. elongata* и *C. officinalis*, среди зеленых – *Ulva intestinalis*. С учетом шкалы Е. Л. Любарского в МФП района исследований преобладают виды, малозначимые по относительной фитомассе, а виды других категорий представлены в несколько раз меньшей долей. Применение такой шкалы расширило представление о статусе *C. spongiosum* и *C. crinita* как доминантов не только среди бурых водорослей, но и во всем сообществе. В системе продукционного доминирования у МФП акватории поселка Малый Маяк отсутствует категория «абсолютный доминант». Общая фитомасса видов МФП распределена вдоль ГТС относительно равномерно, поскольку зафиксированное превышение этого показателя на корневом и мористом участках по отношению к центральному составляет только 28 %. На первых двух участках главенствует Och, на мористом – Rh. При этом фитомасса и вклад видов Och в фитомассу МФП по мере удаления от берега снижаются, а у Rh увеличиваются. Высокой доле участия бурых водорослей в продукционном процессе соответствует низкое значение индекса Шеннона (0,65).

МФП и МФБ прибрежной зоны поселка Малый Маяк проявляет как сходство, так и различие состава и структуры. Равными или близкими к таким являются общее число видов, абсолютное и относительное число видов Ch, сходная пропорция соподчиненных таксонов у ценозов в целом и в отдельности у входящих в их состав Ch и Och, близка к совпадению такая же пропорция у Rh. Все таксоны представлены небольшим числом соподчиненных элементов и только Corallinales и Ceramiales могут быть причислены к ведущим среди них. Экоспектр групп на обоих субстратах является полночленным, а высокая доля участия отдельных групп делает его еще и качественно однородным. Среди экологических лидеров обязательно присутствуют морские, ведущие, олигосапробные виды. В то же время в составе МФБ встречается вдвое больше представителей бурых водорослей, здесь выше фитомасса ценоза, его Och и особенно Ch. На искусственном субстрате обитает гораздо больше видов Rh, формирующих более высокую фитомассу. Отмечено несовпадение видовой пропорции отделов, а сходство состава Ch и Och в бентосе и перифитоне одного и того же района касается только трети видов (33 и 37 %). Более выраженную качественную аналогию проявляют видовые комплексы Rh (около 50 % общих видов). В целом, фитоценозы на обоих субстратах отличаются друг от друга на 60 %. На естественном субстрате из доминирующего комплекса выпадают сезонные виды, слабо представлены индикаторы средней и высокой степеней загрязнения и распреснения водной среды. Среди ключевых продуцентов в МФП встречаются представители всех отделов, в МФБ таковыми однозначно являются бурые водоросли и среди них – *C. barbata*.

Сравнительная характеристика МФП в акватории Профессорского уголка и поселка Малый Маяк. Для МФП двух районов характерно равное или близкое к нему видовое разнообразие и соотношение надвидовых таксонов каждого отдела и сообщества в целом, одинаковая видовая пропорция Och и Rh. Экологический состав МФП двух районов и его базовые группы во многом совпадают. В той или иной мере соблюдается тенденция

снижения видового разнообразия в направлении от суши к морю. Близка к совпадению средняя фитомасса всего ценоза и входящего в него Rh. Максимум фитомассы видов Ch одинаково приурочен к одному и тому же корневому участку ГТС. В системе продукционного доминирования видов отсутствует категория «абсолютный доминант».

Вместе с тем на искусственном сооружении в прибрежной акватории Профессорского уголка развивается больше видов зеленых водорослей с более высоким уровнем продукционных показателей. Здесь несколько выше видовая насыщенность соподчиненных таксонов и втрое больше субдоминантов. Обрастание ГТС поселка Малый Маяк отличается более высокой фитомассой бурых водорослей и большой долей участия малозначимых видов.

О качественном своеобразии МФП двух районов свидетельствуют те факты, что их видовой состав совпадает лишь наполовину, разным является перечень ведущих таксонов и ключевых продуцентов. Пространственные изменения фитомассы видов одного и того же отдела Rh носят противоположный характер, существуют различия в системе продукционного доминирования и величине индекса Шеннона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гидрботанические исследования с применением сравнительной процедуры позволили определить особенности эколого-таксономического состава, встречаемости, продукционных характеристик макроводорослей бентоса и перифитона ряда участков южного и юго-восточного побережья Крыма, включая акваторию приоритетной территории «Форос – Алушта». Таксономический состав макрофитобентоса представлен 54 видами, 33 родами, 23 семействами, 16 порядками Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. По всем таксономическим показателям доминирует Rhodophyta. В состав МФБ входят виды с высокой и средней встречаемостью. Видовой состав альгоценозов в обследованных районах совпадает на 30 %. Пространственная изменчивость числа видов соответствует «норме» для биологических признаков. Основу экологической структуры МФБ составляют морские, ведущие и олигосапробные виды. Фитомасса видов в пространстве колеблется в широких пределах, а основными продуцентами являются виды Ochrophyta.

На береговых искусственных сооружениях формируются альгоценозы, включающие 25 видов 20 родов, 12 семейств, 9 порядков Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Видовое соотношение отделов свидетельствует о высоком вкладе красных водорослей в структуру флоры обрастания и низком – бурых. Перифитонные виды входят в состав 12 экологических групп, среди которых доля морской, ведущей, многолетней, однолетней и олигосапробной групп составляет 40–68 %.

МФП в разных районах обладает сходным видовым разнообразием, доминированием одних и тех же экологических групп, одинаковым соотношением надвидовых таксонов и равными продукционными показателями всего альгоценоза обрастания и входящего в его состав Rhodophyta. В каждом районе одинаково соблюдается тенденция снижения видового разнообразия обрастания гидротехнического сооружения в направлении от суши к морю. При этом видовой состав макрофитоперифитона в разных районах совпадает только наполовину, неодинаковым является перечень базовых таксонов и ключевых продуцентов, существуют различия в системе продукционного доминирования и величине индекса Шеннона.

Выявленные черты сходства и различия МФП и МФБ в каждом районе, только МФП в разных районах свидетельствуют об объективном существовании сообществ двух жизненных форм, но с единым генезисом и взаимодополняющими функциями поддержания существующего и резервного биоразнообразия прибрежной экосистемы.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ. № АААА-А18-118021350003-6 «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса».

Список литературы

- Белич Т. В., Садогурская С. А., Садогурский С. Е. Предварительные данные об альгофлоре прибрежного аквального комплекса между селами Солнечногорское и Малореченское (Крым) // Бюллетень ГНБС. – 2014. – Вып. 13. – С. 17–23.
- Белич Т. В., Садогурский С. Е., Садогурская С. А. Мониторинг макрофитобентоса морской псевдолиторали в районе г. Алушта // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XIV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2. (г. Киров, 5–8 декабря 2016 г.). – Киров: ООО «Изд-во «Радуга-ПРЕСС», 2016. – С. 164–165.
- Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму. Результаты программы «Оценка необходимости сохранения биоразнообразия в Крыму». – Вашингтон: BSP, 1999. – 257 с.
- Даждо Р. Основы экологии. – М.: Изд-во Прогресс, 1975. – 245 с.
- Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
- Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Изд-во «Наука», М.-Л., 1967. – 397 с.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Черноморская донная растительность «Прибрежного аквального комплекса у мыса Плака» // Материалы международной научной конференции и УП Школы по морской биологии «Современные проблемы альгологии (9–13 июня 2008 г., Ростов-на-Дону). – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. – С. 140–141.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макроводоросли бентоса и перифитона бухты Ласпи (Черное море) // Заповідна справа в Україні. – 2009. – Т. 15, вып. 2. – С. 50–56.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макроальгообрастание твердых субстратов в прибрежье заповедника «Мыс Мартыан» (Черное море) // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона: Материалы V Международной конференции, 8–9 октября 2009 г., Керчь, ЮгНИРО. – Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 2010а. – С. 74–80.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Структура и динамика макрофитоперифитона и макрофитобентоса заповедника «Мыс Мартыан» (Черное море) // Экология моря. – 2010б. – Вып. 80. Специальный. – С. 51–58.
- Калугина-Гутник 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 – К.: Наукова думка, 1975. – 248 с.
- Калугина-Гутник А. А. Изменение видового состава фитобентоса в бухте Ласпи за период 1964–1983 гг. // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 7–12.
- Маслов И. И. Группировки водорослей-макрофитов на гидротехнических сооружениях Южного берега Крыма // Труды Никитского ботанического сада. – Ялта, 1988. – Т. 104. – С. 93–103.
- Маслов И. И., Соколовский С. С. Мониторинг макрофитобентоса в природном заповеднике «Мыс Мартыан» // Сборник научных трудов ГНБС. – 2004. – Т. 123. – С. 85–92.
- Маслов И. И. Аннотированный список морского макрофитобентоса природного заповедника «Мыс Мартыан» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». – 2011. – Вып. 2. – С. 62–71.
- Плугатарь Ю. В., Багрикова Н. А., Белич Т. В., Костин С. Ю., Крайнюк Е. С., Маслов И. И., Садогурский С. Е., Садогурская С. А., Саркина И. С. Природный заповедник «Мыс Мартыан». 2-ое издание, исправленное и дополненное. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. – 104 с.
- Распоряжение Совета министров Республики Крым «Об утверждении Перечня особо охраняемых природных территорий регионального значения Республики Крым (с изменениями на 12 декабря 2018 года)» от 12 декабря 2018 № 69-р.
- Розенберг Г. С. Количественные методы экологии и гидробиологии // Сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – 404 с.
- Садогурский С. Е. Макрофитобентос у побережья ботанического заказника «Канак»: современное состояние и пути сохранения (Черное море) // Заповідна справа в Україні. – 2009. – Т. 15. – Вып. 1. – С. 31–37.
- Cheney D. T. R+C/P – a new and improved ratio for comparing seaweed flora // Journal of Phycology. 1977. Vol. 13, N 2. – 129 p.
- Feldmann J. Recherches sur la végétation mariner de la Méditerranée. La côte des Alberes // Rev. algol. – 1937. – Vol. – 10. – P. 1–339.
- Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway – <http://www.algaebase.org>. – Accessed 15.06. 2019.
- Wilhm J. L. Use of biomass units in shannon's formula // Ecology. – 1968. – Vol. 49, N 1. – P. 153–156.

Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Macrophytobenthos and macrophytoperiphyton of the Foros-Alushta priority territory and the adjacent water area (the Black Sea) // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 45–58.

The species composition, ecological and taxonomic structures, quantitative characteristics and spatial dynamics of macrophytobenthos and macrophytoperiphyton of the Foros-Alushta priority area with the adjacent Black Sea water area were studied. The taxonomic composition of macrophytobenthos is represented by 54 species, 33 genera, 23 families, 16 orders of Chlorophyta, Ochrophyta and Rhodophyta. Rhodophyta dominates by all taxonomic indicators. The composition of macrophytobenthos includes species with high and medium occurrences. The species composition of algal communities in the surveyed areas coincides by 30 %. The spatial variability of the number of species for biological properties corresponds to the "norm". The basis of the ecological structure of macrophytobenthos are marine, leading and oligosaprobic species. The phytomass of species in space varies in wide ranges, and the main producers are Ochrophytes. Algal communities, including 25 species of 20 genera, 12 families, 9 orders of Chlorophyta, Ochrophyta and Rhodophyta, are formed on coastal artificial structures. The species ratio of divisions indicates a high contribution of red algae to the structure of the fouling flora and low contribution of brown algae. Periphyton species belong to 12 ecological groups, among which the fraction of marine, leading, perennial, annual, and oligosaprobic groups is 40, equals to 68 %. Macrophytoperiphyton in different areas has a similar species diversity, the dominance of the same ecological groups, the same ratio of supraspecific taxa and equal production indicators of the total algal community of fouling and its constituent Rhodophyta. In each area, there is a trend of decreasing species diversity in the direction from land to sea. At the same time, the species composition of the macrophytoperiphyton in different areas coincides only by one half, the list of basic taxa and key producers is different, there are differences in the system of production dominance and the value of the Shannon index.

Key words: macrophytobenthos, macrophytoperiphyton, occurrence, ecological and taxonomic composition, phytomass, variability, spatial dynamics, Crimea, the Black Sea.

Поступила в редакцию 09.07.19