



УДК 581.526.323/(477.75) (262.5)

И. К. Евстигнеева, к.б.н. с.н.с., **И. Н. Танковская**, м.н.с.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, г. Севастополь

МАКРОФИТОБЕНТОС ПРИБРЕЖНОГО ЭКОТОНА ЮГО-ЗАПАДА КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

Описана эколого-таксономическая структура и особенности формирования биомассы донных фитоценозов прибрежного экотона юго-западного Крыма в пространственно-временном аспекте. Показано, что высокое видовое разнообразие на открытых участках моря снижается с переходом в условия повышенной и пониженной солёности. В макрофитобентосе исследованного района преобладают морские, однолетние и ведущие виды водорослей, причем количественные пропорции этих групп такие же, как в фитобентосе всего Чёрного моря. Биомасса альгоценозов в условиях юго-запада Крыма отличается высокой вариабельностью. Круглогодичные исследования водорослей в условиях родника, зоны его контакта с морем и на расстоянии от неё показали, что в зоне смешения пресной и морской воды формируются фитоценозы переходного типа, у которых уровень большинства анализируемых признаков выше, чем в условиях родника и ниже, чем на морском участке. Пропорции таксонов и экологических групп одинаковы на участках «родник – море» и «море».

Ключевые слова: Чёрное море, Крым, макрофиты, экотон, таксономическая структура, экологические группы, фитомасса, фитоценозы, доминанты, солёность.

Морской прибрежный экотон – пограничная зона, через которую осуществляются энергомассообмены между сушей и морем. В силу малых размеров экотон наиболее подвержен внешнему воздействию и потому может быть отнесён к открытым принципиально неустойчивым экосистемам. Примером такой системы служит мелководная область со своим гидролого-гидрохимическим режимом, расположенная вдоль юго-западного побережья Крыма. Берега здесь подвержены активной штормовой деятельности и заняты подвижными песчаными пляжами [6]. В море поступают потоки пресных вод из многочисленных родников и рек, формирующих зоны смешения вод со специфическим солевым составом, с динамическим термо- и гидрохимическим режимом, определяющим особенности функционирования сообществ гидробионтов [5]. Макроводоросли юго-западного побережья поселяются только на редких камнях или валунах, а также на искусственных гидротехнических сооружениях и постоянно испытывают элиминирующее

действие волн, распреснение воды той или иной степени и подвижность рыхлого грунта. В настоящее время в литературе отсутствуют сведения о структуре и эколого-таксономическом составе фитоценозов мелководья юго-западного побережья Крыма. Исследование видовой структуры и особенностей формирования биомассы донных макрофитов в акваториях с неустойчивой солёностью позволили бы уточнить и дополнить экологическую характеристику некоторых видов, а также разработать рекомендации по улучшению состояния прибрежной зоны моря. В связи с этим целью работы стало исследование видового состава и особенностей эколого-таксономической структуры сообществ бентосных водорослей в условиях прибрежного экотона юго-западного региона Крыма. Часть исследованных берегов располагается между мысами Лукулл и Коса Северная. В пределах этого района, начиная с участка посёлок Кача – устье реки Бельбек, берега относительно невысокие, но крутые, окаймлённые песчано-галечными пляжами.

Они считаются высоко опасными в отношении обвалов пород под действием ветра, шторма и просачивающихся береговых источников пресной воды [8]. Реки, впадающие в море и, прежде всего, Альма, Кача и Бельбек поставляют в прибрежье до 10 тыс. м³/год гравийно-галечных наносов [9].

Материал и методы. Исследования проводили в мелководной зоне верхней сублиторали моря (глубина до 0.5 м). Пробы макрофитобентоса отбирали на 4-х станциях в зоне контакта «река – море» (реки Кача, Западный Булганак, Бельбек, Чёрная), 4-х – в зоне контакта «родник – море» (посёлки Песчаное, Андреевка, Радиогорка, ботанический памятник природы (БПП) «Ушакова балка») (рис. 1).

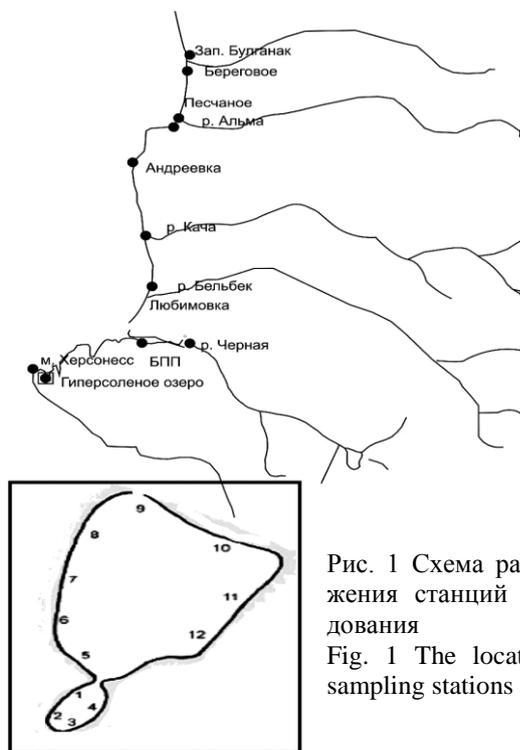


Рис. 1 Схема расположения станций исследования
Fig. 1 The location of sampling stations

Кроме того, водоросли собраны на двух станциях в морских акваториях БПП (часть Большой Севастопольской бухты – полузамкнутой системы эстуарного типа с затруднённым водообменом, воды которой осолоняются за счёт обмена с сопредельной частью моря и опресняются в результате поступления вод реки Чёрная, сточных и ливнёвых потоков) и мыса Херсонес, типично морской акватории, с вы-

сокой динамичностью вод. Для сопоставления макрофитобентоса перечисленных участков с сообществами водорослей, развивающихся в высокоминерализованной и пресной воде, проведены исследования в озере морского генезиса на м. Херсонес и в ванне, образованной под влиянием пресного родника и расположенной в нескольких метрах от береговой кромки Ушаковой балки. В озере у мыса Херсонес и в Ушаковой балке растительность изучали круглогодично, а в эстуарной зоне рек и в местах выхода пресных береговых источников – только летом. В пресноводной ванне качественные пробы отбирали раз в месяц, в остальных местах – с каждой станции по одной качественной и четыре количественных по методике, изложенной в [2]. В гиперсолёном озере макрофиты отобраны на 12 станциях, схема расположения которых представлена на рис. 1.

Всего собрано 192 количественных и 29 качественных проб. При камеральной обработке определяли видовой состав, фитомассу макрофитов, их количественное соотношение в структуре фитоценозов (в %), на основе чего выделяли виды-доминанты. Для оценки роли отдельных видов в функционировании донной растительности рассчитывали коэффициенты встречаемости (R, %), общности видов Жаккара (K_j) и доминирования (D_j) [1, 8].

Во время сбора водорослей отбирали пробы воды для оперативного определения её температуры, pH и солёности. В морской части БПП температура воды зимой достигала 9.0 – 10.0°C, весной – 9.0 – 16.4°C, летом повышалась до 22.0 – 24.2°C, осенью варьировала от 12.0 до 21.1°C. Диапазон колебаний показателя реакции среды pH в течение года составил 7.50 (январь) – 8.42 (август и декабрь). Наиболее высокий уровень pH среды приходился на летний сезон. Солёность воды на данном участке береговой линии колебалась от 14.9 ‰ в марте и ноябре до 18.9 ‰ в январе. Средняя за год величина солёности составила 16.0 ‰. Здесь же, но в зоне смешения морской и пресной

родниковой воды, солёность варьировала в более узких пределах – от 14.4 ‰ до 15.0 ‰, составляя в среднем 14.9 ‰, что было существенно меньше того же показателя для морской воды без примеси родниковой. Температура воды в данной зоне достигала 15.9 – 25.6°C, а pH – 8.26 – 8.59. В пресной ванне температура воды была всегда ниже, чем в море в один и тот же день взятия пробы, и диапазон её колебаний составил 9.2 – 17.6°C, pH среды менялась от 6.65 до 8.31, солёность – от 0.3 до 0.5 ‰. Солёность воды летом вдоль побережья пляжей крымских посёлков была невысокой (14.9 – 15.6 ‰) из-за распреснения родниковой водой и варьировала приблизительно на том же уровне, что и в зоне смешения пресной и морской воды в Ушаковой балке, pH среды здесь составляла 8.20 – 8.28, а температура – около 26.0°C. Солёность воды у мыса Херсонес в течение года изменялась от 14.3 до 17.5 ‰ при среднем значении 16.1 ‰, т. е. том же, что и на морском участке побережья Ушаковой балки. Показатель pH здесь равнялся 8.00 – 8.60, а температура 6.0 – 21.9°C. Разовые пробы воды в гиперсолёном озере показали, что уровень солёности среды в течение года здесь превышает 50.0 ‰.

Результаты и обсуждение. Таксономический анализ макрофитобентоса в условиях юго-западного побережья Крыма. Основу летнего макрофитобентоса исследованного региона Крыма составляют 75 видов, 42 рода, 27 семейств и 17 порядков отделов Chlorophyta (Ch), Phaeophyta (Ph) и Rhodophyta (Rh). Первые два отдела представлены равным количеством порядков (по 5) и родов (по 10), почти не отличается и разнообразие их семейств (6 – 7). Тем не менее, число видов Ch (25) вдвое выше, чем Ph. Rh доминируют по всем анализируемым показателям таксономического разнообразия. Среди Ch на видовом уровне наиболее обильно представлен порядок Cladophorales, близок к нему и Ulvales (рис. 2). Среди Ph ведущие позиции занимают Dictyotales и Ectocarpales, а среди Rh – Rhodymeniales. Степень таксономического разнообразия последнего порядка оказалась

наибольшей среди подобных таксонов. У 30 % порядков таксономическое разнообразие невелико, что, скорее, связано с сезонными ритмами развития, а не с рипическим фактором. Наибольшей видовой насыщенностью отличаются роды *Enteromorpha* Link, *Cladophora* Kütz. из Ch, *Ceramium* Roth и *Polysiphonia* Grev. из Rh. Большинство родов Ph – моновидовые.

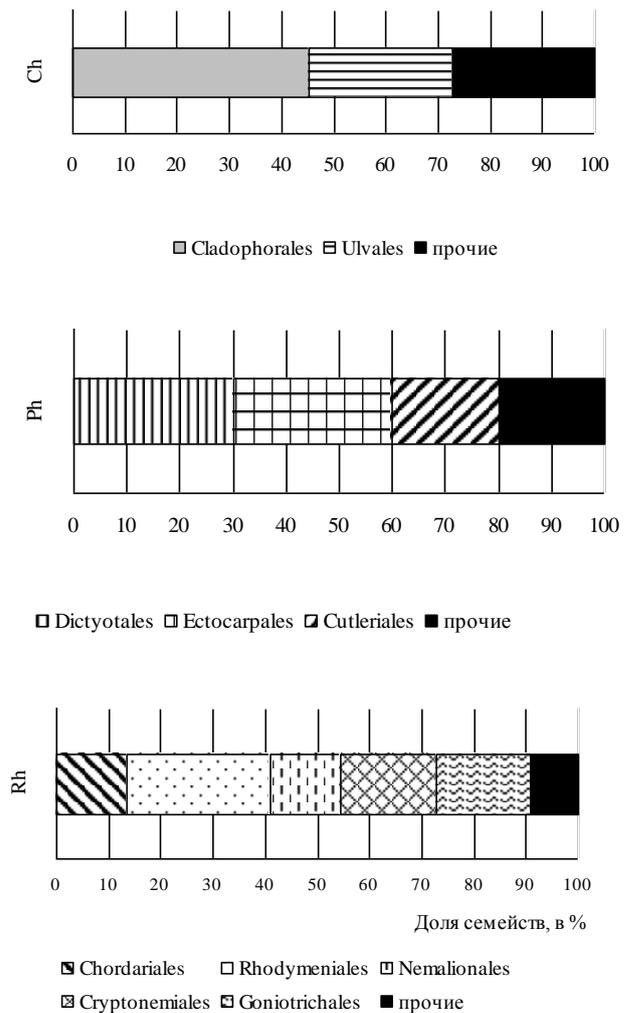


Рис. 2. Спектр порядков макроводорослей (% семейств в пределах порядка) разных отделов
Fig. 2. Spectrum of orders of macroalgae from different divisions (percentage of families within given order)

Макроводоросли различаются между собой частотой встречаемости вдоль исследованного побережья. Коэффициент встречаемости (R) варьирует в пределах 17 – 83 % с максимумом только у двух видов Ch: (*Cladophora albida* (Nees) Kütz. и *Cladophora vadorum*

(Aresch.) Kütz.). 32 % всех видов характеризуются средним по величине коэффициентом R (50 – 67 %), тогда как подавляющее большинство водорослей случайны для данных биотопов. Среди Ph чаще встречаются *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory и *C. barbata* C. Ag. Особенно много константных видов среди Rh и, прежде всего, из родов *Ceramium*, *Callithamnion* Lyngb., *Polysiphonia*, *Gelidium* Lamour. и *Kylinia* Rosenv.

В целом, величины коэффициента R свидетельствуют о высокой динамичности видового состава водорослей, вызванной сезонными ритмами и неустойчивостью солевого режима, в частности, в зоне контакта «родник – море».

Экологический анализ. В исследованном регионе по отношению к фактору солёности можно выделить 3 типа альгофлоры: морскую, солоноватоводно-морскую и солоноватоводную с преобладанием первой (рис. 3).

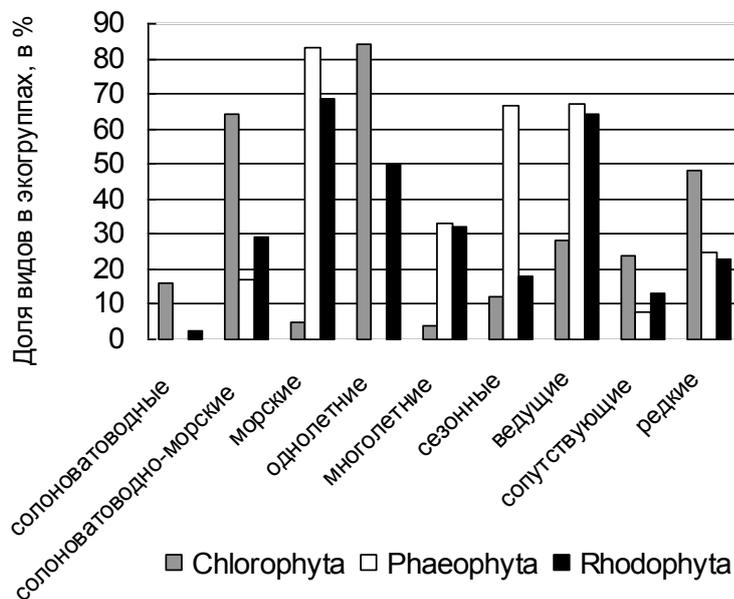


Рис. 3. Экологический состав отделов макроводорослей вдоль юго-западного побережья Крыма
Fig. 3. Ecological composition of macroalgae divisions along the south-western coast of Crimea

Второе место занимает солоноватоводно-морская группа; вклад солоноватоводной группы крайне мал. Такое соотношение галобных групп характерно для фитобентоса всей акватории моря. Ch и Rh представлены тремя выше перечисленными группами, а среди Ph отсутствуют солоноватоводные растения (рис. 3). У Ch преобладают солоноватоводно-морские водоросли, у остальных отделов – морские. Ядро морской группы фитоценозов юго-запада Крыма составляют багрянки, тогда как на остальной акватории Чёрного моря в его формировании участвуют и представители Ph [2]. Базисом солоноватоводно-морской группы являются Rh, а не Ch, что характерно для бентоса Чёрного моря в целом. Вклад Ph в структуру данной группы несущественен. В состав

солоноватоводной группы входит 63 % видов, встречающихся в составе этой группы в Чёрном море, и, прежде всего из состава Ch. Ph не характерны для данной группы. Представительство отделов бентосной флоры юго-запада в структуре фитогалинных групп соответствует ему же, но в масштабе всего моря [2]. Отличие проявляется только на уровне отделов, доминирующих среди морской и солоноватоводно-морской флоры.

По продолжительности вегетации водоросли юго-западного побережья распределяются на три группы, среди которых 53.3 % приходится на долю однолетников, а остальное в равной мере - на многолетники и сезонные виды (рис. 3). Соотношение групп водорослей с разным сроком вегетации соответствует такому

в бентали Чёрного моря. Доминирование короткоциклических видов можно расценить как реакцию на динамичность условий обитания в верхней сублиторали. Однолетники не характерны для видового комплекса Ph, который в условиях с разной степенью распреснения воды на 70.0 % представлен сезонными видами. Основу групп многолетних и сезонных видов образуют Rh и Ph.

В целом, соотношение групп разной продолжительности вегетации среди Ch и Ph в Чёрном море и на исследованных участках побережья совпадают [2]. В отличие от всей акватории моря, Rh на мелководье представлены в основном однолетниками.

По характеру встречаемости виды альгофлоры черноморского бентоса делятся на ведущую, сопутствующую и редкую группы. Основная часть водорослей юго-западного побережья вне зависимости от степени распреснения воды – представители ведущей группы. Вместе с тем каждый третий вид явля-

ется редким. Доля сопутствующих видов невелика. Ведущая группа в равной мере характерна для Ph и Rh, сопутствующая – для Ch.

Пространственная динамика таксономической структуры фитоценозов юго-западного побережья Крыма. Таксономическая структура донных фитоценозов пространственно гетерогенна. Из табл. 1 следует, что общее число видов и родов вдоль исследованного побережья варьирует в широких границах, с максимумом на открытом морском участке у м. Херсонес и минимумом в гиперсолёном озере.

Таксономическое разнообразие водорослей в пресной воде близко к наименьшему. На всех участках, кроме контрастных по солёности, багрянки по разнообразию превосходят другие отделы. В условиях с минимальной и максимальной солёностью Rh и Ph не обнаружены. Наибольшее количество родов и видов Ch произрастает на полузакрытом морском участке (БПП), а Rh и Ph – на открытом (мыс Херсонес).

Табл. 1 Количественное распределение таксонов макроводорослей вдоль юго-западного побережья Крыма
Table 1 Quantitative distribution of macroalgae taxons along the southwestern coast of Crimea

Район	Количество			
	видов/родов/семейств/порядков	видов/родов в отделах		
		Ch*	Ph	Rh
Пресный родник	7/4/3/2	7/4	-	-
Контактная зона «родники – море»	29/15/8/6	10/5	2/2	17/8
Контактная зона «река – море»	27/15/11/9	9/3	3/2	15/10
Закрытый участок моря	46/27/16/4	19/9	5/4	22/14
Открытый участок моря	58/34/21/17	15/6	12/10	31/18
Гиперсолёное озеро	3/2/2/2	3/2	-	-

* - Ch – зелёные, Ph – бурые, Rh – красные водоросли

Общее количество семейств варьирует от 2 в гиперсолёном озере до 21 на открытом морском участке (м. Херсонес). Вторую позицию занимает фитоценоз БПП, третью – фитоценозы контактных зон «родники – море» и «реки – море». Разнообразие семейств в условиях пресной воды близко к минимальному. Спектр семейств Ch особенно разнообразен на полузакрытом морском участке и крайне беден

в озере. Ph и Rh отличаются максимальным богатством семейств в районе м. Херсонес и минимальным – в зоне “родники – море”. На исследованных участках побережья ведущими по числу родов семействами являются Cladophoraceae из Ch, Ectocarpaceae из Ph, Rhodome-laceae, Ceramiaceae, Corallinaceae из Rh (рис. 4).

Число порядков колеблется от 2 до 17.

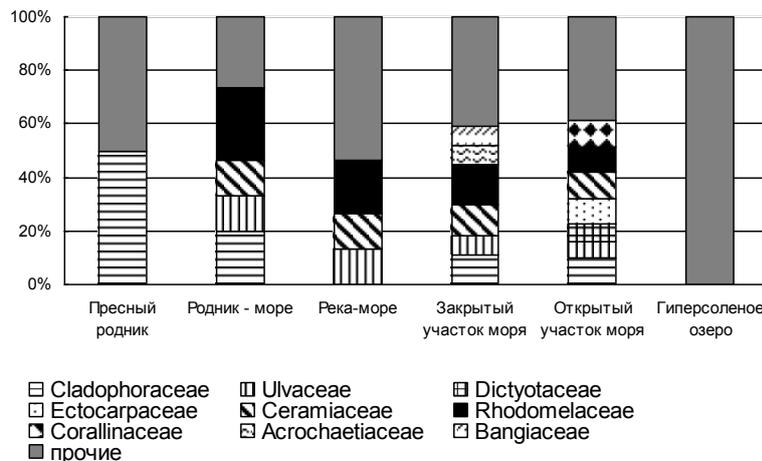


Рис. 4 Распределение семейств (на внутривидовом уровне) на различных участках юго-западного побережья Крыма (в %)
 Fig. 4 Distribution of families (on intra-genus level) on different areas of southwestern coast of Crimea (in %)

О степени своеобразия видовых комплексов можно судить по значениям коэффициента общности видов Жаккара (K_j), которые варьируют от 0 до 51 % (в среднем 21 %). Это свидетельствует о невысоком сходстве видов бентосных водорослей на разных участках исследованного побережья. 51 % общих видов характерен для морских участков БПП и м. Херсонес. Чуть меньше таких видов обнаружено при попарном сравнении видовых комплексов в контактных зонах «родники – море» и «реки – море», «реки – море» и на морском участке БПП. Сходство видов на двух последних участках, очевидно, предопределено наличием фактора распреснения. Вполне понятным своеобразием отличаются видовые комплексы в условиях с крайними значениями солёности. Вместе с тем заслуживает внимания наличие общих видов в условиях гиперсолёного озера и участка морского побережья БПП, что характеризует их как эвригаллинные. Интересны находки одного и того же вида (*C. vadorum*) в пресной воде и высокоминерализованном озере.

На разных участках побережья видовые комплексы бентосных водорослей каждого отдела проявляют невысокое сходство. Так, значения K_j для Ch варьируют от 0 до 57 % (в среднем 25 %). Средние значения этого коэффициента у Rh в 1.5 раза меньше, чем у Ch. Степень сходства видов Rh в среднем еще ниже, чем у других отделов.

Итак, степень общности видовых комплексов в пределах каждого отдела и на разных участках побережья невелика, что свидетельствует о важности фактора солёности в корректировке таксономической структуры растительных ценозов.

Ниже приведена характеристика эколого-таксономической структуры фитобентоса отдельных участков юго-запада Крыма.

Фитобентос в пресноводной ванне (Ушакова балка). В его составе насчитывается 7 видов нитчатых водорослей 4 родов, 3 семейств и 3 порядков отдела Ch. Род *Cladophora* представлен 4 видами, остальные – одним. Показатель встречаемости большинства видов, за исключением *C. vadorum*, крайне низок (табл. 2).

Число видов и родов варьирует по месяцам соответственно от 1 до 4 и от 1 до 3. Максимум видового разнообразия отмечен в августе при температуре воды в ванне 19.7°C. В феврале и ноябре зарегистрировано по 3 вида, в остальное время года – не более двух. Максимум разнообразия родов приходится на февраль, тогда как в промежутке между августом и ноябрём их число представлено двумя. Каждый месяц, исключая август и ноябрь, число видов и родов совпадает между собой.

Табл. 2 Эколого-флористическая структура фитобентоса и встречаемость (R, %) макроводорослей в пресноводной ванне (БПП «Ушакова балка», Чёрное море)

Table 2 Ecology-floristic structure of phytobenthos and macroalgae appearance (R, %) in the freshwater bath (Ushakov gully, Black Sea)

	Месяцы												R, %	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
Chlorophyta														
<i>Cladophora vadorum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100
<i>C. albida</i>								+						8.3
<i>C. sericea</i>								+						8.3
<i>C. liniformis</i>												+		8.3
<i>Ulothrix implexa</i>								+	+	+	+	+		33.3
<i>Urospora penicilliformis</i>		+												8.3
<i>Rhizoclonium tortuosum</i>		+												8.3
Количество видов/родов: 7/4	1/1	3/3	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	2/2	4/2	2/2	2/2	3/2	1/1	

В экологической структуре сложившегося комплекса видов преобладают солоноватоводно-морские, однолетние и редкие для Чёрного моря макроводоросли. Доля участия доминирующих экологических групп 71–100 %. Среди макрофитов пресноводной «ванны» нет морских, многолетних и ведущих видов.

Фитобентос зоны контакта “родники – море”. Фитобентос этой зоны в районе пляжа Ушаковой балки представлен 29 видами 15 родов, 8 семейств, 6 порядков из трёх отделов (табл. 1 и 4). Из них Ch насчитывает 10 видов (4 %) и 5 родов (35 %), Ph – 2 вида (11 %) и 2 рода (12 %), Rh – 17 видов (48%) и 8 родов (53 %). В сложившихся условиях красные водоросли доминируют также, как и на всей акватории Чёрного моря.

В структуре фитоценозов лидируют морские, однолетние и ведущие виды водорослей (табл. 3).

Крайне мало видов в солоноватоводной и сезонной группах. Тем не менее, наличие представителей солоноватоводной группы, редко встречающейся в Чёрном море, свидетельствует о распреснении воды в исследуемом районе. Количественные пропорции филогалинных групп в фитоценозах данного участка характерны и для макрофитобентоса всего Крымского побережья. Представленные в ценозах отделы водорослей не равноценны по

экологическому спектру видов (табл. 3). Среди Ch превалируют солоноватоводно-морские, однолетние, сопутствующие и редкие водоросли, среди Ph – морские, многолетние и ведущие, среди Rh – морские, однолетние, ведущие. У Ch отсутствуют сезонные виды, у Ph – солоноватоводные, сопутствующие и редкие, у Rh – солоноватоводные.

Исследование видового состава макроводорослей данного района показало его сезонную изменчивость. С апреля по октябрь общее число видов изменяется от 4 до 14 с максимумом и минимумом весной. Этому же периоду соответствует минимум родов, тогда как его максимум приходится на осень. В конце весны – начале лета фитоценозы изобилуют зелёными водорослями, в начале осени их позиции занимают багрянки.

Встречаемость отдельных видов в течение года колеблется в широких пределах, о чем свидетельствует большой размах вариации коэффициента R (85.7 %). Постоянными компонентами фитоценозов данной зоны являются два вида Rh (*Callithamnion corymbosum* (Sm) Lyngb. и *Laurencia coronopus* J. Ag.). Летне-осенний период характеризуется наличием в составе сообщества *Cladophora sericea* (Huds.) Kütz. и *Polysiphonia denudata* (Dillw.) Grev. ex Harv. Частота встречаемости подавляющего большинства видов средняя и очень низкая.

Табл. 3 Сравнительная характеристика макрофитобентоса на разных участках мелководья в БПП «Ушакова балка»
Table 3 Comparative characteristics of macrophytobenthos on different areas of the shoal of Ushakov gully

Сравниваемый показатель	Пресный родник	Контактная зона «родники – море»	Море
Общее кол-во видов/родов	7/4	29/15	46/27
Количество видов/родов в отделах			
Ch	7/4	10/5	19/9
Ph	-	2/2	5/4
Rh	-	17/8	22/14
Частота встречаемости (%)			
Ch	25	35	29
Ph	-	19	30
Rh	-	42	36
Кол-во видов с встречаемостью >80%	1	2	4
Кол-во видов с встречаемостью < 10%	5	0	18
Кол-во видов-доминантов: общее/Ch/Ph/Rh	1/1/0/0	5/3/1/1	8/5/0/3
Кол-во видов-содоминантов: общее/Ch/Ph/Rh	-	8/4/0/4	11/3/1/7
Количество видов в экогруппах			
солонатоводная	1	2	4
солонатоводно-морская	6	12	24
морская	0	13	18
однолетняя	6	19	29
многолетняя	-	5	8
сезонная	2	3	9
ведущая	-	16	23
сопутствующая	1	5	10
редкая	5	6	13
Биомасса фитocenоза, г·м ⁻² :			
min/max/средняя	нет данных	446/3120/895	314/2997/1079

В районе посёлков Песчаное, Андреевка, Радиогорка и пляжа в Ушаковой балке, где расположены участки зоны «родники – море», по видовому разнообразию и встречаемости Ph уступает другим отделам. Максимум общего видового разнообразия приходится на сообщество побережья пос. Андреевка. Среди отделов вклад в видовую структуру наиболее велик у Rh (47 – 75 %) и крайне мал – у Ph (13 %).

Минимум и максимум биомассы фитocenоза отличаются между собой на порядок. Фитомасса ценоза и представителей каждого отдела особенно велики за мысом Коса Северная (Радиогорка) и минимальны вблизи пос. Песчаное. Группа доминирующих по фитомассе видов сформирована 6 видами, половина ко-

торых относится к Ch. Выявленные доминанты из Ch, как правило, обитают на распреснённых участках Чёрного моря, а из Rh и Ph являются типично морскими видами. По уровню фитомассы среди доминантов лидирует *C. barbata*, второе место принадлежит двум видам рода *Enteromorpha* Link.. У *Polysiphonia brodiaei* (Dillw.) Grev. самый высокий среди доминантов вклад в общую биомассу фитocenоза (85 %). Группа содоминантов тоже включает 6 видов, 67 % которых относится к Rh и морской группе. Среди содоминантов нет Ph, а наибольшей долей участия в сложении фитocenозов обладает *L. coronopus*.

Табл. 4 Структурно-функциональная характеристика фитобентоса в контактной зоне «родники - море» юго-запада Крыма (лето, Чёрное море)

Table 4 Structure-functional characteristics of phytobenthos in the contact zone “spring – sea” of the southwestern Crimea (summer, Black Sea)

Сравниваемый показатель	Радиогорка (за мысом Коса Северная)	Посёлки		БПП в Ушаковой балке
		Андреевка	Песчаное	
Общее количество видов	15	19	4	15
Количество видов в отделах (единицы/%)				
Ch	6/4.0	7/36.8	1/25.0	4/27.0
Ph	2/13.3	-	-	2/13.0
Rh	7/46.7	12/63.2	3/75.0	9/60.0
Биомасса фитоценоза, г·м ⁻²	2118.0	1039.3	264.0	1682.1
Доминант: вид, г·м ⁻² /%	<i>Cystoseira barbata</i> , 848/40.1; <i>Cladophora sericea</i> , 840.8/39.7	<i>Enteromorpha intestinalis</i> , 336/32,3; <i>Enteromorpha linza</i> , 330/31.7	<i>Polysiphonia brodiaei</i> , 224/84.8	<i>Cystoseira barbata</i> , 826.7/49.1
Содоминант: вид, биомасса в %	<i>Gelidium crinale</i> , 8.1	<i>Cladophora albida</i> , 9.8; <i>Polysiphonia denudata</i> , 9.0	<i>Enteromorpha intestinalis</i> , 6.1; <i>Ceramium ciliatum</i> , 6.1	<i>Laurencia coronopus</i> : 14.4

Фитобентос зоны контакта «реки – море». Летние исследования в эстуариях ряда крымских рек показали, что здесь обитают водоросли 27 видов, 15 родов, 11 семейств, 9 порядков и 3 отделов, среди которых господствуют Rh. Таксономическое разнообразие Ph

отличается исключительной бедностью. Самыми представительными по числу видов являются роды *Cladophora*, *Enteromorpha* из Ch, *Ceramium* и *Polysiphonia* из Rh. Остальные роды, как правило, моновидовые (табл. 5).

Табл. 5 Структурно-функциональная характеристика фитобентоса в контактной зоне «реки - море» (Чёрное море)

Table 5 Structure–functional characteristics of phytobenthos in the contact zone “river–sea” (summer, Black Sea)

Сравниваемый показатель	Река			
	Кача	Западный Булганак	Бельбек	Чёрная
Общее количество видов	13	2	11	4
Количество видов в отделах (единицы/%)				
Ch	5/38.5	1/50.0	3/27.3	4/100.0
Ph	1/7.7	-	2/18.2	-
Rh	7/53.8	1/50.0	6/54.5	-
Биомасса фитоценоза, г·м ⁻²	747.2	22.4	900.8	440.4
Доминант: вид, биомасса в г·м ⁻² /%	<i>Enteromorpha prolifera</i> , 124.0/16.6	<i>Enteromorpha intestinalis</i> , 17.6/78.6	<i>Polysiphonia violacea</i> , 452.0/50.2	<i>Cladophora albida</i> , 240.0/54.5
Содоминант: вид, биомасса в %	<i>Ceramium rubrum auctorum</i> , 11.8	<i>Polysiphonia denudata</i> , 21.4	<i>Cladophora vagabunda</i> , 19.1	<i>Enteromorpha intestinalis</i> , 44.5.0

В экологической структуре альгоценозов эстуариев рек, подобно многим выше описанным биотопам, преобладают морские, однолетние и ведущие виды. Суммарное число ви-

дов солоноватоводной и солоноватоводно-морской групп не уступает числу видов в морской группе и подтверждает важность

рапического фактора в формировании качественной структуры фитобентоса и, прежде всего, в зоне контакта пресной и морской воды. Абсолютное лидерство однолетников соответствует динамичности условий обитания водорослей на мелководье. Основная часть Ch входит в состав солоноватоводно-морской, однолетней и ведущей групп. Ph представлен исключительно морскими и многолетними видами. Ядро Rh сформировано морскими, однолетними и ведущими растениями.

Наиболее разнообразна таксономическая структура фитоценозов в зоне действия рек Кача и Бельбек, в остальных случаях из сообществ выпадают Ph, а в зоне контакта с морем реки Чёрная нет еще и Rh. В последнем случае распреснение воды комбинируется с сильным антропогенным загрязнением. Видовое разнообразие фитоценозов в целом, а также Ch и Rh в отдельности, фитомасса и её доля у

Ph выше всего в районе реки Кача. Менее благоприятны для развития макроводорослей условия эстуария реки Западный Булганак. Группы доминантов и субдоминантов представлены равным числом видов (по 5) из Ch и Rh. Более половины доминирующих видов относится к солоноватоводным и солоноватоводно-морским. Среди субдоминантов нет ни одного представителя морской группы. Следовательно, фитогалинный состав видовых комплексов адекватен пониженной солёности водной среды.

Фитобентос открытого и полужакрытого морских участков побережья. Результаты круглогодичного изучения донной флоры в условиях периодического распреснения водной среды (полужакрытый участок, Ушакова балка) и без него (открытый участок, м. Херсонес) сведены в табл. 6.

Табл. 6 Сравнительная характеристика фитобентоса в районе мыса Херсонес (открытый участок) и БПП «Ушакова балка» (закрытый участок)
Table 6 Comparative characteristic of phytobenthos in the region of Chersonesus cape (open sea area) and of the "Ushakov gully" reserve (closed sea area)

Сравниваемый показатель	БПП «Ушакова балка»	Мыс Херсонес
Общее кол-во видов/родов	46/27	56/35
Количество видов/родов в отделах:		
Ch	19/9	13/7
Ph	5/4	12/10
Rh	22/14	31/18
Встречаемость отделов (%)		
Ch	29	21
Ph	30	52
Rh	36	31
Количество видов с встречаемостью > 80%	4	9
Количество видов с встречаемостью < 10%	18	21
Количество видов доминантов: общее/Ch/Ph/Rh	8/5/-/3	4/-/4/-
Количество видов содоминантов: общее/Ch/Ph/Rh	11/3/1/7	6/1/4/1
Количество видов в экогруппах:		
солоноватоводная	4	2
солоноватоводно-морская	24	21
морская	18	33
однолетняя	29	28
многолетняя	8	16
сезонная	9	12
ведущая	23	35
сопутствующая	10	7
редкая	13	14
Биомасса фитоценоза, г м ⁻² :		

min/max/средняя

314/2997/1079.1

777/6125/2941.4

Из 21 сравниваемого параметра уровень 10 из них наиболее высок у фитоценозов, развивающихся на открытом участке берега. Общее таксономическое разнообразие, и особенно у Rh и Ph, существенно выше, чем в условиях периодического распреснения полузакрытой от моря акватории БПП. Открытые участки моря обычно характеризуются большей выравненностью условий обитания, чем закрытые. Возможно поэтому структура растительных сообществ у м. Херсонес соответствует, скорее, олигодоминантной, что выражается в сравнительно небольшом числе видов-доминантов. Основу групп доминантов и содоминантов образуют Ph, определяющие высокий уровень биомассы фитоценозов. У морской границы БПП, где проявляется антропогенный пресс и сказывается влияние терригенных стоков и хозяйственных вод, существенно выше разнообразие Ch, большая часть которых предпочитает распреснённые участки моря. Экологическая структура фитоценозов данного района отличается высоким развитием солоноватоводно-морских и особенно солоноватоводных видов. По сравнению с донной растительностью мелководья м. Херсонес здесь больше сопутствующих видов, выше встречаемость Rh.

В течение года видовой состав водорослей меняется в существенных пределах, о чём свидетельствует малочисленность видов с высокой встречаемостью. Группа доминантов сформирована большим числом видов, среди которых преобладают Ch и отсутствуют Ph, столь характерные для открытых участков прибрежья. Не менее высоким разнообразием отличается видовой состав содоминантов, а их основная часть относится к Ch и Rh. Биомасса фитоценозов (минимальная, максимальная и средняя) вдвое ниже, чем в районе м. Херсонес, и, прежде всего, потому, что среди доминантов нет крупнотельных водорослей рода *Cystoseira*. Выше изложенное свидетельствует о наличии зависимости структуры и уровня формируемой биомассы донных фитоценозов от степени изо-

лированности местообитания от открытого моря. Вместе с тем для изученных фитоценозов характерно и некоторое сходство, проявляющееся в равном количестве однолетних и редких видов, а также в совпадении между собой доли видов с низкой встречаемостью.

Особенности фитобентоса Ушаковой балки в градиенте солёности. Сравнительные данные круглогодичных исследований в Ушаковой балке в условиях родника, зоны его контакта с морем и на расстоянии от неё наглядно демонстрируют роль рапического фактора в жизни водорослей прибрежного экотона (табл. 3). Формирующиеся здесь комплексы макроводорослей заметно отличаются друг от друга. Растительность морского участка характеризуется максимальным уровнем основных показателей своей структуры. Так, здесь разнообразнее таксономический состав, а экологические группы представлены наибольшим для данного ряда местообитаний числом видов. В составе фитоценозов видов с высокой степенью константности в 2 – 4 раза больше, чем на остальных участках. Многовидовая группа доминантов отличается лидированием Ch и отсутствием Ph. Ещё более многочисленная группа содоминантов, напротив, характеризуется преобладанием Rh. Средняя биомасса фитоценозов на морском участке выше, чем на двух других.

Комплекс макрофитов в условиях родника отличается крайне низким таксономическим разнообразием, так как представлен немногими видами единственного отдела. Для экологической структуры этого комплекса не характерны морские, многолетние и ведущие виды, что в какой-то степени свидетельствует о его временном характере и неустойчивости биотических взаимосвязей. Распределение фитомассы между видами соответствует монодоминантному типу сообщества, когда в течение года более 80 % её приходится на долю одного вида (*C. vadorum*).

В зоне смешения пресной и морской воды формируются фитоценозы переходного

типа. Большинство анализируемых структурных параметров и фитомасса здесь выше, чем в условиях родника, и ниже, чем на морском участке. Количественные же пропорции таксонов и экологических групп, как правило, одинаковы на участках «родники – море» и «море». Отличительными чертами доминирующего комплекса водорослей является отсутствие видов с низкой встречаемостью и высокая константность у представителей Ch и Rh. Эти данные подтверждают высказывание о том, что флора макрофитов в условиях опреснения воды обеднена не столь сильно, как фауна [3].

Фитобентос гиперсолёного озера. В его составе 4 вида, 3 из которых относятся к Ch и один (*Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande) – к морским травам отдела Angiospermae. Ch представлены 2 родами (*Cladophora* – *C. vadorum* и *C. siwachensis* C. Meyer и *Ulothrix* – *U. implexa* (Kütz.) Kütz), 2 семействами (Ulothrichaceae и Cladophoraceae) 2 порядков (Chlorococcales и Cladophorales).

Среди макрофитов озера стопроцентную встречаемость в течение года и на всех станциях имеют только *C. vadorum* и *R. cirrhosa*. На втором и третьем местах – *U. implexa* и *C. siwachensis*. Среднемесячный показатель R особенно велик у *C. vadorum* и минимален у *C. siwachensis*. Встречаемость руппии несколько ниже, чем у *C. vadorum*. Число видов на разных станциях колеблется от 2 до 4 с максимумом на левобережье озера и минимумом в кустовой части.

Суммарная фитомасса макрофитов в течение года изменяется от 34 (станция 2, май) до 4820 г·м⁻² (станция 5, октябрь). Средняя для станций фитомасса варьирует в более узком диапазоне (908 – 2704 г·м⁻²) с максимумом на станции 10, граничащей с морем, и минимумом в куту на станции 1. На лево- и правобережных станциях зарегистрированы величины фитомассы, близкие к максимуму.

Все макрофиты, за исключением улотрикса, выполняют роль доминанта сообщества

как на отдельных станциях, так и в определённые месяцы. Высоким значением коэффициента D_i в разные месяцы, но на одной и той же станции (78 – 100 %) обладает *C. vadorum*. Пределы варьирования фитомассы этого вида – 33 – 4800 г·м⁻². Среднее значение фитомассы *C. vadorum* максимально в октябре и на станции 10 и минимально в мае и на станции 1. С мая по октябрь среднемесячная фитомасса данного вида кладофоры возрастает, повторяя сезонный ход накопления суммарной фитомассы донных растений озера, и постепенно снижается к началу зимы. Как правило, в кустовой части продукционный потенциал этой водоросли ниже, чем на остальной акватории озера. Доля фитомассы *C. vadorum* изменяется от 22 до 100 %. На половине станций на этот вид приходится 100 % фитомассы сообщества.

C. siwachensis уступает *C. vadorum* как по встречаемости, так и по уровню формируемой фитомассы. Область произрастания этой водоросли не распространяется на кустовую часть озера, срок её вегетации ограничивается июнем – декабрём, а встречаемость на станциях в отдельные месяцы составляет лишь 8 и 17 %. Фитомасса *C. siwachensis* варьирует в широком диапазоне – от 10 до 3200 г·м⁻². Наиболее благоприятна для её развития осень. В августе на станции 2, в сентябре на станции 8 и в ноябре на станции 9 этот вид играет роль доминанта. В целом, фитомасса *C. siwachensis* на станциях составляет 1 – 74 % фитомассы макрофитов озера.

Заключение. Основа летнего макрофитобентоса морского экотона юго-западного побережья Крыма сформирована 75 видами 42 родов, 27 семейств и 17 порядков отделов Ch, Ph и Rh. Rh доминируют по многим показателям таксономического разнообразия. Высокой видовой насыщенностью отличаются менее трети родов. Высокая степень лабильности таксономического состава фитоценозов детерминирована сезонными ритмами развития

водорослей и особенностями солевого режима среды. Максимум таксономического разнообразия характерен для открытых участков морского побережья без влияния распреснения, а минимум – для высокоминерализованного озера и пресного родника, что подтверждает мнение В. Паули [4] о том, что способность гидробионтов жить при пониженной солёности, а по нашим данным, и при повышенной – редкое явление. Степень общности видовых комплексов в пределах каждого отдела и в разных биотопах невелика и свидетельствует о важности фактора солёности в корректировке таксономической структуры фитобиоты бентали. Наличие сходных видов в контрастных по солёности условиях позволяет отнести их к эвригалинным водорослям. В экологической структуре летнего макрофитобентоса юго-запада Крыма преобладают морские, однолетние и ведущие виды водорослей. Количественные пропорции экогрупп бентали данного региона и всего Чёрного моря совпадают. Соотношение отделов в морской и солоноватовод-

но-морской группах, господство однолетников среди багрянок, принадлежность каждого третьего вида к разряду редких растений придает макрофитобентосу данного региона экологическую специфичность. Биомасса фитоценозов в условиях морского экотона юго-запада Крыма – переменный признак, минимум и максимум которого в один и тот же сезон, но на разных участках побережья отличаются на порядок. Группа доминантов сформирована видами, половина которых относится к Ch, обычно обитающих на распреснённых в разной степени участках моря. В зоне смешения пресной и морской вод формируются фитоценозы переходного типа, у которых уровень большинства структурно-функциональных параметров выше, чем в условиях родника и ниже, чем на расстоянии от неё. Количественные пропорции таксонов и экологических групп чаще одинаковы на участках «родники – море» и типично морских. Фитобиота морского участка отличается максимальным уровнем основных структурных показателей.

1. *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 358 с.
2. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1975. – 248 с.
3. *Константинов А. С.* Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. – 427 с.
4. *Паули В. П.* К биоценологии солоноватых вод // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1954. – 8. – С. 147 – 156.
5. *Поповичев В. Н., Егоров В. Н.* Фосфорный обмен природной взвеси в эстуарии реки Чорох (Кавказское побережье) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. научн. тр. / НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ. – Севастополь, 2003. - Вып. 9. – С. 13 – 28.
6. *Репетин Л. Н., Белокопытов В. Н., Липченко М. М.* Ветры и волнения в прибрежной зоне юго-западной части Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. научн. тр. / НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ. – Севастополь, 2003. – Вып. 9. – С. 95 – 105.
7. *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – 447 с.
8. *Шестопалов В. М., Иванов В. А., Богуславский* Инженерно-экологическая опасность береговой зоны горного Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. научн. тр. / НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБЮМ – Севастополь, 2005. – Вып. 13. – С. 43 – 61.
9. *Шуйский Ю.Д.* Основные закономерности морфологии и динамики западного берега Крымского полуострова // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. научн. тр. / НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБЮМ – Севастополь, 2005. – Вып. 13. – С. 62 – 72.

*Поступила 13 октября 2009 г.
После переработки 15 июля 2010 г.*

Макрофітобентос узбережного екотону південно-західного Криму (Чорне море). І. К. Євстигнеєва, І. М. Танковська. Описана еколого-таксономічна структура та особливості формування біомаси донних фітоценозів узбережного екотону південно-західного Криму в просторово-часовому аспекті. Виявлено ступінь і причини лабільності таксономічного складу. Показано, що висока видова різноманітність на відкритих ділянках моря знижується з переходом в умови підвищеної та зниженої солоності. У макрофітобентосі дослідженого району переважають морські, однорічні і провідні види водоростей, причому кількісні пропорції цих груп такі ж, як у фітобентосі всього Чорного моря. Біомаса альгоценозов в умовах південного заходу Криму відрізняється високою варіабельністю. Цілорічні дослідження водоростей в умовах джерела, зони його контакту з морем і на відстані від неї показали, що в зоні змішення прісної і морської води формуються фітоценози перехідного типу, у яких рівень більшості аналізованих ознак вищий, ніж в умовах джерела і нижче, ніж на морській ділянці. Пропорції таксонов і екологічних груп однакові на ділянках «джерело – море» і «море».

Ключові слова: Чорне море, Крим, макрофіти, екотон, таксономічна структура, екологічні групи, фітомаса, фітоценози, домінанти, солоність.

Macrophytobenthos of south-western coast of Crimea (Black Sea). I. K. Evstigneeva, I. N. Tankovska. Ecology-taxonomic structure and peculiarities of formation of benthos phytocenosis biomass of the coastal ecoton of south-western Crimea are described in spatial-time aspects. Degree and reasons of the lability of taxonomic composition are found. It was shown that high species variety on open sea areas is being decreased on changing the conditions towards elevated and lowered salinity. The dominants in macrophytobenthos of the investigated region are marine, one-year and leading types of algae, and the quantitative proportions of these groups correspond to those in the rest of the Black sea. Biomass of algacenos in conditions of south-western Crimea is characterized by high variability. All-year-round investigations of algae in conditions of spring, area of its contact with sea and on distance have shown that within the region of a mixture of fresh and sea water the phytocenoses of transit type are being formed, which feature the level of the majority of analysed properties higher than that in conditions of spring, and lower than that in sea region. Proportions of taxons and ecological groups are similar in “spring-sea” and “sea” areas.

Key words: Black Sea, Crimea, macrophytes, ecoton, taxonomic structure, ecological groups, phytomass, phytoce-nosis, dominants, salinity.