

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕРНОМОРСКОГО МАКРОФИТОБЕНТОСА В РАЙОНАХ С РАЗНЫМ ВЕТРО-ВОЛНОВЫМ РЕЖИМОМ

Евстигнеева И. К., Евстигнеев В. П., Танковская И. Н.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE BLACK SEA MACROPHYTOBENTHOS IN REGIONS WITH DIFFERENT WIND-WAVE CONDITIONS

Evstigneeva I. K., Evstigneev V. P., Tankovskaya I. N.

Аннотация

Введение: макрофлора прибрежья Черного моря и степень устойчивости ее функционирования под действием внешних абиотических факторов остается малоизученной. Одним из наиболее важных считается фактор постоянного волнового движения воды, во многом определяющего рост водорослей, их развитие, морфологию, расселение и др., изучение влияния которого и стало целью настоящей работы. **Методы:** были выполнены круглогодичные исследования структурно-функциональной организации цистозирового фитоценоза методом учетных площадок, принятых в гидробиотанике, в районах с разным ветро-волновым режимом — открытый берег мыса Херсонес и закрытая бухта Мартынова в районе г. Севастополя. **Результаты:** на открытом участке берега выше видовое разнообразие фитоценоза, его *Rhodophyta* и *Ochrophyta*, больше видовая насыщенность соподчиненных таксонов, групп постоянства и среднемесячная фитомасса *Rhodophyta*. Фитоценоз бухты отличается высоким структурно-функциональным разнообразием *Chlorophyta* и преобладанием видов — индикаторов средней и высокой степени распространения и органического загрязнения водной среды. *Cystoseira barbata* как ценозообразующий вид в акватории мыса выполняет роль доминанта, в бухте — абсолютного доминанта, формирующего большую часть фитомассы сообщества. Описанная для фитоценоза прибрежной акватории мыса общая тенденция изменения видового разнообразия не только отражает жизненный цикл макрофитов, но и свидетельствует о том, что активное ветровое волнение может оказывать заметное влияние на структуру сообщества. В бухте резкое снижение значений индекса видового разнообразия в летние месяцы скорее связано с факторами избытка солнечной радиации и максимумом прогрева водной толщи в августе. Выявлена независимость от данного режима большинства пропорций флоры, количественных соотношений разных групп постоянства и видов в системе продукционного доминирования. Качественно близки к совпадению базовые экологические группы и ведущие таксоны. **Заключение:** влияние ветрового волнения на открытых участках прибрежья проявляется в формировании дополнительных тенденций изменения видового разнообразия макрофлоры. Выявлено наличие ста-

Abstract

Introduction: Macroflora of the Black sea coastal zone and its sustainability under the action of external abiotic factors remains poorly studied. Macroalgae growth, development, morphology, dissemination, etc. are mainly conditioned by constant water moving in waves. The aim of the present study was to examine the influence of this factor. **Methods:** In order to get an insight into this problem, we performed all-year studies of the structural and functional organization of *Cystoseira* phytocenosis in regions with different wind-wave conditions (open coast near Chersonesus cape vs. landlocked Martynova Bay near Sevastopol) using the discount areas method adopted in hydrobotany. **Results:** As for the open coast (Chersonesus cape), phytocenosis species diversity for *Rhodophyta* and *Ochrophyta*, the number of species with regard to subdominant taxons and permanence groups as well as the mean monthly phytomass for *Rhodophyta* are higher. Phytocenosis of the bay features high structural and functional diversity of *Chlorophyta* and dominance of species indicating medium and high desalination and organic pollution of the marine environment. Cenogenous species *Cystoseira barbata* plays a dominant role in the water area of the cape and a role of the absolute dominant in the bay forming the major fraction of phytomass. The determined general tendency for phytocenosis diversity of the cape water area not only reflects the biocycle of macrophytes but indicates that intense wind waves can affect its community structure. Drastic summer decrease of the index of species diversity in the bay can be related to solar irradiation excess and seawater mass overheating in August. Most proportions of flora, quantitative relations in various permanence groups and dominant species appeared to be independent of these conditions. A qualitative coincidence was determined for basic ecological groups and leading taxons. **Conclusions:** For the open coast, action of intense wind waves manifests itself in extra tendencies of macroflora diversity. A number of stable features providing integrity of the phytocenosis structure in labile conditions of coastal shallow water were revealed.

бильных признаков, обеспечивающих сохранность структуры фитоценозов в лабильных условиях прибрежного мелководья.

Ключевые слова: Черное море, ветровое волнение, макрофитобентос, эколого-таксономическая структура, встречаемость, фитомасса, изменчивость.

Введение

На характеристики макроводорослей и их сообществ оказывают влияние различные факторы внешней среды. Среди них исследователи выделяют постоянное движение воды, во многом определяющее рост водорослей, их развитие, морфологию, расселение и др. Вместе с тем мощные волновые воздействия и сильные течения способны негативно сказываться на функционировании биологических объектов. Следует учитывать, что в настоящее время наблюдается увеличение частоты опасного ветрового волнения [8, 9, 10]. В связи с этим впервые для Севастопольского региона Черного моря целенаправленно были проведены круглогодичные исследования состава, структуры и изменчивости сообществ водорослей-макрофитов в районах, существенно отличающихся по интенсивности циркуляции морских вод и ветрового волнения.

Цель работы — исследование и выявление различий структурно-функциональных характеристик цистозирового фитоценоза в прибрежных районах Севастопольского региона с разным ветро-волновым режимом. Цель исследования определила задачи: 1. Изучить таксономический состав, показатели обилия видов, степень и характер их доминирования. 2. Установить особенности распределения видов между экологическими группами с учетом существующей классификации черноморских макрофитов. 3. Выявить степень и направленность внутригодовых изменений видового разнообразия, экологического состава, фитомассы и системы доминирования в районах с разной ветро-волновой деятельностью.

Материалы и методы

Объектом исследования стал макрофитобентос бухты Мартынова и мыса Херсонес. При выборе районов учитывали, что волновой режим бухт является достаточно спокойным за счет их мелководности и обособленности от открытого моря. Прибрежные акватории открытых берегов, напротив, в гидродинамическом отношении

Keywords: Black Sea, wind waves, macrophytobenthos, ecological and taxonomic composition, occurrence, phytomass, variability.

являются одними из самых беспокойных участков Крымского побережья, поскольку у их мысов могут формироваться волны значительной высоты [1]. Бухта Мартынова расположена за Александровским мысом (рис. 1). В состав Севастопольской бухты она вошла в конце прошлого столетия, когда в акватории появились защитные молы. Ранее было установлено, что волны из северо-западной части Черного моря интенсивно проникают в Севастопольскую бухту при западном ветре и значительно меньше — при северном и южном. Защитный эффект молов проявляется только в западной части бухты, причем уменьшение волнения у южного берега значительно сильнее, чем у северного. Полностью защищенным от штормовых волн оказывается участок южного побережья непосредственно за южным молотом (бухты Мартынова и Александровская), а с удалением от мола опасность воздействия интенсивного волнения на берег сохраняется [2].

Акватория, прилегающая к мысу Херсонес, подвержена влиянию чрезвычайно интенсивной ветро-волновой деятельности. Мыс выдается далеко в море, при этом сектор обзора открытого моря составляет 270° . Такие обстоятельства,



Рис. 1. Карта-схема расположения станций в Севастопольском регионе: 1 — мыс Херсонес, 2 — Мартынова бухта

а также наличие больших глубин в акватории делают этот пункт одним из наилучших с точки зрения наблюдений за волнением. По этой же причине на территории Херсонесского маяка, располагающегося на оконечности мыса, были организованы регулярные наблюдения за гидрометеорологическими параметрами морского побережья с конца XIX века. С начала XX века проводились наблюдения за волнением в баллах степени волнения. Однако с 1954 года наблюдения стали проводиться полуинструментальным способом с использованием волномера-перспектометра для измерения высот волн. По данным станции «Херсонесский маяк» за период полуинструментальных наблюдений с 1954 года абсолютный максимум высоты волны в районе мыса Херсонес и по всему побережью Крыма был зафиксирован во время ноябрьского шторма 1981 года и составил 7,3 м. Данные этой станции были использованы в работе для описания ветро-волновых условий в акватории мыса Херсонес. Для бухты Мартынова объективные сведения о ветро-волновых условиях в период проведения исследований не приведены, так как наблюдения за волнением в Севастопольской бухте были прекращены в середине 1980-х годов в связи с постройкой мола и, как следствие, недоступностью бухты для распространения волн открытого моря.

Пробы отбирали в 2013–2014 гг. ежемесячно вручную, методом пробных площадок (25 × 25 см) на глубине до 0,5 м [11]. При обработке материала определяли видовой состав макроводорослей с учетом последних номенклатурных изменений и на основе полученных данных — экологический [5, 12, 17]. Для характеристики видовой и экологической структуры применяли коэффициенты встречаемости видов (R , %) и флористического сходства по Жаккару (K_j , %), а также «пропорции флоры» [3, 13, 14]. Исходя из значений R , виды распределяли по группам постоянства. На основе данных об индивидуальной фитомассе рассчитывали индекс Шеннона [19], определяли группы доминантов и содоминантов, а для коррекции списка господствующих видов применяли шкалу Е. Л. Любарского, учитывающую величину относительной фитомассы видов [13]. Дополнительно для сравнительной характеристики были привлечены данные предыдущих

гидробиологических исследований в районе мыса Херсонес в 2004–2005 гг.

Для описания изменчивости характеристик макрофитобентоса определяли лимиты и размах их вариации, а по величине коэффициента вариации (C_v , %) оценивали тип изменчивости признаков («верхне- и нижненормальный», «значительный», «большой», «очень большой», «аномально высокий») [4]. Статистическую обработку материала проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными на уровне значимости $\alpha = 0,05$.

Результаты и обсуждение

В районах исследований обнаружены 74 вида макроводорослей, относящихся к 45 родам, 26 семействам и 18 порядкам *Chlorophyta* (Ch), *Ochrophyta* (Och) и *Rhodophyta* (Rh). Половина видов принадлежит Rh, остальные отделы представлены примерно поровну. Таксономическая пропорция цистозирового фитоценоза (1 порядок : 1 семейство : 3 рода : 4 вида) отражает высокую насыщенность надродовых таксонов видами и родами.

Экологический анализ показал, что среди макроводорослей наибольшее развитие получают ведущие, однолетние, морские и олигосапробные виды (45–54 %) (рис. 2). Второе место принадлежит редким, солоноватоводно-морским, мезосапробным водорослям, а многолетники и сезонные виды представлены равной долей.

Немногим более половины видов были одновременно обнаружены в составе донной растительности обоих районов. Пул видов со 100 %-ной встречаемостью был на треть представлен Rh, меньше всего таких видов содержал Och (9 %). 43 % общего видового состава приходилось на виды, проявившие топическую избирательность.

Охарактеризуем локальные и сезонные аспекты видового состава, таксономического разнообразия, обилия, распределения видов между экогруппами, категориями постоянства, определим место видов в системе продукционного доминирования.

Мыс Херсонес. В цистозировом фитоценозе прибрежной зоны мыса обитают 90 % видов, обнаруженных в двух районах. Видовое соотношение отделов свидетельствует о двукратном преимуществе Rh и равном между собой пред-

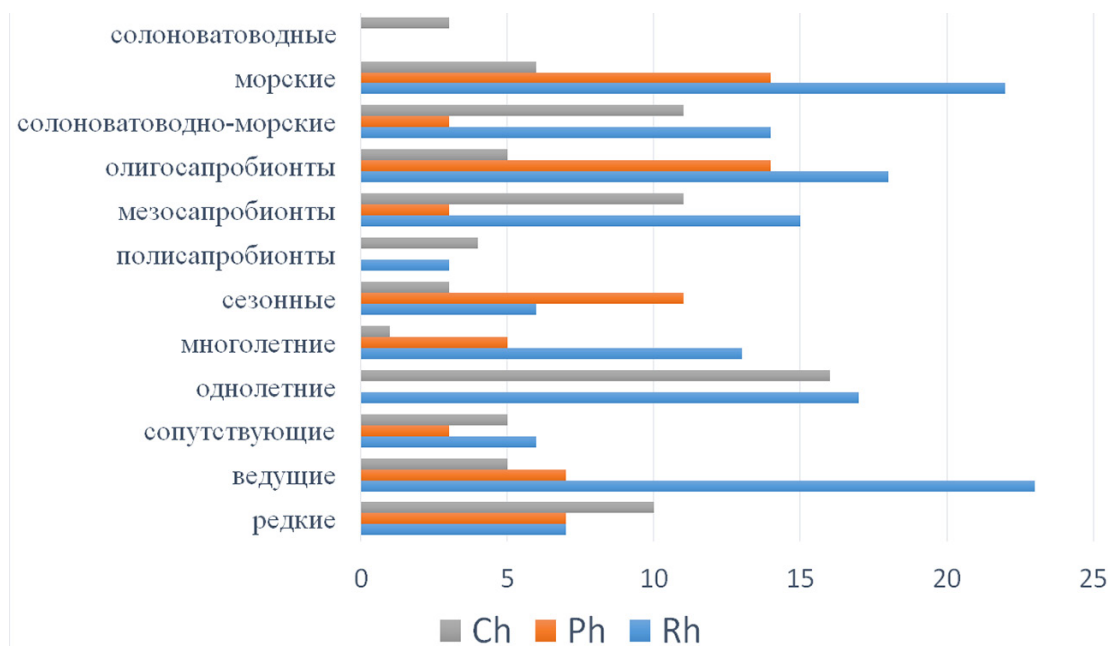


Рис. 2. Общая экологическая характеристика макрофлоры районов исследования

ставительстве остальных отделов. Пропорция таксонов у каждого отдела своя и только соотношение порядков и семейств (1:1) у них одинаковое. Таксономическое разнообразие Rh выводит отдел на позицию лидера. Среднее число видов в родах невысокое для данного показателя, а соотношение числа видов и семейств указывает на весомость вклада семейств, представленных небольшим числом видов.

Общее число видов в фитоценозе изменяется от 22 до 40, достигая в среднем 28 ± 3 . Исследования внутрigoдовой динамики видoвого разнообразия показали, что максимум его у отделов и всего фитоценоза приходится на один и тот же период (февраль–март). При этом на протяжении большей части года число видов каждого отдела остается постоянным, чему соответствует «нормальный» характер изменчивости этого показателя по шкале Г. Н. Зайцева.

Установлено, что в прибрежье мыса наиболее развиты ведущие, однолетние, олигосапробные и морские виды (по 43–61 % видoвого состава в районе). Вторая позиция занята редкими, многолетними и мезосапробными водорослями. Для каждого отдела характерна своя комбинация ключевых экогрупп с высоким относительным числом видов. У Ch это редкая, однолетняя, мезосапробная и солоноватоводно-морская группы,

у Rh — ведущие, однолетние, олигосапробные и морские виды. Среди Och побережья мыса Херсонес, как и в Черном море, высокое развитие получают сезонные, олигосапробные и морские виды, однако здесь место господствующих в Черном море редких видов бурых водорослей занимают ведущие. В целом наиболее сходными являются базовые экогруппы у Rh и Och. Локальное качественное своеобразие отделов в целом совпадает с региональным, то есть в границах всего Черного моря [6, 7, 16].

Для распределения видов прибрежного фитоценоза мыса по группам постоянства характерны следующие особенности. Количество видов, круглогодично встречающихся в исследованном районе, составляет 12 % общего видoвого состава. Большинство этих видов относятся к ведущим, олигосапробным и типично морским компонентам макрофитобентоса Черного моря.

С учетом показателя встречаемости R в прибрежной зоне мыса Херсонес в целом преобладают виды постоянной ($R > 50$ %) и случайной ($R = 25–50$ %) групп. Установлено, что соотношение видов разных категорий постоянства у отделов не совпадает.

Фитомасса прибрежного ценоза в течение года варьирует от 3,8 до 10–12 кг·м⁻². Максимум показателя обилия приурочен к весенне-летнему

периоду вегетации. Средняя фитомасса ценоза составляет $7,8 \pm 1,6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. По шкале, учитывающей уровень относительной фитомассы, все виды распределяются между четырьмя группами доминирования, среди которых преобладают мало-значимые виды (84 %) и отсутствуют абсолютные доминанты. Доминантом фитоценоза является *Cystoseira barbata*, а содоминантами — *Cystoseira crinita*, *Ceramium ciliatum*, *Palisada perforata*.

Общая фитомасса видов каждого отдела варьирует в широких пределах, обусловленных как климатическими условиями того или иного периода года, так и генетически закрепленными видовыми особенностями. Разница между крайними значениями показателя может достигать нескольких порядков. Количественная пропорция средних фитомасс видов трех отделов убедительно свидетельствует о преимуществе Och, по сравнению с Rh и тем более с Ch. Внутригодовые изменения фитомассы Och и всего фитоценоза соответствуют «верхней» норме, у Rh и Ch они существеннее.

Бухта Мартынова. В прибрежной зоне бухты произрастают 66 % видов, зарегистрированных в обоих районах, что ниже, чем в акватории мыса Херсонес. Виды относятся к 15 порядкам, 19 семействам, 30 родам (1 порядок : 1 семейство : 2 рода : 3 вида). Видовая пропорция отделов свидетельствует о равном вкладе Ch и Rh в состав цистозирового фитоценоза бухты, вдвое превышающем таковой у Och. Таксономическая пропорция отделов не совпадает, хотя соотношение порядков и семейств у них одинаковое (1:1). У Och и Rh такое сходство распространяется и на надвидовые таксоны. Среди отделов самое высокое таксономическое разнообразие у Rh (21 вид, 17 родов, 9 семейств, 15 порядков).

Анализ родового спектра макрофлоры бухты показал, что группа наиболее таксономически значимых родов состоит из 4 таксонов отделов Ch и Rh. Представителями этих родов сформировано 37 % всего видового богатства исследуемого района. Подавляющее большинство родов (73 %) включает один вид, что косвенно указывает на определенную «жесткость» условий существования в экосистеме бухты.

В течение года 100 %-ной встречаемостьюобладают только *C. barbata* и *Ulva rigida*. Распределение видов по группам постоянства относи-

тельно равномерное, поскольку преимущество постоянной группы не столь велико (39 %).

Общее число видов в сообществе варьирует от 14 в июне до 29 в декабре, составляя в среднем 22 ± 3 . Тип внутригодовой изменчивости показателя является «нижненормальным» ($C_v = 21 \%$). Размах изменений числа видов в трех отделах и степень варибельности показателя у всего фитоценоза, а также у его Ch и Rh примерно одинаковые. У Och внутригодовые количественные изменения видового состава носят характер «значительных». Соотношение среднего числа видов в отделах (2 Ch : 1 Och : 3 Rh) отражает преимущество Rh. Минимум видового разнообразия отделов и фитоценоза приходится на лето, максимум не имеет четкой сезонной приуроченности.

Среди видов побережья бухты преобладают ведущие, однолетние, мезосапробные, морские и солоноватоводно-морские водоросли (43–53 % видового состава фитоценоза бухты). Примерно равной долей представлены сопутствующая и редкая, многолетняя и сезонная группы.

Средняя общая фитомасса видов Ch варьирует по типу «аномально высокой» трансформации показателя, у Och и Rh она «большая», у всего ценоза — «значительная». Соотношение средней фитомассы видов отделов свидетельствует о высоком преимуществе Och.

Система продукционного доминирования в прибрежном фитоценозе бухты включает мало-значимые, второстепенные, субдоминантные и абсолютно доминантные виды. Мало-значимые виды господствуют (83 % общего числа видов), субдоминанты представлены *C. crinita*, *Ulva linza*, *U. intestinalis*, а абсолютные доминанты — *C. barbata*.

Сравнительная характеристика фитоценозов в районах с разным ветро-волновым режимом

Независимо от условий обитания сообщество макроводорослей в бухте и у мыса обладает комплексом сходных черт. К ним относятся большинство таксономических пропорций, видовое соотношение отделов и групп постоянства, во многом совпадает перечень наиболее значимых таксонов. Безусловно, стабильность пропорций флоры обеспечивает сохранность структуры фитоценозов в лабильных условиях прибрежного мелководья. Это хорошо соответствует теории

избыточности или конгенерического гомотаксиса, когда отдельные элементы системы под внешним воздействием подвергаются изменениям, но их соотношения остаются постоянными [15]. Высокое видовое и родовое сходство (на 70 %) характерно для Ch, только родовое — для Rh в обоих районах. Внутригодовая вариабельность числа видов примерно одна и та же и всегда ниже, чем у фитомассы.

Экоспектр фитоценозов неизменно полночленный, с одинаковыми базовыми группами у Ch и Rh. Среди Rh повсюду отсутствуют солоноватоводные виды, а господствующую позицию занимают ведущие, однолетние и морские водоросли.

Для системы доминирования в ценозах бухты и мыса характерны один и тот же вклад малозначимых, второстепенных, субдоминантных видов, высокий статус доминирования среди видов у *C. barbata*, среди отделов — у Rh. В районах с разным ветро-волновым режимом средняя фитомасса Och и всего ценоза не отличается. Степень внутригодовой изменчивости фитомассы Ch и Rh, независимо от местообитания, остается одной и той же, близок к совпадению и характер изменчивости фитомассы всего ценоза.

Незначительность связи водных масс бухты Мартынова с открытым морем, отсутствие в ней штормовых процессов и ограниченность водообмена способны детерминировать особенности и различия структуры одного и того же цистозирового фитоценоза и входящих в него отделов в сравниваемых районах. В ходе исследования было установлено, что в прибрежье мыса Херсонес общее число видов в фитоценозе, видовое разнообразие Rh и Och, видовая насыщенность таксонов более высокого ранга, разнообразие группы видов с максимальной встречаемостью заметно выше, чем в условиях бухты Мартынова. Здесь абсолютное число видов в группах постоянства и, прежде всего, в случайной, а также средняя фитомасса Rh превосходят подобные показатели у сообщества в бухте. В свою очередь, фитоценоз бухты отличается от фитоценоза открытого побережья высоким видовым разнообразием Ch и преимуществом этого отдела по таким показателям, как среднемесячные число видов и фитомасса.

Для системы доминирования в ценозах бухты и мыса характерны один и тот же вклад мало-

значимых, второстепенных, субдоминантных видов, высокий статус доминирования среди видов у *C. barbata*, среди отделов — у Rh. В районах с разным ветро-волновым режимом средняя фитомасса Och и всего ценоза не отличается. Степень внутригодовой изменчивости фитомассы Ch и Rh, независимо от местообитания, остается одной и той же, близок к совпадению и характер изменчивости фитомассы всего ценоза. Незначительность связи водных масс бухты Мартынова с открытым морем, отсутствие в ней штормовых процессов и ограниченность водообмена способны детерминировать особенности и различия структуры одного и того же цистозирового фитоценоза и входящих в него отделов в сравниваемых районах. В ходе исследования было установлено, что в прибрежье мыса Херсонес общее число видов в фитоценозе, видовое разнообразие Rh и Och, видовая насыщенность таксонов более высокого ранга, разнообразие группы видов с максимальной встречаемостью заметно выше, чем в условиях бухты Мартынова. Здесь абсолютное число видов в группах постоянства и, прежде всего, в случайной, а также средняя фитомасса Rh превосходят подобные показатели у сообщества в бухте. Фитоценоз бухты отличается от фитоценоза открытого побережья только высоким видовым разнообразием Ch и преимуществом этого отдела по таким показателям, как среднемесячные число видов и фитомасса.

Сравнительный анализ позволил выявить отличия в экологической структуре цистозирового фитоценоза в районах с разным ветро-волновым режимом. Установлено, что в прибрежной акватории мыса Херсонес преимущественное положение занимают олигосапробионты — индикаторы чистой воды, а в бухте базовой является мезосапробная группа, высокий уровень развития которой свидетельствует о наличии средней степени эвтрофирования среды. В настоящее время акватория вблизи мыса Херсонес сохраняет удовлетворительное экологическое состояние по сравнению с другими бухтами Севастополя. Особенности протекающих здесь гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических процессов позволяют акватории сохранять высокую самоочистительную способность. Низкий уровень загрязнения морской воды и донных осадков нефтяными углеводородами, полихлорбифенила-

ми, тяжелыми металлами связан с отсутствием поблизости существенных источников загрязнения. Кроме того, ветровая активность определяет здесь интенсивность штормового волнения, особенности циркуляции вод, оказывает влияние на процессы самоочищения и тем самым на качество вод прибрежной зоны.

Основной причиной эвтрофирования бухты Мартынова является избыточное поступление в водоем биогенных элементов и легкоокисляемой органики с промышленно-бытовыми сточными водами. Она является частью Большой Севастопольской бухты, относящейся к акваториям активного хозяйственного использования. Непосредственно в прибрежной зоне акватории Севастопольской бухты расположены судостроительные и судоремонтные предприятия, нефтебазы, ТЭЦ, предприятие по судоразделке (в устье р. Черной), предприятия пищевой промышленности, воинские части. Бухта фактически выполняет роль резервуара, в который поступают промышленные и хозяйственно-бытовые сточные воды, а также ливневые воды с площади водосбора. Непосредственно в бухту сточные воды поступают по более чем тридцати выпускам, временным и постоянно действующим. Ежедневно в бухту сбрасывается до 10–15 тыс. м³ неочищенных или условно-чистых вод [18]. Следует отметить, что именно в бухте Мартынова расположена станция КНС-1 коммунального предприятия г. Севастополя, которая, начиная с середины 1990-х годов, систематически сбрасывает неочищенные сточные воды в море, а слабо выраженный водообмен не способствует их быстрому перемешиванию. Все это негативно сказывается на условиях жизни гидробионтов, их количестве и видовом разнообразии, а также на гидрологической и гидрохимической структуре вод [9]. Вблизи открытого участка берега в районе мыса массово развиваются типично морские виды, в бухте такую позицию галобных доминантов они делят с солоноватоводно-морскими видами. Подобные особенности экологического состава также характерны для таксономического лидера фитоценоза (отдел Rh) и состава группы субдоминантов. Субдоминанты в условиях с активным водообменом полностью относятся к морским, ведущим, олигосапробным и, за единственным исключением, к многолетним видам. В гидродинамически

устойчивых условиях преобладают виды — показатели средних и высоких степеней распреснения и органического загрязнения водной среды. Для прибрежных фитоценозов бухты и мыса характерно невысокое видовое и родовое сходство Och ($K_j = 41\%$), исключительно видовое у Rh и ценоза в целом ($K_j = 57\%$). Обнаружены отличия и в системе доминирования видов. Так, в фитоценозе района мыса Херсонес отчетливо выделяется категория «доминанты» и отсутствует — «абсолютные доминанты». В условиях бухты ситуация обратная, при которой подавляющая часть относительной фитомассы сообщества приходится на единственный вид.

На рис. 3 представлены графики совместного хода внутригодовых изменений индекса Шеннона и числа штормов по данным береговых гидрометеорологических наблюдений и гидробиотических исследований в 2013–2014 гг., а также в 2004–2005 гг. на мысе Херсонес. Учет штормовых событий проводили по превышению высотой волны заданного штормового порога. В качестве такового была выбрана высота 1,5 м, являющаяся принятым для Черного моря критерием опасного гидрометеорологического явления и представляющая угрозу маломерному флоту. Для бухты Мартынова сведения о штормах не приведены, поскольку, как было отмечено ранее, наблюдения за волнением в Севастопольской бухте были прекращены в середине 1980-х годов.

На графиках для района мыса Херсонес прослеживается общая тенденция изменения видового разнообразия, отражающая, на первый взгляд, жизненный цикл макрофитов исследованного фитоценоза. Тем не менее, обращает на себя внимание резкий скачок кривой видового разнообразия в осенне-зимний период. Известно [8], что именно в это время активизируются штормы с образованием волн максимальных высот. Такая тенденция наблюдалась как в 2013–2014 гг., так и в 2004–2005 гг. Для сравнения представлен график внутригодовой динамики значений индекса H для фитоценоза бухты Мартынова за 2013–2014 гг. Для нее характерно такое же резкое снижение значений индекса видового разнообразия. Однако этот скачок приходится на летние месяцы, когда активность ветрового волнения даже в открытой части моря достигает своего минимума, из чего следует, что такой спад свя-

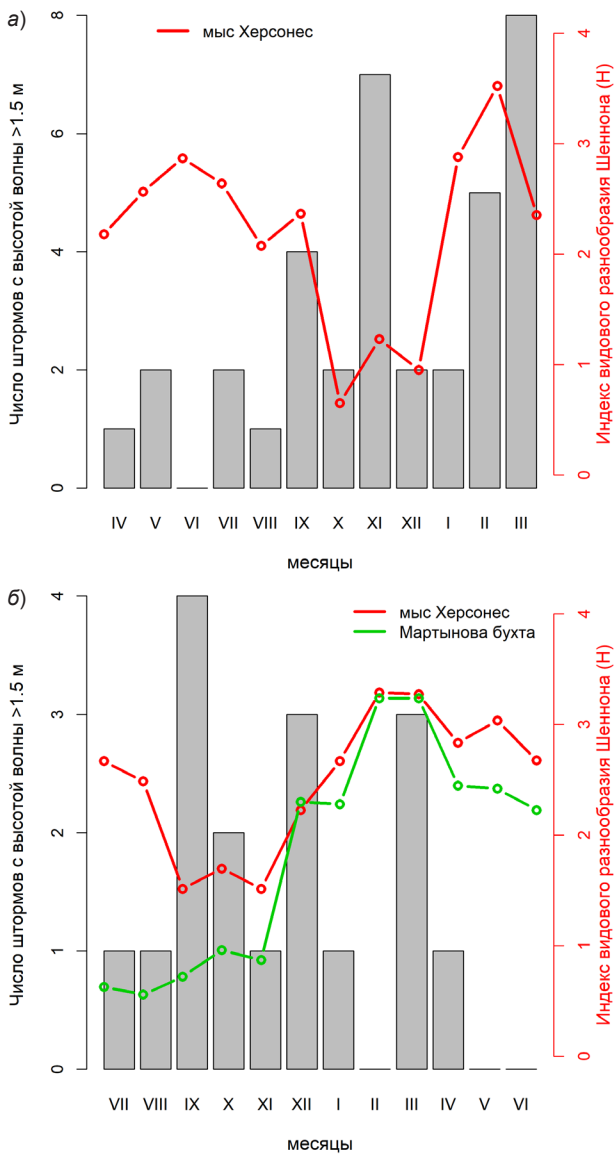


Рис. 3. Совместный ход видового разнообразия фитоценозов бухты Мартынова и мыса Херсонес (линии) и числа штормов (с высотой волн 1,5 и более) по данным наблюдений на морской береговой станции «Херсонесский маяк» (столбцы) за два периода регулярных альгосъемок: а — 2004–2005 гг., б — 2013–2014 гг.

зан с другими факторами, обуславливающими функционирование фитоценоза в бухте. Например, это факторы избытка солнечной радиации с пиком в июле, последующий максимум прогрева водной толщи в бухте в августе, завершение вегетации сезонно-летних видов и, несомненно, антропогенный фактор, интенсивность воздействия которого усиливается в рекреационный период. Следует отметить, что в районе мыса Херсонес такой спад в летние месяцы отсутствует, в

том числе и в связи с интенсивной циркуляцией морских вод в прибрежной зоне и водообменом с открытой частью моря.

Представленные данные указывают на большое число штормов вблизи мыса Херсонес в феврале–марте 2005 г. (рис. 3, а). Такое усиление штормов сказалось на ходе индекса *H*. Так, в марте и апреле 2005 г. произошло заметное снижение видового разнообразия, по сравнению с тем же периодом 2014 г. Этот факт является дополнительным свидетельством в пользу предположения о том, что активное ветровое волнение может оказывать заметное влияние на структуру фитоценозов. Элиминирующее действие ветровых волн способно приводить к снижению видового разнообразия ценоза. Очевидно, что это действие будет наиболее ярко проявляться в условиях конкретного шторма, что требует дополнительных гидробиотанических исследований.

Заключение

1. В ходе исследований был установлен видовой и экологический состав цистозированного фитоценоза, описаны его структурно-функциональные особенности в районах с разным ветро-волновым режимом.

2. На участке берега с хорошей циркуляцией воды выше видовое разнообразие фитоценоза и его ведущих отделов (Rh и Och), больше видовая насыщенность соподчиненных таксонов и группы видов со 100%-ной встречаемостью.

3. В районе мыса Херсонес абсолютное число видов в группах постоянства и среднемесячная фитомасса доминирующего среди отделов Rh превышают подобные показатели фитоценоза в бухте Мартынова.

4. Фитоценоз бухты отличается от фитоценоза открытого побережья только высоким разнообразием Ch, незначительным видовым и родовым сходством этого отдела, только видовым у Rh и всего сообщества.

5. Показано, что в гидродинамически устойчивых условиях преобладают виды-индикаторы средней и высокой степени распреснения и органического загрязнения водной среды. В противоположных условиях преимущественное положение занимают индикаторы чистой воды и типично морские виды.

6. *Cystoseira barbata*, как ценозообразующий вид, в акватории мыса выполняет роль доминанта, в бухте — абсолютного доминанта.

7. Описанная для фитоценоза прибрежной зоны мыса тенденция изменения видового разнообразия отражает не только жизненный цикл макрофитов, но и свидетельствует о заметном влиянии на структуру фитоценозов открытых участков берега активного ветрового волнения. В бухте резкое снижение значений индекса *H* летом скорее связано с факторами избытка солнечной радиации, максимумом прогрева водной толщи в конце сезона, завершением вегетации сезонно-летних видов и усилением антропогенного воздействия в рекреационный период.

8. Выявлена независимость от ветрового режима большинства пропорций флоры, соотношений видов разных категорий постоянства и продукционного доминирования. Близок к совпадению перечень базовых экологических групп и таксономически значимых структурных элементов фитоценозов, во многом одинакова степень внутригодовых изменений видового разнообразия и фитомассы видов. Наличие стабильных признаков обеспечивает сохранность структуры фитоценозов в лабильных условиях прибрежного мелководья.

Финансирование

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, частично при поддержке гранта РФФИ и г. Севастополь в рамках проекта № 18-45-920072.

Литература

1. Агаркова-Лях, И. В. (2007). Современное состояние береговой зоны Севастопольского региона и особенности ее антропогенного преобразования. *Культура народов Причерноморья*, № 118, сс. 7–13.

2. Алексеев, Д. В. (2012). Численное моделирование влияния гидротехнических сооружений на характеристики ветрового волнения в Севастопольской бухте. *Доклады Национальной академии наук Украины*, № 10, сс. 89–95.

3. Грейг-Смит, П. (1967). *Количественная экология растений*. М.: Мир, 359 с.

4. Зайцев, Г. Н. (1990). *Математика в экспериментальной ботанике*. М.: Наука, 296 с.

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

6. Евстигнеева, И. К. и Танковская, И. Н. (2010). Макрофитобентос морского прибрежного экотона юго-запада Крыма (Черное море). *Морской экологический журнал*, т. 9, № 4, сс. 48–61.

7. Евстигнеева, И. К. и Танковская, И. Н. (2017). Видовой состав, экологическая структура и количественная характеристика макроводорослей бухты Голландия (Черное море). [online] *Вопросы современной альгологии*. Доступно по ссылке: <http://algology.ru/1127>. [Дата обращения: 24.04.2019].

8. Евстигнеев, В. П., Наумова, В. А., Воскресенская, Е. Н., Евстигнеев, М. П. и Любарев, Е. П. (2017). Ветроволновые условия прибрежной зоны Азово-Черноморского региона. Севастополь: ИПТС, 320 с. DOI: 10.33075/978-5-6040795-0-8.

9. Евстигнеева, И. К., Евстигнеев, М. П., Евстигнеев, В. П. и Танковская, И. Н. (2018). Эколого-флористическое разнообразие и изменчивость черноморского макрофитобентоса в районах с разным ветро-волновым режимом. В: Яшихмина, Т. Я. (ред.) *Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: материалы XVI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием*, Книга 2. Киров: ВятГУ, сс. 8–12.

10. Евстигнеев, В. П., Наумова, В. А., Евстигнеев, М. П., Кириленко, Н. Ф., Серикова, И. М., Евстигнеева, И. К. и Танковская, И. Н. (2017). Крупномасштабные процессы в глобальной климатической системе Северного полушария и некоторые последствия их проявления в Азово-Черноморском регионе. В: Селивановская, С. Ю. и Кожевникова, М. В. (ред.) *Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: экологические вызовы XXI века. Труды III международной конференции*, Казань: Издательство АН РТ, сс. 155–158.

11. Калугина, А. А. (1969). *Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники*. В: Мантейфель, Б. П. (ред.) *Морские подводные исследования*. М.: Наука, сс. 105–113.

12. Калугина-Гутник, А. А. (1975). *Фитобентос Черного моря*. Киев: Наукова думка, 247 с.

13. Розенберг, Г. С. (ред.) (2005). *Количественные методы экологии и гидробиологии. Сборник научных трудов, посвященных памяти А. И. Баканова*. Тольятти: СамНЦ РАН, 404 с.

14. Толмачев, А. И. (1986). *Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза*. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 195 с.

15. Уиттекер Р. (1980). *Сообщества и экосистемы*. М.: Прогресс, 327 с.

16. Evstigneeva, I. K. (2009). Dynamics of phytocenoses in littoral ecotone of the Black Sea bays. *International Journal on Algae*, vol. 11, issue 1, pp. 1–15. DOI: 15/InterJAlgae.v11.i1.10.

17. Guiry, M. D. and Guiry G. M. (2013). *AlgaeBase. World-wide electronic publication*. [online] Galway: National University of Ireland. Доступно по ссылке: <http://www.algaebase.org> [Дата обращения 01.05.2019].

18. Sovga, E., Verzhetskaya, L. and Mezentsseva, I. (2015). Assimilation capacity of the Sevastopol bay ecosystem. In: Özhan, E. (ed.) *Proceedings of the 12th International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST 15*. Varna, Bulgaria, October 6–10, 2015, pp. 317–326.

19. Wilhm, J. L. (1968). Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, vol. 49, No. 1, pp. 153–156. DOI: 10.2307/1933573.

References

1. Agarkova-Lyakh, I. V. (2007). Contemporary state in the coastal zone of Sevastopol region and particularities of anthropogenic change. *Kultura Narodov Prichernomor'ya (Culture of the Black Sea Peoples)*, No. 118, pp. 7–13.

2. Alekseev, D. V. (2012). Numerical simulation of the effect of hydrotechnical structures on wind wave parameters in the Sevastopol Bay. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 10, pp. 89–95.

3. Greig-Smith, P. (1967). *Quantitative plant ecology*. Moscow: Mir, 359 p.

4. Zaytsev, G. N. (1990). *Mathematics in experimental botany*. Moscow: Nauka, 296 p.

5. Zinova, A. D. (1967). *Guide for identification of green, brown and red algae of the southern seas of the USSR*. Moscow–Leningrad: Nauka, 397 p.

6. Evstigneeva, I. K. and Tankovskaya, I. N. (2010). Macrophytobenthos of south-western coast of Crimea (the Black Sea). *Marine Ecological Journal*, vol. 18, No. 4, pp. 48–61.

7. Evstigneeva, I. K. and Tankovskaya, I. N. (2017). Species' composition, ecological structure and quantitative characteristics of the Gollandiya bay macroalgae (Black Sea). [online] *Issues of Modern Algology*. Available at: <http://algology.ru/1127> [Date accessed 01.05.2019].

8. Evstigneev, V. P., Naumova, V. A., Voskresenskaya, E. N., Evstigneev, M. P. and Lyubarets, E. P. (2017). *Wind-wave climate over the coastal zone of the Azov and the Black seas*. Sevastopol: Institute of Natural and Technical Systems, 320 p. DOI: 10.33075/978-5-6040795-0-8.

9. Evstigneeva, I. K., Evstigneev, M. P., Evstigneev, V. P. and Tankovskaya, I. N. (2018). Ecological and floristic diversity and variability of the Black Sea macrophytobenthos in regions with different wind-wave conditions. In: Yashikhmina, T. A. (ed.) *Biodiagnosis of the state of natural and natural-technogenic systems: proceedings of the 26th All-Russian Scientific and Practical Conference With International Participation*, Vol. 2, Kirov: Vyatka State University, pp. 8–12.

10. Evstigneev, V. P., Naumova, V. A., Evstigneev, M. P., Kirilenko, N. F., Serikova I. M., Evstigneeva, I. K. and Tankovskaya, I. N. (2017). Large-scale processes in the global climate system of the Northern hemisphere and some consequences of their manifestations in the Azov–Black Sea region. In: Selivanovskaya, S. Yu. and Kozhevnikova, M. V. (eds.) *Environment and Sustainable Development of Territories: Ecological Challenges of the 21st Century. Proceedings of the 3rd International Conference*, Kazan: Publishing House of Tatarstan Academy of Sciences, pp. 155–158.

11. Kalugina, A. A. (1969). Study on bottom vegetation of the Black Sea using light-weight diving equipment. In: Manteyfel, B. P. (ed.) *Marine Underwater Research*. Moscow: Nauka, pp. 105–113.

12. Kalugina-Gutnik, A. A. (1975). *Phytobenthos of the Black Sea*. Kiev: Naukova Dumka, 247 p.

13. Rozenberg, G. S. (ed.) (2005). *Quantitative methods in ecology and hydrobiology. Collection of research papers dedicated to the memory of Bakanov A. I.* Tolyatti: Samara Scientific Center, Russian Academy of Sciences, 404 p.

14. Tolmachev, A. I. (1986). *Methods of comparative floristics and problems of florogenesis*. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoye Branch, 195 p.

15. Whittaker, R. H. (1980). *Communities and ecosystems*. Moscow: Progress, 327 p.

16. Evstigneeva, I. K. (2009). Dynamics of phytocenoses in littoral ecotone of the Black Sea bays. *International Journal on Algae*, vol. 11, issue 1, pp. 1–15. DOI: 15/InterJAlgae.v11.i1.10.

17. Guiry, M. D. and Guiry, G. M. (2013). *AlgaeBase. World-wide electronic publication*. [online] Galway: National University of Ireland. Available at: <http://www.algaebase.org> [Date accessed 01.05.2019].

18. Sovga, E., Verzhetskaya, L. and Mezentsseva, I. (2015). Assimilation capacity of the Sevastopol bay ecosystem. In: Özhan, E. (ed.) *Proceedings of the 12th International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST 15*. Varna, Bulgaria, October 6–10, 2015, pp. 317–326.

19. Wilhm, J. L. (1968). Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, vol. 49, No. 1, pp. 153–156. DOI: 10.2307/1933573.

Авторы

Евстигнеева Ирина Константиновна, канд. биол. наук
Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь
E-mail: ikevstigneeva@gmail.com

Евстигнеев Владислав Павлович, канд. физ.-мат. наук
Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь
Севастопольский государственный университет, г. Севастополь
E-mail: vald_e@rambler.ru

Танковская Ирина Николаевна

Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь
E-mail: itankovskay@gmail.com

Authors

Evstigneeva Irina Konstantinovna, Ph.D. in Biology
The A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological
Research of Russian Academy of Science, Sevastopol
E-mail: ikevstigneeva@gmail.com
ORCID: 0000-0001-7473-251X

Evstigneev Vladyslav Pavlovich, Ph. D. in Physics and
Mathematics
The A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological
Research of Russian Academy of Science, Sevastopol
Sevastopol State University, Sevastopol
E-mail: vald_e@rambler.ru
ORCID: 0000-0003-3064-2613

Tankovskaya Irina Nikolaevna

The A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological
Research of Russian Academy of Science, Sevastopol
E-mail: itankovskay@gmail.com