

УДК 258.5 271/3+581.9 (26)

И.К. ЕВСТИГНЕЕВА, И.Н. ТАНКОВСКАЯ

Ин-т биологии южных морей НАН Украины,
пр. Нахимова, 2, 99011 Севастополь, Украина

ЛЕТНИЙ МАКРОФИТОБЕНТОС ПСЕВДО- И СУБЛИТОРАЛИ БАКАЛЬСКОЙ КОСЫ И ПРИЛЕГАЮЩЕЙ АКВАТОРИИ КАРКИ НИТСКОГО ЗАЛИВА (ЧЕРНОЕ МОРЕ, УКРАИНА)

Впервые изучен эколого-таксономический состав летней флоры псевдолиторали Бакальской косы и прилегающих к ней акваторий поселков Межводное и Портовое. Выявлены особенности развития фитоценозов в сублиторали Каркинитского залива. Флора включает 47 видов макроводорослей из 26 родов, 16 семейств, 13 порядков отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta*, а также 5 видов морских трав. *Rhodophyta* занимает ведущее положение по количеству всех таксонов. Таксономическая структура в сублиторали более вариабельная, чем в псевдолиторали. Флористическое различие усиливается с увеличением глубины. Базовыми экологическими группами макрофитобентоса залива являются морская, однолетняя и олигосапробная. Сходство экологических спектров в разных районах увеличивается от *Chlorophyta* до *Rhodophyta*. Экологическая структура макрофитобентоса сублиторали подвержена батиметрической изменчивости. Фитомасса альгоценозов на разной глубине варьирует в широких пределах. У зеленых водорослей с увеличением глубины она снижается, а у красных — изменяется в колебательном режиме.

Ключевые слова: Каркинитский залив, Бакальская коса, псевдолитораль, сублитораль, водоросли-макрофиты, эколого-таксономический состав, встречаемость, доминанты, фитомасса, сходство, изменчивость.

Введение

Косы и острова Азово-Черноморского побережья играют важную роль в охране среды данного региона. Глобальный интерес к этим природно-историческим комплексам обусловлен тем, что они являются резерватом природного биоразнообразия (Дубина и др., 2006). Примером такого комплекса является Бакальская коса, расположенная в Каркинитском заливе. Это уникальная гидроэкологическая система, водоемы которой гидрологически и биотически связаны с морем и друг с другом (Шадрин и др., 2001). На сегодняшний день отсутствуют данные о составе и структуре макрофитобентоса Бакальской косы и прилегающей к ней акватории залива. Особенно это относится к сообществам псевдолиторали данного региона. Исследования сублиторальных фитоценозов име-

© И.К. Евстигнеева, И.Н. Танковская, 2011

ют нерегулярный характер и в основном касаются Малого филофорного поля (Калугина-Гутник, Евстигнеева 1993). Тем не менее, такие природные объекты требуют длительного мониторинга, поэтому любые исследовательские работы в данном регионе остаются по-прежнему актуальными.

Цель данной работы — исследование эколого-таксономического разнообразия и пространственной динамики летнего макрофитобентоса (МФБ) псевдо- и сублиторали в районе Бакальской косы и прилегающей к ней акватории Каркинитского залива.

Материалы и методы

Объектом исследования были фитоценозы псевдолиторали Бакальской косы (западная и восточная стороны), поселков Межводное и Портовое, а также фитоценозы сублиторали залива правее косы. В псевдолиторали вручную собирали качественные пробы (39), а в сублиторали — качественные (5) и количественные (20) пробы с помощью водолаза и с применением дночерпателя на глубине 1–5 м. Для макрофитов определяли видовой состав и на основе полученных данных — экологический (Зинова, 1967; Калугина-Гутник, 1975). Для описания видовой и экологической структуры использовали коэффициенты встречаемости (R), флористического сходства (K_j), корреляции и индекс гомотонности ($J_{1,2}$) (Шенников, 1964; Грейг-Смит, 1967; Миркин и др., 1989). По индивидуальной фитомассе видов выявляли группы доминантов и содоминантов, рассчитывали коэффициент доминирования (D_j). Вариабельность флористической, таксономической и экологической структур определяли по шкале изменчивости биологических признаков и на основе значений коэффициентов вариации (C) (Зайцев, 1990).

Результаты и обсуждение

Общая характеристика МФБ исследованного района. Летом в прибрежье Бакальской косы, расположенных западнее и восточнее от нее акваторий поселков Межводное и Портовое, а также в сублиторальной зоне прилегающей части Каркинитского залива обнаружены 47 видов макроводорослей из 26 родов, 16 семейств, 13 порядков отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta*. Кроме водорослей типичными обитателями бентали исследованного района являются морские травы: 2 вида zostеры, руппия, рдест, занникелия. В альгофлоре по разнообразию таксономического состава доминируют *Rhodophyta* (54 % общего числа видов, 58 % родов, половина семейств и порядков). Количество видов *Chlorophyta* почти втрое больше, чем у *Phaeophyta*, тогда как количество надвидовых таксонов у них приблизительно одинаковое.

Основу таксономической структуры МФБ образуют три порядка, в которых количество видов существенно превышает среднее число видов в этом таксоне (3,7). В видовом отношении лидирует *Ceramiales* (43 % общего числа обнаруженных видов). Среднее число видов в семействе

составляет 3,1. Высоким видовым разнообразием отличается *Rhodomelaceae*, за ним следуют *Ceramiales*, *Cladophorales* и *Ulvales*. Относительное число видов в этих семействах составляет 67 % видового разнообразия фитоценозов исследованных участков залива. Среднее число видов в роде — 1,9. Особенностью родовой структуры альгофлоры является высокое видовое обилие *Cladophora* Küt., *Enteromorpha* Link — из *Chlorophyta*; *Ceramium* Roth, *Polysiphonia* Grev. — из *Rhodophyta*. Такие рода объединяют 45 % общего числа обнаруженных видов.

Большинство порядков, семейств и родов в МФБ залива относятся к монотипическим. В составе *Chlorophyta* только *Cladophorales* и *Ulvales* включают по 7 видов, по одному семейству и по два рода. У *Phaeophyta* *Sphacelariales* состоит из двух семейств, а остальные порядки — из одного. Из всех семейств бурых водорослей только *Ectocarpaceae* представлен двумя родами. За исключением *Cystoseira* C. Agardh (2 вида), все рода *Phaeophyta* залива — моновидовые. Из общего числа порядков *Rhodophyta* *Ceramiales* характеризуется относительно высоким разнообразием семейств (3), а сем. *Rhodomelaceae* — родов (5).

Полученные данные свидетельствуют о том, что таксономическая структура *Phaeophyta* наиболее упрощенная, а *Rhodophyta* — самая сложная среди отделов. *Rhodophyta* занимает ведущее положение в альгофлоре залива по количеству видов и числу таксонов более высокого ранга.

Встречаемость видов макроводорослей. С учетом величины коэффициента встречаемости видов макроводоросли, обитающие в псевдо- и сублиторали залива, можно разделить на такие группы, как постоянная ($R > 50 \%$), добавочная ($R = 25-50 \%$) и случайная ($R < 25 \%$) с существенным преобладанием последней (52 % общего числа видов). Второе место занимают постоянные виды. Анализ распределения видов по классам постоянства (Миркин, Розенберг, 1989) показал, что в составе сообществ макроводорослей летом преобладают виды первого класса с низким показателем встречаемости ($R = 1-20 \%$) и крайне незначительно участие видов (4 %) наивысшего пятого класса ($R = 81-100 \%$). Эти данные, а также рассчитанные на их основе индексы гомотонности ($J_1 = 0,7$ и $J_2 = 1,4$) свидетельствуют о выраженной гетерогенности структуры фитоценона изученной части Каркинитского залива.

Сравнительный анализ флористической и таксономической структуры фитоценозов псевдо- и сублиторали залива. Флористическая структура сообществ макроводорослей псевдо- и сублиторали залива не всегда идентична друг другу. В частности, это проявляется на уровне видового разнообразия и количественного распределения водорослей по отделам. Общее число видов в псевдолиторали (39) почти вдвое выше, чем в сублиторали. Видовое разнообразие *Phaeophyta* и *Chlorophyta* в условиях мелководья больше, соответственно, в 3 и 6 раз. Разница в числе видов *Rhodophyta* не столь существенна (1, 2 раза), но все же с преобладанием сообществ псевдолиторального пояса.

Значения коэффициента флористического сходства у *Chlorophyta* ($K_j = 0 \%$) и *Phaeophyta* ($K_j = 17 \%$) в псевдо- и сублиторали залива сви-

детельствуют об отсутствии общих видов у первых и малом количестве их у вторых. Видовая структура *Rhodophyta* меньше зависит от условий обитания на разных горизонтах, оставаясь сходной на 48 %.

В целом, в составе фитоценозов обоих поясов произрастает лишь треть одинаковых видов.

Сопоставление таксономического состава фитоценозов псевдо- и сублиторали исследованной части залива показало его более высокое разнообразие на мелководье (рис. 1).

В псевдолиторальном поясе обитают водоросли 39 видов, распределенных между 18 родами, 14 семействами и 11 порядками. В сублиторали меньше не только видов, но и надвидовых таксонов. Такое различие особенно характерно для структуры *Phaeophyta*, который в условиях глубоководья представлен единственным видом.

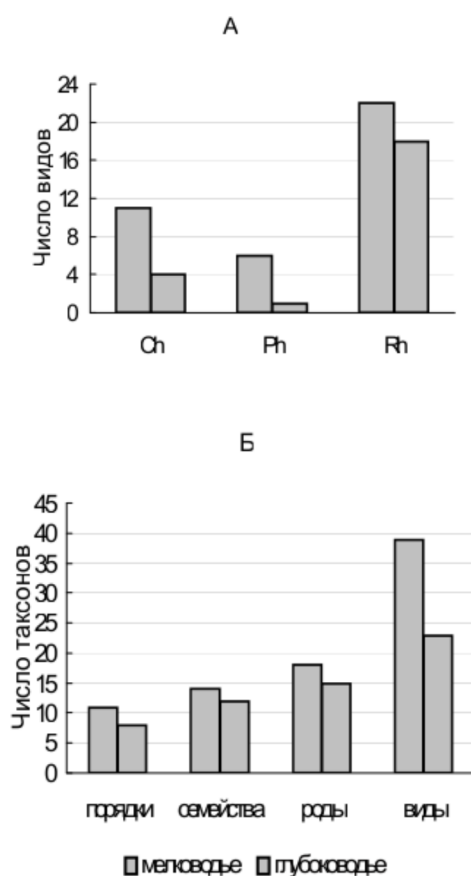


Рис. 1. Флористическая структура макроводорослей (А) и распределение их таксонов (Б) на мелководье и глубоководье Каркинитского залива

Сходство фитоценозов псевдо- и сублиторального поясов проявляется в количественном превосходстве *Rhodophyta* по всем компонентам таксономического состава, одинаковом соотношении порядков, семейств и родов у *Chlorophyta*. Степень качественного сходства надвидовых таксонов увеличивается в ряду *Phaeophyta* — *Chlorophyta* — *Rhodophyta*. Таксономическая структура красных водорослей в сообществах разных поясов проявляет высокое сходство, особенно на уровне семейств ($K_j = 75\%$) и порядков ($K_j = 67\%$).

Пространственная динамика структуры фитоценозов залива. Структура фитосистемы исследованной части залива подвержена изменениям по районам в пределах псевдолиторали и на разной глубине в сублиторали. Эта структура не всегда сходна даже в пределах одного и того же геоморфологического элемента, каковым является Бакальская коса.

Общее число видов на станциях в псевдолиторали варьирует в широких пределах: от 17 в акватории пос. Межводное до 31 в прибрежье косы. Этот же показатель в прибрежье пос. Портовое превосходит выявленный минимум лишь на два таксона. Диапазон изменчивости числа родов ниже (6), чем видов с максимумом в фитосистеме косы и минимумом в акватории обоих поселков.

Таблица 1

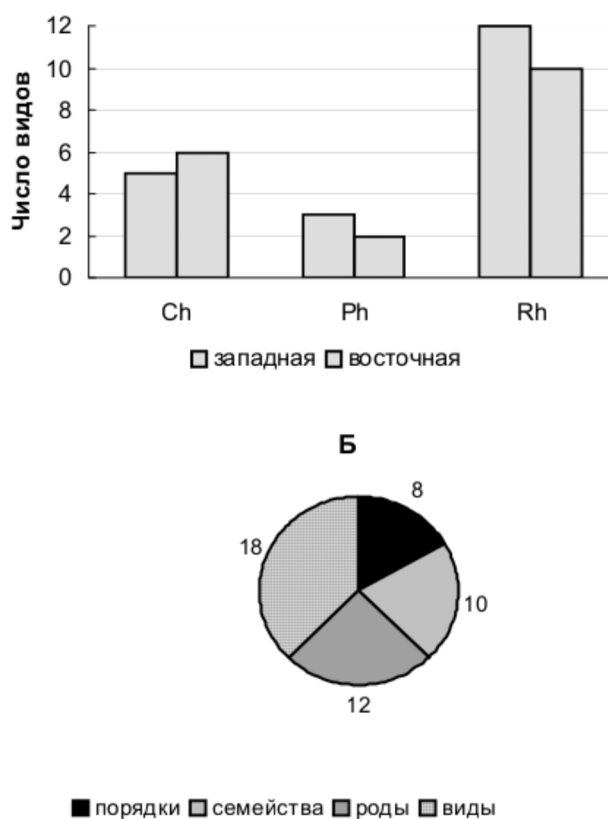
Изменчивость таксономической структуры макрофитобентоса псевдолиторали Каркинитского залива

Таксон	$N_{\text{макс}} - N_{\text{мин}}$	Диапазон вариабель- ности	$N_{\text{сред}}$	Доверит. ин- тервал	Коэффици- ент вариа- ции, %	Характер (балл вариабельности)
<i>Chlorophyta</i>						
Виды	3 - 6	3	4,8	1,2	26	«Верхняя» нор- ма (3 б.)
Рода	2 - 3	1	2,5	0,6	23	«Нижняя» нор- ма (2 б.)
Семейства	1 - 3	2	2,0	0,8	41	«Верхняя» нор- ма (3 б.)
Порядки	1 - 3	2	2,0	0,8	41	“ — “
<i>Phaeophyta</i>						
Виды	2 - 3	1	2,5	0,6	23	«Нижняя» нор- ма (2 б.)
Рода	2	0	2,0	0	0	“ — “
Семейства	2 - 4	2	2,8	0,9	35	«Верхняя» нор- ма (3 б.)
Порядки	2	0	2,0	0	0	“ — “
<i>Rhodophyta</i>						
Виды	9 - 14	5	11,8	2,2	20	«Нижняя» нор- ма (2 б.)
Рода	6 - 9	3	7,5	1,3	17	“ — “
Семейства	5 - 6	1	5,3	0,5	10	“ — “
Порядки	3 - 5	2	3,5	1,0	29	«Верхняя» нор- ма (3 б.)
Общее число						
Видов	17 - 20	3	18,5	1,3	7	«Нижняя» нор- ма (2 б.)
Родов	11 - 13	2	12,0	0,8	7	“ — “
Семейств	8 - 11	3	9,8	1,2	13	“ — “
Порядков	6 - 10	4	7,5	1,7	23	“ — “

На сообщество Бакальской косы приходится наибольшее количество порядков и семейств, тогда как на прилегающей к ней акватории зафиксирован их минимум. Среднее число видов в сообществе псевдолиторали составляет $18,5 \pm 1,3$. Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что таксономическая структура псевдолиторального фитоценона в целом и каждого из отделов макроводорослей варьирует в пределах «нормы» и оценивается 2-3 баллами (см. табл. 1).

Общее число видов и надвидовых таксонов по своей изменчивости соответствуют «нижненормальным» биологическим показателям. Тем не менее, у каждого из отделов своя степень пространственного постоянства таксономической структуры. Среди них наименее константной выглядит структура *Chlorophyta*, у которой изменчивость числа семейств и порядков обуславливает самый высокий коэффициент вариации.

Рис. 2. Флористический состав макроводорослей и распределение их таксонов в псевдолиторали Бакальской косы: А — с восточной стороны, Б — с западной



В таксономической структуре *Phaeophyta* число родов и порядков не зависит от принадлежности сообщества к тому или иному району ($C = 0\%$), а у *Rhodophyta* малозависимым от условий обитания в псевдолиторали является количество всех надвидовых таксонов. Сопоставление изменчивости таксономической структуры каждого из отделов показало, что самый большой диапазон динамики числа видов и порядков — у *Chlorophyta* и *Rhodophyta*, родов — у *Rhodophyta*, семейств — у *Chlorophyta* и *Phaeophyta* (рис. 2).

В прибрежных фитоценозах косы, по сравнению с таковыми в других районах, все отделы представлены наибольшим числом таксонов

каждого ранга. У бурых и красных водорослей псевдолиторали обоих поселков таксономическая структура отделов почти не отличается. В состав зеленых водорослей косы входит в 2–3 раза больше видов, чем на соседних акваториях. Разница в числе остальных таксонов у *Chlorophyta* каждого из районов не столь велика (1–2 таксона), но и она в пользу фитосистемы косы.

Анализ флористического состава фитосистемы псевдолиторали залива с применением коэффициента сходства Жаккара позволяет выявить степень их идентичности. Наиболее высокие значения этого коэффициента (45 и 43 %) проявляются при попарном сопоставлении сообществ косы и Портового, косы и Межводного. Минимум сходства приходится на фитосистемы обоих поселков. Эти районы не только территориально отдалены друг от друга, но и отличаются экологической обстановкой (влияние сбросов пресной воды с рисовых чеков, преобладание подвижных грунтов в прибрежье Портового). Каждый из трех отделов в этих точках если и проявляет видовое сходство, то в малой степени. Чуть выше величины коэффициента сходства у видовых комплексов *Chlorophyta* и *Phaeophyta* косы и Межводного, а *Rhodophyta* – косы и Портового.

Таким образом, на исследованных участках псевдолиторального пояса залива среди отделов самые низкие показатели флористического сходства у *Chlorophyta* ($K_j = 14–25\%$), что свидетельствует о наличии выраженной зависимости его видов от условий обитания. Сходство видового комплекса бурых водорослей и особенно красных в разных районах выше.

В псевдолиторали Бакальской косы произрастают 30 видов водорослей из 17 родов, 14 семейств, 11 порядков отделов зеленых, бурых и красных водорослей. О степени их разнообразия свидетельствует тот факт, что число видов и родов превышает 60 %, а семейств и порядков – 80 % таковых в летнем МФБ залива. Качественные и количественные различия в той или иной степени характерны для таксономической структуры фитоценозов на разных сторонах Бакальской косы. Разница в общем числе видов, родов и семейств невелика (1–2 таксона) и с небольшим преимуществом у фитоценозов западной стороны. Количество порядков в данном случае вообще не зависит от приуроченности фитосистемы к той или иной стороне косы. Иная картина складывается после качественного анализа структуры сообществ по разные стороны косы. Так, видовая структура в целом и каждого из отделов совпадает менее чем на треть ($K_j = 25–29\%$). Качественное сходство повышается на уровне родов, семейств (40 и 44 %) и особенно порядков (60 %). Из общего числа видов, обитающих на мелководье косы, только 8 (27 %) в равной степени характерны для сообществ ее обеих сторон. К ним относятся *Enteromorpha intestinalis* Link., *E. maeotica* Proshk.-Lavr. (22 % видов *Chlorophyta*), *Cladostephus spongiosus* C. Agardh (25 % видов *Phaeophyta*), *Ceramium diaphanum* (Lighthf.) Roth, *Phyllophora crispa* Huds., *Polysiphonia subulifera* (C. Agardh) Harv., *Fosliella farinosa* (J.V. Lamour.)

(Howe) и *Chondria capillaris* (Huds.) M.J. Wynne (29 % видов *Rhodophyta*). Число видов, приуроченных в своем обитании только к западной стороне (12), на три таксона выше, чем на противоположной.

Сопоставление флористической структуры фитоценозов обеих сторон косы с таковыми на сопредельном мелководье показало совпадение трети или чуть больше видов в акватории Межводного и западной стороны, Портового и каждой из сторон косы. Сходство флористической структуры более выражено в сообществах макроводорослей, обитающих по одну сторону от продольной оси косы. В фитоценозах, разно ориентированных по отношению к этой оси, сходных видов мало ($K_j = 17$ %).

Рассмотрим особенности батиметрической изменчивости макрофитобентоса верхнего горизонта сублиторали Каркинитского залива. Здесь МФБ представлен 23 видами (49 % обнаруженных в заливе видов водорослей) 15 родов, 10 семейств и 8 порядков отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta*. Представители последнего отдела, как и на мелководье, доминируют, а число их видов, родов, семейств и порядков составляет, соответственно, 78, 44, 60 и 50 % числа каждого из таксонов, формирующих летнюю структуру МФБ верхней сублиторали залива. Второе место занимают *Chlorophyta* (17 % видов, 27 % родов, 30 % семейств и 38 % порядков). *Phaeophyta* представлены фрагментами слоевища *C. barbata* C. Agardh лишь на глубине 4 м. Из морских трав здесь обитают два вида zostеры и один вид занникелии.

Встречаемость видов макроводорослей на разной глубине варьирует от 20 до 80 % с максимумом лишь у двух видов (*Fosliella farinosa*, *Chondria capillaris*). На основе значений коэффициента встречаемости виды водорослей можно распределить между такими группами, как постоянные, добавочные и случайные с преимуществом последних (48 %), что ранее было описано для псевдолиторальных фитоценозов. Количество добавочных видов составляет 30 %, постоянных — 22 %. Малочисленность постоянного компонента видовой структуры в сублиторали, как и в псевдолиторали, свидетельствует о зависимости ее от глубины произрастания водорослей. Характер распределения водорослей сублиторали залива по классам постоянства, при котором лидируют представители первых двух с невысоким значением коэффициента R (1–40 %), а также величины индексов гомотонности ($J_1 = 0,2$ и $J_2 = 0,7$), свидетельствуют о выраженной батиметрической гетерогенности фитоценоза в целом.

Виды с низким показателем встречаемости (20 и 40 %) среди *Chlorophyta* и *Rhodophyta* составляют чуть более 70 %. В сублиторальных фитоценозах среди морских трав 100 %-ной встречаемостью отличается *Zostera marina* Linn. Близкородственный вид *Z. noltii* Hornem. отсутствует на глубине 5 м, где, в свою очередь, обитает *Zannichelia majoris* Linn. Следовательно, большая часть видов трав (67 %), в отличие от водорослей, входит в группу постоянных компонентов МФБ, а их общая встречаемость достигает 100 %.

Chlorophyta обнаружены на всех глубинах, кроме 3 м. Встречаемость его на станциях вертикального разреза составляет 80 %. Общее число

видов зеленых водорослей изменяется от 1 (глубина 4 и 5 м) до 3 (глубина 2 м). Отдел *Rhodophyta*, подобно морским травам, имеет высокие показатели встречаемости, однако у отдельно взятых видов они ниже (20–80 %). Основная часть красных водорослей залива сосредоточена на глубине 2 и 4 м (по 12 видов). Минимум их видового разнообразия приходится на самую большую для данного разреза глубину. Невысокое развитие красных водорослей отмечено и на малой глубине.

Оценка флористического сходства фитоценозов на разных горизонтах с применением коэффициента Жаккара показала, что лишь пятая часть видов является для них общей. На 10–18 % выше число таких же видов в сообществах первых трех горизонтов. В целом, флористическое различие увеличивается с возрастанием глубины обитания. Особенно разнородным выглядит видовой комплекс *Chlorophyta*. Если на глубине 1 и 2 м доля общих видов среди зеленых водорослей составляет 67 %, то на крайних глубинах (1 и 5 м) она достигает 50 %. В остальных случаях флористическая обособленность составляет 100 %. Для красных водорослей характерно совпадение видовой структуры в среднем на треть только в фитоценозах на глубине 1–3 м. В остальном, чем сильнее сообщества разобщены по вертикали, тем ниже степень сходства их *Rhodophyta*.

В табл. 2 представлены характер и степень батиметрической изменчивости таксономической структуры сублиторальных фитоценозов.

Таблица 2

Пространственная динамика таксономической структуры МФБ сублиторали Каркинитского залива

Таксон	$N_{\text{мин}} - N_{\text{макс}}$	Вариабельность	$N_{\text{сред}}$	Доверит. интервал	Коэффициент вариации, %	Характер (балл вариабельности)
<i>Chlorophyta</i>						
Виды	0–4	4	1,2	0,8	106	Аномальная (7)
Рода	0–4	4	1,2	0,8	106	“ — “
Семейства	0–3	3	1,1	0,7	95	Очень большая (6)
Порядки	0–3	3	1,1	0,7	95	“ — “
<i>Rhodophyta</i>						
Виды	1–10	9	5,7	1,9	52	Значительная (4)
Рода	1–7	6	4,4	1,3	44	Верхняя норма (3)
Семейства	1–5	4	3,0	0,9	44	“ — “
Порядки	1–4	3	2,2	0,6	44	“ — “
Общее число						
Видов	1–14	13	7,0	2,6	58	Значительная (4)
Родов	1–11	10	5,8	2,0	54	“ — “
Семейств	1–8	7	4,2	1,4	53	“ — “
Порядков	1–7	6	3,4	1,2	55	“ — “

Общее видовое разнообразие и количество надвидовых таксонов подвержено значительной изменчивости, оцениваемой в 4 балла. Видовое разнообразие *Rhodophyta* изменяется с глубиной в такой же степени, тогда как вариабельность остальных элементов таксономической структуры отдела соответствует «верхней» норме, или 3 баллам. Пространственная гетерогенность такой структуры в наибольшей степени проявляется у *Chlorophyta*. У этого компонента сублиторальной флоры залива разнообразие таксонов, независимо от ранга, подвержено аномально высокой (у видов и родов) или очень большой (у семейств и порядков) вариабельности.

Сопоставление характера пространственной динамики сообществ псевдо- и сублиторали выявило ее большую выраженность у второго типа альгоценозов в целом и их *Chlorophyta* в частности. Сходство динамики проявляется лишь на уровне надвидовых таксонов *Rhodophyta*, которые варьируют в рамках «нормы» (3 балла).

В целом, таксономическая структура в условиях сублиторали более вариабельная, чем в псевдолиторали.

Экологический состав фитоценозов псевдо- и сублиторали залива и его изменчивость. Экологическая структура МФБ исследованной части Каркинитского залива сформирована почти всеми группами, известными для бентали Черного моря, среди которых базовыми являются только четыре: морская (26 видов, 55 % общего числа видов), ведущая (22 вида, 47 %), однолетняя (26 видов, 55 %) и олигосапробная (24 вида, 51 %). Вторую позицию по абсолютному и относительному числу видов занимают солоноватоводно-морские, редкие, многолетние и мезосапробные водоросли. Доля других групп незначительна (9–19 %).

Экологические спектры отделов макроводорослей не всегда аналогичны. Так, среди *Chlorophyta* господствуют солоноватоводно-морские, редкие, однолетние и мезосапробные виды и отсутствуют сезонники. С *Rhodophyta* этот отдел сближает только наличие в качестве лидеров однолетников. Для *Chlorophyta* характерны равная видовая насыщенность ведущей и сопутствующей групп, почти равная — поли- и олигосапробной групп. Экологические спектры *Phaeophyta* и *Rhodophyta* более сходны между собой, что прежде всего выражается в одинаково высоком развитии морских, ведущих и олигосапробных видов. Вместе с тем спектр *Rhodophyta* состоит из полного набора экологических групп, а спектр *Phaeophyta* сужен за счет отсутствия солоноватоводной, однолетней и полисапробной групп. У бурых водорослей отмечена почти одинаковая видовая насыщенность редкой и сопутствующей групп.

В табл. 3 представлены данные об экологической структуре фитоценозов псевдолиторали залива (табл. 3).

Из них следует, что по большинству структурных элементов сообщество Бакальской косы выступает лидером, а Межводного — аутсайдером. Сообщество пос. Портового напоминает лидирующий фитоценоз уровнем видового обилия солоноватоводно-морской, сезонной и полисапробной групп, а пос. Межводного — ведущей и многолетней.

Таблица 3

Экологическая структура МФБ псевдо- и сублиторали Каркинитского залива

Экологическая группа	пос. Меж-водное		Бакальская коса						пос. Порто-вое		Глубоководье залива	
			Западная сторона		Восточная сторона		В целом					
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Солоноватоводная	1	6	3	15	1	6	3	10	-		1	4
Солоноватоводно-морская	5	29	6	30	6	35	10	35	9	47	7	31
Морская	11	65	11	55	10	59	16	55	10	53	15	65
Редкая	2	12	5	25	8	47	11	38	4	21	6	26
Сопутствующая	1	6	4	20	1	6	4	14	3	16	5	22
Ведущая	14	82	11	55	8	47	14	48	12	63	12	52
Однолетняя	7	41	11	55	12	71	17	59	13	68	12	55
Много-летняя	9	53	7	35	3	18	8	27	3	16	6	27
Сезонная	1	6	2	10	2	11	4	14	3	16	4	18
Полиса-пробная	2	12	4	20	2	11	5	18	4	21	2	3
Мезоса-пробная	6	35	6	30	4	24	8	27	4	21	8	35
Олигоса-пробная	9	53	10	50	11	65	16	55	11	58	13	56
Обозначения. 1 – количество видов, ед.; 2 – в процентах.												

Обозначения. 1 – количество видов, ед.; 2 – в процентах.

К западу от продольной оси Бакальской косы больше ведущих, солоноватоводных, многолетних и мезосапробных видов, а к востоку – солоноватоводно-морских, редких, однолетних, сезонных и олигосапробных. В равной или близкой к ней степени по обеим сторонам косы представлены полисапробионты, морская и сопутствующая группы.

На всех исследованных участках мелководья в группу лидеров из *Chlorophyta* входят солоноватоводно-морские и однолетние виды. Видовые комплексы этого отдела в прибрежье Бакальской косы и пос. Портового сближает господство редких, поселков Межводного и Портового – ведущих и полисапробных, пос. Межводного и косы – мезосапробных видов. Сообщества псевдолиторали сопоставимы с таковыми в сублиторали залива по признаку преимущественного развития среди зеленых водорослей солоноватоводно-морских, однолетних и мезосапробных видов. Среди зеленых водорослей по числу видов выделяется группа редких водорослей, обитающих на восточной стороне косы и на мелководье пос. Портового, то есть в заповедной части залива. Спектр

экологических групп *Chlorophyta* в псевдолиторальных сообществах сокращен на три или пять групп, что особенно выражено в акватории Портового. Для сообщества Бакальской косы и пос. Портового не характерны морские, многолетние и сезонные виды зеленых водорослей. Кроме того, альгоценоз пос. Портового отличается равным развитием всех групп встречаемости, а пос. Межводного — мезо- и полисапробионтов, а также отсутствием в общем составе олигосапробионтов.

Состав экологических групп, лидирующих среди *Phaeophyta*, качественно почти не зависит от района обитания. Среди них обязательно присутствуют морские, ведущие, многолетние и олигосапробные виды. Следовательно, сходство групп, массово развивающихся среди бурых водорослей разных участков псевдолиторали, выше, чем у зеленых. Однако и здесь экологический спектр урезан на три-четыре группы с максимумом в том же районе, что и у *Chlorophyta* (пос. Портовое). Спектр *Phaeophyta* на каждом из исследованных участков отличается отсутствием полисапробионтов. Кроме того, исключительно в акватории поселков Межводного и Портового среди бурых водорослей нет солоноватоводных, а Бакальской косы и пос. Портового — однолетних растений. В целом, *Phaeophyta* акватории Портового характеризуются большим разнообразием состава лидирующих групп, поскольку из галобных групп к ним помимо солоноватоводно-морских растений присоединяются морские, а среди групп встречаемости равное и преимущественное развитие получают ведущие и сопутствующие, к многолетникам примыкают сезонные компоненты флоры. Одинаково развиты и такие сапробные группы, как мезо- и олигосапробная.

У *Rhodophyta* состав групп с высоким видовым разнообразием мало зависит от района произрастания водорослей. На каждой станции сообщества донных растений преимущественно представлены морскими, ведущими, однолетними и олигосапробными видами. Отсюда следует, что степень сходства экологических спектров в разных районах увеличивается от *Chlorophyta* до *Rhodophyta*. Более того, в сообществах двух из трех исследованных участков мелководья залива экологический спектр красных водорослей полный по составу или близок к таковому. В прибрежье пос. Межводного среди багрянок нет солоноватоводных, сопутствующих и полисапробных видов.

Экологические спектры МФБ по обеим сторонам Бакальской косы проявляют как сходство, так и некоторое различие. На западной стороне, подверженной активному воздействию штормовой волны открытого моря, гораздо выше видовая насыщенность более половины экологических групп. На восточной стороне косы, расположенной ближе к заповеднику, почти вдвое разнообразнее представлена группа редких видов. На фоне такого различия в спектрах почти у половины групп отмечено равное или близкое к таковому развитие по обеим сторонам косы. То есть условия мелководья косы в целом являются благоприятными для развития таких основных групп, как морская, солоноватоводно-морская, однолетняя, сезонная и олигосапробная.

Экологическая структура летнего МФБ сублиторали Каркинитского залива подвержена батиметрической изменчивости, которая выражается в разных показателях встречаемости представителей тех или иных групп, в степени полночленности спектров, в составе лидеров, а также в характере изменения с глубиной абсолютного и относительного числа видов в группах.

Показатель встречаемости видов в разных группах варьирует от 20 до 100 % с минимумом у солоноватоводной группы, обнаруженной только на глубине 4 м, и с максимумом у морской, ведущей, однолетней, олигосапробной и редкой групп. Вторую позицию по частоте встречаемости на станциях вертикального разреза занимают виды солоноватоводно-морской, сопутствующей и мезосапробной групп. Представленность групп, неизменно входящих в состав экологического спектра МФБ на каждом горизонте, велико (по 50 %), что свидетельствует о более выраженном однообразии экологической структуры по сравнению с таксономической.

Большинство групп с максимально высоким показателем встречаемости в альгоценозах сублиторали одновременно являются лидерами экологических спектров. Экологическую структуру на любом горизонте объединяет господство ведущей, морской, чаще однолетней и олигосапробной групп. Батиметрическая специфика состава лидеров проявляется лишь в том, что на небольшой глубине равное с ведущими видами развитие получают редкие и сопутствующие виды, а на глубине 3 м вместо однолетних видов превалируют сезонные. В целом, перечень групп, доминирующих в общей структуре, с увеличением глубины меняется незначительно.

На любом из исследованных горизонтов нет спектра, который бы включал весь набор экогрупп. Как правило, эта разница составляет одну-три группы. К ним относятся солоноватоводная (все глубины, кроме 4 м), полисапробная (3 и 4 м), сезонная (1 и 5 м), солоноватоводно-морская (3 м) и мезосапробная (1 м). В целом, МФБ на глубине 2 и 4 м полночленный по составу, тогда как в других случаях в нем недостает 25 % общего числа слагающих его групп.

Отмечено несовпадение пиков абсолютного и относительного числа видов в группах на разной глубине. Так, на глубине 2 м выявлено самое высокое видовое богатство в солоноватоводно-морской, сопутствующей, ведущей, однолетней и полисапробной группах, однако доля видов этих групп в соответствующих альгоценозах не обязательно наибольшая. Число видов в морской группе на глубине 3 м составляет 100 %, а среди однолетников на глубине 1 м — 83 % против 57 и 67 % на глубине 2 м. Сообщество макроводорослей на глубине 3 м отличается от таковых на других горизонтах только самым большим количеством видов с кратким сроком развития, а на глубине 4 м — морских, редких, мезо- и олигосапробных. В последнем случае число видов в ведущей группе такое же высокое, как и на глубине 2 м. Как правило, здесь наблюдается сочетание максимумов абсолютного и относительного числа видов в группах.

На сообщества, обитающие на глубине 1 и 5 м, приходится минимум абсолютного числа видов во многих группах. Значения коэффициента корреляции между батиметрическими изменениями абсолютного и относительного видового обилия варьируют в широких пределах (0,32–0,95) с максимумом у сезонных видов и минимумом у ведущих. Сильная положительная связь между анализируемыми показателями характерна для видов сопутствующей, поли- и мезосапробной групп (0,82–0,87). У олигосапробионтов эта связь очень слабая и отрицательная.

В большинстве случаев доля видов в группах колеблется в пределах «верхней» и «нижней» нормы. Вариабельность данного показателя изменяется от нормальной до большой и аномально высокой в ряду: морская → олигосапробная → редкая → ведущая → однолетняя → многолетняя → остальные группы. Абсолютное число видов в семи из одиннадцати групп подвержено выраженной батиметрической изменчивости в 4–7 баллов. Совпадение характера и степени вариабельности доли и абсолютного числа видов происходит только в трех группах: солоноватоводно-морской, многолетней и ведущей.

Фитомасса летнего МФБ сублиторали залива и ее батиметрическая изменчивость. Количественные пробы, взятые на разной глубине, свидетельствуют о том, что общая фитомасса макроводорослей варьирует по горизонтам в широких пределах: от 41 г·м⁻² на глубине 4 м до 4713 г·м⁻² на глубине 4 м (табл. 4).

Таблица 4

Фитомасса макрофитов сублиторали залива и ее батиметрическая изменчивость

Показатель	Глубина, м							
	1		3		4		5	
	г·м ⁻²	%	г·м ⁻²	%	г·м ⁻²	%	г·м ⁻²	%
Фитомасса <i>Chlorophyta</i>	70,0	64,4	-	-	0,12	0,3	0,12	0,002
Фитомасса <i>Phaeophyta</i>	-	-	-	-	5,00	12,3	-	-
Фитомасса <i>Rhodophyta</i>	38,7	35,6	80,2	100	35,5	87,4	4712,5	99,99
Фитомасса ценоза	108,7		80,2		40,62		4712,62	
Доминант	<i>Cladophora vadorum</i> (Aresch.) Kütz.		<i>Polysiphonia opaca</i> (C. Agardh) Zanardini		<i>Polysiphonia subulifera</i>		<i>Phyllophora crispa</i>	
Содоминант	<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillwyn) Kütz., <i>Polysiphonia brodiaei</i> (Dillwyn) Spreng.		<i>Laurencia obtusa</i> (Huds.) Lamour.		-		-	

Максимум фитомассы обеспечен за счет *Phyllophora crispa* (99 % фитомассы фитоценоза). На глубине 3 и 5 м по фитомассе лидируют представители *Rhodophyta*, а на глубине 1 м — *Chlorophyta*. Фитомасса зеленых водорослей на глубине снижается, а красных — изменяется в колебательном режиме. Единственный представитель *Phaeophyta* — *C. barbata*, обнаруженный на глубине 4 м, продуцировал 14 % фитомассы МФБ сублиторали. В целом, суммарная фитомасса отделов характеризуется непостоянством величин на разной глубине.

В группу доминирующих по фитомассе водорослей входят 4 вида из *Chlorophyta* и *Rhodophyta* с преобладанием последних. Лидерами летнего МФБ сублиторали являются *Ph. crispa* (5 м), *P. subulifera* (4 м), *P. opaca* (3 м) и *C. vadorum* (1 м). Их фитомасса составляет 46–99 %. Сопряженные с доминантами виды-содоминанты выявлены только в альгоценозах на глубине 1 и 3 м. К ним относятся *L. obtusa*, *P. brodiaei* и *Ch. aërea*. Все доминанты представлены облигатными видами, а господствующими среди них являются виды рода *Polysiphonia*.

Заключение

В псевдо- и сублиторали Каркинитского залива обнаружены 47 видов макроводорослей из 26 родов, 16 семейств, 13 порядков из отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta*, а также 5 видов морских трав. *Rhodophyta* занимает ведущее положение в альгофлоре залива как по количеству видов и по числу таксонов более высокого ранга.

В составе фитоценозов псевдо- и сублиторали залива обнаружена треть одинаковых видов. Сходство этих сообществ проявляется в превосходстве *Rhodophyta* по всем компонентам таксономического состава, одинаковом соотношении надвидовых таксонов у *Chlorophyta*. Качественное совпадение надвидовых таксонов увеличивается в ряду *Phaeophyta* — *Chlorophyta* — *Rhodophyta*, а видовых — *Chlorophyta* — *Phaeophyta* — *Rhodophyta*.

Таксономическая структура фитоценозов сублиторали вариабельнее, чем в псевдолиторали. Среди отделов у *Chlorophyta* псевдолиторали самые низкие показатели флористического сходства.

Структуры фитоценозов на западной и восточной сторонах Бакальской косы имеют качественные различия, более выраженные, чем количественные.

Показатель встречаемости видов водорослей на разной глубине варьирует в широких пределах. Малочисленность постоянного компонента видовой структуры свидетельствует о ее батиметрической зависимости. Флористическое различие усиливается с увеличением глубины обитания. Базовыми группами экологической структуры МФБ залива являются морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная. Экологические спектры отделов макроводорослей не всегда аналогичны друг другу.

Лидером по большинству структурных элементов экологических спектров является сообщество Бакальской косы, а аутсайдером — пос.

Межводного. Степень сходства экологических спектров в разных районах увеличивается от *Chlorophyta* до *Rhodophyta*.

Экологические спектры МФБ по обеим сторонам Бакальской косы отличаются друг от друга. Условия мелководья косы благоприятны для развития морских, солоноватоводно-морских, однолетних, сезонных и олигосапробных видов. Экологическая структура МФБ сублиторали залива подвержена батиметрической изменчивости, которая выражается в разных показателях встречаемости представителей тех или иных групп, в степени полноты спектров, в составе лидеров, а также в характере изменения с глубиной абсолютного и относительного числа видов в группах.

Фитомасса альгоценозов по горизонтам варьирует в широких пределах. У зеленых водорослей этот показатель с увеличением глубины снижается, а у красных — изменяется в колебательном режиме.

Группа доминирующих по фитомассе водорослей состоит из *Chlorophyta* и *Rhodophyta* с преобладанием последнего. Все доминанты представлены облигатными видами. Содоминанты выявлены только на отдельных горизонтах.

Данные гидробиотических исследований, впервые полученные для фитоценозов Бакальской косы, поселков Межводное и Портовое, а также дополненные таковыми для сублиторали залива, дают представление о состоянии и динамике их МФБ в современных условиях. Эти результаты могут быть учтены при последующем изучении донных макрофитов Каркинитского залива.

- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. — М.: Мир, 1967. — 358 с.
- Дубина Д.П., Тимошенко П.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Фитосистемы кос и островов Азово-Черноморского региона Украины, состояние и задачи охраны // Укр. бот. журн. — 2006. — 63, № 1. — С. 3–12.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1990. — 296 с.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. — М.; Л.: Наука, 1967. — 397 с.
- Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — 248 с.
- Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К. Изменение видового состава и количественного распределения фитобентоса в Каркинитском заливе за период 1964–1986 гг. // Экол. моря. — 1993. — Вып. 43. — С. 98–105.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. — М.: Наука, 1989. — 223 с.
- Шадрин Н.В., Загородняя Ю.А., Неврова Е.Л. и др. Гидроэкологическая система Бакальской косы: проблемы изучения и сохранения уникального природного разнообразия — предварительное сообщение // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біол. Спец. вип.: Гідроекологія. — 2001. — С. 168–170.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. — 447 с.

Получена 28.05.09

Рекомендовала к печати Г.Г. Миничева

I.K. Evstigneeva, I.N. Tankovskaya

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Nakhimov Pr., 99011 Sevastopol, Crimea, Ukraine

SUMMER MACROPHYTOBENTHOS PSEUDO- AND SUBLITORAL OF BAKAL PLAIT AND NEIGHBOURING REGIONS OF KARKINITSKY GULF (BLACK SEA, UKRAINE)

The ecologo-taxonomical composition of the summer flora of pseudolitoral of Bakal Plait and neighbouring regions of Mezhdvudnoe and Portovoe settlements was investigated for the first time. Specific features of the development of phytocenoses in sublitoral of Karkinitzky Gulf were revealed. The flora contains 47 species of macroalgae from 26 genus, 16 families, 13 orders of the divisions *Chlorophyta*, *Phaeophyta* and *Rhodophyta*, and 5 species of sea grass. *Rhodophyta* takes the leading position in terms of the quantity of all taxons. Taxonomic structure in sublitoral is more variable than in pseudolitoral. Floristic distinction gets more strong on depth increment. The basic ecological groups of the gulf macrophytobenthos are the sea, single-year and oligosaprobe groups. Similarity of ecological spectra in different regions increases from *Chlorophyta* to *Rhodophyta*. Ecological structure of macrophytobenthos of sublitorale experiences a batimetric variability. Phytomass of algocenoses on various depths varies in wide limits. For the green algae it decreases on depth increment, whereas for the red algae it changes in oscillating manner.

Key words: Karkinitzky Gulf, Bakal Plait, pseudolitoral, sublitorale, macroalgae, ecologo-taxonomical composition.