

**БЕНТОСНЫЕ ВОДОРОСЛИ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ
«ПРИБРЕЖНЫЙ АКВАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС У МЫСА ЛУКУЛЛ»
И ИХ ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ¹**

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: ikevstigneeva@gmail.com

Аннотация: В статье представлены результаты изучения бентосной флоры памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Лукулл» (Чёрное море) в летний период 2020 г. Гидробиологическими исследованиями были охвачены такие ключевые участки охраняемой территории, как мысы Тюбек, Лукулл и Вай-Вай. В состав флоры памятника входят макроводоросли 61 вида Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Основу таксономического разнообразия флоры среди отделов составляют Rhodophyta, среди надвидовых таксонов — *Cladophora*, *Ulva*, *Polysiphonia*, *Ceramium* и соответствующие им семейства и порядки. Для горизонтального распределения макрофитобентоса от мыса Тюбек к мысу Вай-Вай характерно увеличение таксономического разнообразия фитоценоза и входящих в него красных водорослей, общего и среднего числа видов бурых водорослей, размаха вариации числа видов зеленых. Возрастают индекс Шеннона, разнообразие и доля видов с небольшой относительной фитомассой. Одновременно снижаются индекс Пиелу, средняя фитомасса и размах вариации показателя у фитоценоза и бурых водорослей, сокращается разнообразие групп, входящих в систему продукционного доминирования. Изменчивость видового состава и фитомассы по глубинам носит умеренный характер. При этом на каждом горизонте вариабельность видового состава ниже, чем фитомассы. Число видов Chlorophyta с глубиной снижается, у Ochrophyta батиметрические изменения показателя незначительные, у Rhodophyta проявляется выраженный минимум разнообразия видов на глубине 1 м и примерно одинаковый уровень его на остальных горизонтах. Средняя фитомасса Chlorophyta снижается с увеличением глубины, у Ochrophyta такая зависимость наблюдается, начиная с 3 м. У Rhodophyta в диапазоне глубин от 0,5 до 3 м средняя фитомасса находится примерно на одном уровне, а на глубине свыше 3 м увеличивается втрое.

Ключевые слова: макрофитобентос, видовое разнообразие, встречаемость, таксономический состав, фитомасса, памятник природы, Крым, Чёрное море.

Введение

Решение проблемы сохранения и восстановления биоразнообразия береговой зоны моря невозможно без составления прогнозов воздействия на неё при принятии различных управленческих решений [Горячкин и др., 2020]. В большинстве случаев прогнозы должны базироваться на результатах многолетних наблюдений, которые необходимы даже в тех районах, где биоразнообразие хорошо известно [Titlyanov et al., 2019]. Экологически важным компонентом морских экосистем являются макроводоросли. Однако долгосрочными исследованиями фиторазнообразия Чёрного моря, к сожалению, охвачены далеко не все участки побережья. К числу таковых относятся мысы Лукулл, Тюбек и Вай-Вай с прилегающей акваторией.

¹Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0).

Это уникальные объекты природного фонда, находящиеся в зоне взаимодействия моря и суши [Современное состояние ... , 2015]. Они принадлежат памятнику природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Лукулл», организованному в 1972 г. решением Крымского облисполкома от 22.02.1972 г. № 97. Постановлением Правительства г. Севастополя от 25.05.2015 г. № 417-ПП памятник был внесён в перечень особо охраняемых природных территорий регионального значения, расположенных в г. Севастополе [Прибрежный аквальный ... , 2010]. Он является полигоном для изучения гидрологических и геолого-морфологических процессов, а его экологическая ценность обусловлена высокой степенью сохранности морских биоценозов.

Гидрологический памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Лукулл» расположен в северо-восточной части г. Севастополя. Общая протяжённость береговой линии составляет 3448,6 м, а ширина акватории — 300 м. Площадь охраняемой территории достигает 128,6 га, из которой 88 % приходится на морскую часть [Прибрежный аквальный ... , 2010]. Восточная граница памятника природы совпадает с административной границей г. Севастополя, а южная проходит в 600 м от пляжа пос. Андреевка. Справа от мыса Лукулл находится мыс Тюбек, слева — мыс Вай-Вай. Побережье охраняемой территории представляет собой зону перехода морфоструктур горной области к морфоструктурам шельфа равнинно-платформенных областей. Здесь сосредоточено нагромождение плит и глыб конгломерата, образующих выступы дна и отдельные банки. Для мысов на глубине 0,5–5 м характерны ландшафты подводного склона с глыбово-валунным навалом и выходами коренных пород. На глубине 5–10 м зарегистрирован подводный береговой склон, сформированный грубообломочными отложениями с чередованием галечно-гравийных с битой ракушкой [Панкеева, Миронова, Пархоменко, 2021].

Гидролого-гидрохимические исследования прибрежной акватории г. Севастополя [Рябушко и др., 2020] выявили высокую обеспеченность среды кислородом, низкие значения БПК₅, окисляемости, концентрации минеральных форм азота и фосфора. Концентрации биогенов типичны для незагрязнённых прибрежных вод, что согласуется со значениями индекса эвтрофикации ($E-TRIX = 1,44-2,20$), позволяющими утверждать, что акватория обладает низким трофическим уровнем. Вместе с тем известно, что на побережье, от мыса Лукулл до мыса Сарыч, функционируют 35 выпусков сточных вод различной степени очистки, а русла рек, расположенных на охраняемых территориях, зачастую принимают стоки организованных и неорганизованных источников [Грузинов и др., 2019]. На основании данных более поздней гидролого-гидрохимической съёмки в августе 2020 г., сотрудниками Севастопольского отделения Государственного океанографического института им. Н. Н. Зубова в районе мыса Лукулл было зарегистрировано существенное превышение ПДК по БПК₅ [Дьяков и др., 2020]. Воды рек Бельбек и Кача отличались высоким уровнем загрязнения металлами и нефтепродуктами. Вероятной причиной нефтяного загрязнения являлся сброс льяльных вод морского транспорта. Очевидно, что дальнейшее наращивание объёмов загрязнения может негативно сказаться на качестве среды обитания гидробионтов.

Сведения о флористическом составе и продукционном потенциале охраняемой акватории крайне скудны, поскольку исследования макрофитобентоса памятника проводились редко и в основном датированы серединой прошлого века [Калугина, Куликова, Лачко, 1967]. Опубликованные позже работы в основном базировались на анализе первичных данных, полученных в этот период А. А. Калугиной-Гутник с соавторами [Калугина, Куликова, Лачко, 1967; Мильчакова, 2003; Мильчакова, Александров, Рябогина, 2019]. Относительно недавно появившийся научный справочник содержит только краткие сведения о фитоценозах и их доминантах на охраняемых акваториях [Морские охраняемые ... , 2015]. К настоящему времени состояние бентосных макроводорослей охраняемой акватории по-прежнему остаётся малоизученным, а данные

об изменчивости их сообществ в литературе отсутствуют, что делает актуальным и необходимым с практической и теоретической точек зрения исследование, целью которого стало изучение видового состава и таксономической структуры бентосных водорослей памятника природы, их продукционного потенциала (абсолютная и относительная биомасса) и батиметрической изменчивости в современных условиях. При выборе параметров исследуемых сообществ исходили из базового определения, что «...организация фитоценозов характеризуется их составом и структурой и представляет собой явление динамическое...» [Работнов, 1983]. В соответствии с разрабатываемыми методами инвентаризации и мониторинга на охраняемых природных территориях, знание об «...уровне видового разнообразия является базовым для других исследований» [Методы инвентаризации ... , 2021].

Материалы и методы

Отбор проб производили летом 2020 г. в акватории мысов Тюбек, Лукулл и Вай-Вай методом вертикальных гидрботанических трансект (разрезов), заложенных от границ буферной зоны памятника природы до нижней границы обитания бентосных макроводорослей. На рисунке 1 представлена схема расположения трансект в границах охраняемой акватории. Координаты трансект определяли при помощи портативного GPS-приёмника Oregon 650.

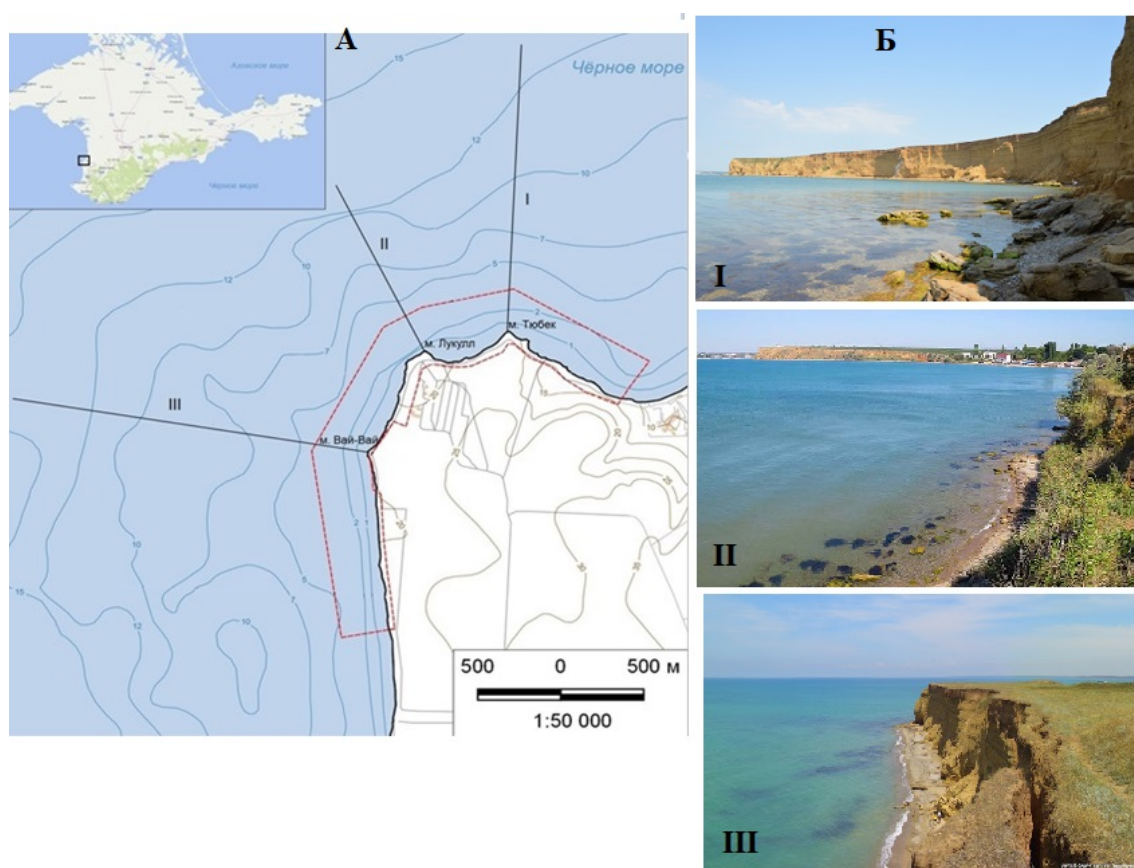


Рис. 1. Район исследования: А — гидрботанические трансекты и граница памятника природы [Панкеева, Миронова, 2021]; Б, I — мыс Тюбек (с. ш. 44°50.483', в. д. 033°33.642'), II — мыс Лукулл (с. ш. 44°50.411', в. д. 033°33.274'), III — мыс Вай-Вай (с. ш. 44°50.061', в. д. 033°32.996')

На глубинах 0,5, 1, 3, 5 и 10 м закладывали по четыре учётных рамки размером 25 x 25 см [Калугина, 1969; Калугина-Гутник, 1975]. С помощью водолазной техники на трансектах были собраны и обработаны 56 количественных и 20 качественных проб. Видовой состав макрофитобентоса определяли с учётом современных таксономических ревизий [Зинова, 1967; AlgaeBase, 1996]. Для сравнения флоры на разных глубинах и участках охраняемой акватории применяли коэффициенты общности видового состава по Жаккару (K_j , %) и встречаемости видов (R , %) [Миркин, Розенберг, Наумова, 1989]. На основе данных о встречаемости виды распределяли по группам: постоянные, добавочные, случайные [Дажо, 1975]. Выравненность видов по такому показателю обилия, как биомасса, оценивали с привлечением индексов Шеннона и Пиелу [Баканов, 2005; Wilm, 1968]. По индивидуальной фитомассе и с применением шкалы доминирования Е. Л. Любарского, базирующейся на сведениях об относительной фитомассе видов, определяли группы малозначимых и второстепенных видов, содоминантов, доминантов и абсолютных доминантов [Баканов, 2005].

Для выявления вариабельности анализируемых характеристик сообщества применяли такие показатели, как лимиты и размах вариации, вычисляли среднее значение с доверительным интервалом и коэффициент вариации (C_v , %). С учётом величины C_v оценивали степень изменчивости признаков по шкале Г. Н. Зайцева (верхне- и нижненормальная, значительная, большая, очень большая, аномально высокая) [Зайцев, 1990].

С помощью U-критерия Манна — Уитни проводили оценку статистической значимости различий среднего числа видов в двух несвязных выборках, учитывая, что распределение признаков в каждой выборке могло не соответствовать нормальному распределению. Значимость различий средней фитомассы оценивали с применением t-критерия Стьюдента [Кожевников, 2018].

Результаты и обсуждение

В ходе гидробиотических исследований в акватории памятника природы были обнаружены макроводоросли 61 вида, 42 родов, 22 семейств, 16 порядков, 4 классов отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och), Rhodophyta (Rh). 57 % видов приходилось на Rh, 25% — на Ch и остальные — на Och. Видовое соотношение отделов на исследованной акватории совпадало с подобным во всём Чёрном море и свидетельствовало о трёхкратном преимуществе Rh (1Ch : 1Och : 3Rh). Основу таксономического разнообразия составляло ограниченное число надвидовых таксонов, в подавляющем большинстве принадлежащих Ch и Rh.

Визуальные наблюдения и данные гидролого-гидрохимических исследований свидетельствуют о том, что условия обитания и функционирования водорослей на разных участках охраняемой акватории неравнозначны. Так, активизация оползневых процессов на участке от мыса Лукулл до мыса Тюбек, орографические и гидродинамические особенности в районе мыса Тюбек приводят к накоплению глинистых отложений, затрудняющих функционирование макроводорослей. Кроме того, на глубине ниже 5 м формируется слабонаклонная аккумулятивная равнина, сложенная песчаным грунтом, препятствующим закреплению пропагул водорослей. Около мыса Тюбек обрывы отступают от уреза воды, образуя песчано-галечные пляжи, активно посещаемые в период рекреации. Всё это могло сказаться на составе макрофитобентоса, его продукционном потенциале и распределении между горизонтами. В таблице 1 представлены результаты изучения видового состава макрофитобентоса и его вертикального распределения в акватории трёх мысов памятника природы.

Таблица 1

Видовой состав макрофитобентоса памятника природы
«Прибрежный аквальный комплекс у мыса Лукулл» и его вертикальное распределение

№	Таксон	Глубина, м														R, %
		0,5			1			3			5			10		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	2	3	
Chlorophyta																
1	<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) C. Agardh		+												+	14
2	<i>Chaetomorpha linum</i> (O. F. Müll.) Kütz.		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	86
3	<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kütz.					+					+					14
4	<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kütz.	+	+	+	+		+									36
5	<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz.	+	+	+	+	+	+		+		+		+	+	+	79
6	<i>Cladophora dalmatica</i> Kütz.										+	+	+	+	+	36
7	<i>Cladophora liniformis</i> Kütz.	+		+						+						21
8	<i>Cladophora sericea</i> (Huds.) Kütz.	+		+			+	+								29
9	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofm.- Bang ex C. Agardh) Børgesen			+	+			+		+	+	+			+	50
10	<i>Ulva torta</i> (Mertens) Trevisan	+	+	+	+	+	+									43
11	<i>Ulva intestinalis</i> L.	+	+	+												21
12	<i>Ulva linza</i> L.	+	+	+		+	+									36
13	<i>Ulva rigida</i> C. Agardh.	+		+		+	+	+								36
14	<i>Ulva kyllinii</i> (Bliding) H. S. Hayden et al.												+			7
15	<i>Ulvella viridis</i> (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly et B. Wysor														+	7
	Число видов Ch	8	7	10	4	6	7	4	2	3	4	4	4	3	6	
Ochrophyta																
16	<i>Cladostephus spongiosus</i> (Huds.) C. Agardh	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	86
17	<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) J. V. Lamour.		+			+										14
18	<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari et Guiry	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	93
19	<i>Feldmannia lebelii</i> (Aresch. ex P. Crouan et H. Crouan) Hamel.			+										+		14
20	<i>Gongolaria barbata</i> (Stackh.) Kuntze	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100

Продолжение на следующей странице...

№	Таксон	Глубина, м														R, %
		0,5			1			3			5			10		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	2	3	
21	<i>Litosiphon laminariae</i> (Lyngb.) Harvey														+	7
22	<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanard.												+			7
23	<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	93
24	<i>Stilophora tenella</i> (Esper) P. C. Silva								+							7
25	<i>Striaria attenuata</i> (Grev.) Grev.	+								+						14
26	<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) P. C. Silva													+	+	14
	Число видов Och	4	5	5	3	4	4	3	5	5	4	4	5	6	6	
Rhodophyta																
27	<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Nägeli			+												7
28	<i>Antithamnion cruciatum</i> (Agardh) Näg.	+	+						+	+		+		+		36
29	<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turn.) J. Agardh		+					+	+	+	+	+	+	+	+	64
30	<i>Callithamnion corymbosum</i> (J. E. Smith) Lyngb.			+					+				+		+	29
31	<i>Carradoriella denudata</i> (Dillwyn) Savoie et G. W. Saunders	+		+	+								+			29
32	<i>Carradoriella elongata</i> (Huds.) Savoie et G. W. Saunders														+	7
33	<i>Ceramium virgatum</i> Roth	+	+	+		+	+		+	+						50
34	<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightf.) Roth	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	93
35	<i>Ceramium ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluzeau	+	+	+		+			+							36
36	<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodw.) C. Agardh		+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	79
37	<i>Chondria capillaris</i> (Huds.) M. J. Wynne					+							+			14
38	<i>Corallina officinalis</i> L.									+						7
39	<i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis et Solander) K. R. Hind et G. W. Saunders			+				+	+	+	+		+			43
40	<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillw.) J. Agardh													+	+	14
41	<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100

Продолжение на следующей странице...

БЕНТОСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «ПРИБРЕЖНЫЙ АКВАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС
У МЫСА ЛУКУЛЛ» И ИХ ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

№	Таксон	Глубина, м														R, %
		0,5			1			3			5			10		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	2	3	
42	<i>Gelidium spinosum</i> (S. G. Gmel.) P. C. Silva		+									+	+	+	+	36
43	<i>Grania efflorescens</i> (J. Agardh) Kylin							+								7
44	<i>Hydrolithon farinosum</i> (J. V. Lamour.) Penrose et Y. M. Chamberlain		+			+	+		+	+	+	+	+	+	+	71
45	<i>Laurencia obtusa</i> (Huds.) J. V. Lamour.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	93
46	<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh	+	+		+	+		+	+	+			+			57
47	<i>Leptosiphonia brodiei</i> (Dillw.) Savoie et G. W. Saunders								+			+	+			21
48	<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) J. V. Lamour.												+			7
49	<i>Osmundea pinnatifida</i> (Huds.) Stackhouse							+			+					14
50	<i>Osmundea hybrida</i> (A. P. de Candolle) K. W. Nam	+														7
51	<i>Parviphycus antipae</i> (Celan) B. Santelices								+							7
52	<i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S. Dixon		+					+	+		+	+	+	+	+	57
53	<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kütz.) Y.M. Chamberlain														+	7
54	<i>Polysiphonia opaca</i> (C. Agardh) Moris et De Notaris	+	+		+	+		+	+							43
55	<i>Polysiphonia breviarticulata</i> (C. Agardh) Zanard.												+			7
56	<i>Polysiphonia stricta</i> (Mertens ex Dillw.) Grev.														+	7
57	<i>Pterothamnion plumula</i> (J. Ellis) Nägeli											+				7
58	<i>Rhodochorton purpureum</i> (Light.) Rosenv.												+			7
59	<i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh) Ardissonne	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	79
60	<i>Vertebrata fucoides</i> (Huds.) Kuntze										+	+	+	+	+	36
61	<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100
	Число видов Rh	11	14	11	8	12	6	13	17	13	12	13	21	12	17	
	Всего видов	23	26	26	15	22	17	20	24	21	20	21	30	21	29	

Примечание: 1 — мыс Тюбек, 2 — мыс Лукулл, 3 — мыс Вай-Вай.

Рассмотрим структурно-функциональные особенности макрофитобентоса памятника природы на трёх ключевых участках.

Мыс Тюбек. В данном районе бентосные водоросли были обнаружены в диапазоне глубин от 0,5 до 5 м. В их состав входили 36 видов, 58 % которых приходилось на Rh, 28% — на Ch и остальные — на Och. Видовое соотношение отделов выглядело так: 2 Ch : 1 Och : 4 Rh. Высоким числом видов было представлено ограниченное число родов (*Cladophora* Kütz., *Ulva* L., *Ceramium* Roth). Родовой коэффициент, отражающий насыщенность родов видами, наибольшей величины достигал у Ch (2,5), наименьшей — у Och (1,0).

Встречаемость видов в исследованном спектре глубин колебалась от 25 до 100 %, достигая в среднем 51 %. Константное ядро флоры включало *Ericaria crinita* (Duby) Molinari et Guiry, *Vertebrata subulifera* (C. Agardh) Kuntze и *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, обладающих максимально высоким коэффициентом встречаемости. С учётом коэффициента R виды были распределены на две группы: постоянную и численно господствующую добавочную (табл. 2).

Таблица 2

Видовая насыщенность групп постоянства в акваториях трёх мысов

Мыс	Группа			Константное ядро
	постоянная	добавочная	случайная	
Тюбек	14/39	22/61	—	3/8
Лукулл	20/45,5	9/20,4	15/34,1	9/20
Вай-Вай	19/38	11/22	20/40	8/16

Примечание: перед косой чертой — абсолютное, после неё — относительное число (%) видов.

Основу видового разнообразия создавали представители Rh с долей участия 57 ± 7 %. Вторую позицию, как правило, занимал Ch (25 ± 5 %). Средние абсолютное и относительное число видов Och были в несколько раз ниже, чем у других отделов. Оба показателя у отделов в пространстве варьировали незначительно ($C_v = 5-28$ %), не превышая «норму» для биологических объектов. Коэффициент Жаккара указывал на невысокую степень видового сходства фитоценоза, Ch и Rh ($K_j = 29-38$ %). Och с его низким видовым разнообразием проявлял более выраженную пространственную однородность состава ($K_j = 50$ %).

Большинство выявленных видов (75 %) имели фитомассу более $1,0 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Исследования показали, что видовое преимущество одного отдела может сопровождаться продукционным лидерством другого. В акватории мыса Тюбек вместо таксономического лидера Rh преобладал Och, вклад которого в продукционный процесс составлял 62–98 % (табл. 3).

Средняя общая фитомасса его видов была в несколько раз выше, чем у Rh и тем более у Ch. Основная часть средней абсолютной фитомассы Och была сформирована за счёт *E. crinita* (42–82 %).

Максимум абсолютной общей фитомассы Ch, Och и фитоценоза приходился на первые два горизонта, у Rh он был зафиксирован на нижней границе распространения водорослей на данном участке охраняемой акватории. Изменчивость абсолютной фитомассы видов трёх отделов, в отличие от числа видов, существенно превышала «норму» (от «значительной» до «аномально высокой»). Самый большой размах её вариации был характерен для Och ($7,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$), самый малый — для Ch ($0,26 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). По мере снижения степени батиметрической изменчивости продукционного показателя отделы и фитоценоз располагались так: Ch → Rh → Och → фитоценоз. Учёт изменчивости относительной фитомассы изменял этот порядок, вследствие чего Och возглавлял цепочку отделов.

Таблица 3

Пространственное распределение абсолютной фитомассы
макрофитобентоса памятника природы

Глубина, м	Район	Chlorophyta	Ochrophyta	Rhodophyta	Ценоз
0,5	Тюбек	267,0	4 964,2	390,2	5 621,4
	Лукулл	654,5	4 596,2	759,6	6 010,3
	Вай-Вай	479,3	1 566,0	810,0	2 855,3
1	Тюбек	29,6	9 972,0	201,2	10 202,8
	Лукулл	202,7	4 920,9	243,5	5 367,1
	Вай-Вай	479,8	4 156,6	1 129,5	5 765,9
3	Тюбек	7,7	2 977,1	485,7	3 470,5
	Лукулл	7,7	4 671,9	812,3	5 491,9
	Вай-Вай	3,5	4 052,3	912,7	4 968,4
5	Тюбек	68,3	2 439,3	1 408,0	3 915,6
	Лукулл	147,1	1 407,6	1 361,6	2 916,3
	Вай-Вай	54,9	1 929,3	2 787,2	4 771,3
10	Лукулл	2,7	2 216,7	1 367,7	3 587,1
	Вай-Вай	55,2	2 115,3	1 258,4	3 428,9

На всех горизонтах *E. crinita* выступала в роли базового продуцента, а её содоминантом была *Gongolaria barbata* (Stackh.) Kuntze. Оба вида известны как основные ценозообразующие компоненты черноморского фитобентоса. Третий ключевой для Чёрного моря вид — *Phyllophora crispa* (Huds.) P. S. Dixon в акватории мыса Тюбек в незначительных количествах был обнаружен только на глубине 3 и 5 м. Наибольшим числом экземпляров и высокой фитомассой бурая водоросль *E. crinita* была представлена на глубине 1 м, где ранее был зарегистрирован максимальный уровень суммарной фитомассы видов Och и всего сообщества. Минимум абсолютной фитомассы и численности доминирующего вида, а также фитомассы Och приходился на нижнюю границу фитали мыса.

Индекс Шеннона варьировал от 1,1 на глубине 3 м до 2,1 на глубине 5 м. Его среднее для трансекты значение было небольшим ($1,1 \pm 0,4$), а батиметрическая изменчивость — в пределах «нормы». Низкое значение индекса логично сочеталось с высокой долей участия лидера-продуцента и отражало выраженную однородность фитоценоза по такому показателю обилия видов, как фитомасса. Структуру сообщества макроводорослей в районе мыса Тюбек можно считать переходной от монодоминантной к олигодоминантной. Индекс Пиелу равнялся 1,4.

Подавляющее большинство видов, обитающих в акватории мыса Тюбек, имели невысокую фитомассу и, в соответствии со шкалой Е. Л. Любарского, были причислены к малозначимым элементам системы продукционного доминирования. Система включала «абсолютный» доминант *E. crinita* и субдоминант *V. subulifera* (табл. 4).

Мыс Лукулл. В прибрежье мыса бентосные водоросли произрастали на глубинах от 0,5 до 10 м. Флора мыса включала 44 вида, 57 % которых относились к Rh, 25 % — к Ch и 18 % — к Och. Видовое соотношение отделов было представлено как 1 Ch : 1 Och : 3 Rh. Наибольшим числом видов отличались роды *Cladophora*, *Ulva* и *Ceramium*. Родовой коэффициент у Ch (2,2) был вдвое выше, чем у других отделов.

Встречаемость видов на горизонтах колебалась от 20 до 100 %, достигая в среднем 53 %. Константное ядро флоры состояло из 9 видов (1 вид Ch, 3 — Och, 5 — Rh). Величина коэффициента R позволила распределить виды между тремя группами постоянства.

Примерно половина видов входила в постоянную группу, треть — в случайную, каждый пятый вид — в добавочную. Таким образом, основу флоры у мыса Лукулл составляли виды с высокой и средней встречаемостью на разных глубинах.

Таблица 4

Группы продукционного доминирования в макрофитобентосе памятника природы

Группа	Мыс		
	Тюбек	Лукулл	Вай-Вай
малозначимая	30/83*	34/77	41/81
второстепенная	3/8	7/16	7/15
субдоминантная (вид)	1/3 (<i>V. subulifera</i>)	1/2 (<i>V. subulifera</i>)	—
доминантная (вид)	1/3 (<i>E. crinita</i>)	2/5 (<i>E. crinita</i> , <i>G. barbata</i>)	2/4 (<i>E. crinita</i> , <i>G. barbata</i>)
абсолютно доминантная (вид)	1/3 (<i>G. barbata</i>)	—	—

Примечание: перед косой чертой — абсолютное число видов, после неё — относительное (%)

Число видов от горизонта к горизонту колебалось от 21 до 26 с максимумом на 0,5 и 3 м. Повсеместно лидировали красные водоросли, вклад которых в общее видовое разнообразие достигал 54–69 % (60 ± 5 %). Вторую позицию на малых глубинах занимали виды Ch (доля участия 12–27 %), на больших — Och (18–27 %). Среднее абсолютное и относительное число видов Rh были выше, чем у Ch и Och, и в пространстве варьировали незначительно, без превышения «нормы».

Половина видов Rh и всего фитоценоза совпадали на разных глубинах. Ещё большее сходство проявлял Och ($K_j = 64$ %). Его видовой комплекс одновременно характеризовался не только низким, но и мало изменяющимся в пространстве разнообразием. Меньше всего общих видов было характерно для фитоценоза и отделов на двух крайних для разреза горизонтах, что можно объяснить различием условий обитания на малых и больших глубинах. Наибольшей степенью пространственной неоднородности отличался видовой состав Ch ($K_j = 10$ –50 %, среднее значение — 30 %).

В акватории мыса Лукулл Och повсеместно выполнял функцию базового продуцента. На суммарную фитомассу его видов приходилось от 48 до 92 % с максимумом на глубине 1 м. Виды с фитомассой более $1,0 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ и менее этой величины были представлены поровну. Красные водоросли чаще занимали вторую позицию. Максимумы абсолютной общей фитомассы отделов территориально не совпадали: у Ch и всего фитоценоза они приходились на глубину 0,5 м, у Rh — на 5 и 10 м, у Och — на 0,5, 1 и 3 м. Минимумы абсолютной общей фитомассы тоже были разнесены в пространстве. Изменчивость анализируемого показателя у каждого отдела превышала «норму» («значительная» — «аномально высокая»), а у всего фитоценоза находилась в её пределах. Самый большой размах вариации фитомассы был свойственен бурым водорослям ($3,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$) и всему сообществу ($3,1 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$), самый малый — зелёным ($0,6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). Следовательно, для отделов характерна обратная зависимость уровней пространственной однородности видового состава и фитомассы. По мере снижения степени батиметрической изменчивости продукционного показателя отделы и фитоценоз располагались в такой последовательности: Ch → Rh = Och → фитоценоз.

Основная часть средней фитомассы ценоза приходилась на бурые водоросли *E. crinita* и *G. barbata*. *G. barbata* доминировала почти на всех горизонтах, *E. crinita* — на глубине 1 и 3 м. Кроме них в категорию доминантов входила *V. subulifera*, а в категорию субдоминантов — *Ph. crispa*. Область распространения филлофоры охватывала глубины 0,5, 3, 5 и 10 м. На глубине 10 м на неё приходилась четверть биомассы фитоценоза, на остальных горизонтах её роль в формировании фитомассы сообщества была незначительной.

Наибольшим числом особей *E. crinita* была представлена на глубине 3 м, *G. barbata* — 1 м. Минимум численности *E. crinita* был зарегистрирован на 5 м, *G. barbata* — на 3 и 10 м.

Индекс Шеннона варьировал от 1,7 на глубине 1 м до 2,7 на глубине 0,5 м. Его среднее значение ($2,1 \pm 0,3$) указывало на олигодоминантный характер ценоза. Изменения индекса по глубинам соответствовали «нижненормальным» ($C_v = 18 \%$). Индекс Пиелу был меньше, чем в районе мыса Тюбек (1,2).

Большинство видов (77 %) в акватории мыса Лукулл обладали невысокой фитомассой и, в соответствии со шкалой Е. Л. Любарского, входили в малозначимую группу. В системе продукционного доминирования отсутствовали «абсолютно» доминантные виды, а *E. crinita* и *G. barbata* входили в группу доминантов.

Мыс Вай-Вай. Бентосные водоросли были обнаружены на глубинах от 0,5 до 10 м. Всего было собрано 12 видов Ch, 9 — Och и 29 — Rh. Видовое соотношение отделов выглядело как 1 Ch : 1 Och : 3 Rh. Наибольшим разнообразием видов отличались роды *Cladophora* (5 видов), *Ulva* (4 вида) и *Ceramium* (3 вида). Они объединяли почти четверть всех видов, обнаруженных в акватории мыса. Родовой коэффициент у Ch (2,4) был наибольшим среди отделов, у Och (1,0) — наименьшим.

Встречаемость видов на горизонтах колебалась от 20 до 100 % и в среднем составляла 48 %. Максимум этого показателя был характерен для 8 видов, половина которых относилась к Och. На основе данных о величине коэффициента R виды были распределены между тремя группами постоянства, среди которых в равной мере доминировали постоянная (38 %) и случайная (40 %).

Количественное распределение водорослей по горизонтам отличалось неравномерностью. Общее число видов изменялось широко (от 16 на 1 м и до 37 на 5 м), достигая в среднем 24 ± 5 . Красные водоросли численно доминировали повсеместно, кроме глубины 1 м. Их вклад в общую видовую структуру был вдвое — втрое выше, чем у других отделов. Видовое разнообразие Ch было наиболее представительно на первых двух горизонтах, с увеличением глубины его состав сокращался, оставаясь на достигнутом уровне вплоть до нижней границы фитали, что, помимо прочего, может быть связано с особенностями распространения света в водной среде. Пространственная изменчивость числа видов у Ch и особенно у Och находилась в пределах «нормы», у Rh её интенсивность была выше. Максимум относительного числа видов приходился на разные глубины: на малые — у Ch, на большие — у Rh. У Och минимум показателя был отмечен на 3 м, на других горизонтах его видовое разнообразие было выше. Степень изменчивости числа видов в отделах была «нормальной», и только его среднее значение у Ch и Och было ниже, чем у Rh.

Коэффициент Жаккара показал, что 41 % видов обитали на всех участках трансекты. Среди Ch ($K_j = 36 \%$) и Rh ($K_j = 33 \%$) таких видов было немного, тогда как видовой состав Och на разных горизонтах совпадал на 65 %. Наименьшее число сходных видов приходилось на крайние горизонты.

На всех горизонтах, кроме 5 м, бурые водоросли лидировали в продукционном процессе (40–82 %) с максимумом абсолютной фитомассы на 3 м. На 5 м они немного уступали красным водорослям, которые в остальных случаях занимали вторую позицию (18–58 % фитомассы ценоза). Более половины видов имели фитомассу свыше $1,0 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Основная часть фитомассы сообщества была сформирована за счёт *E. crinita* и *G. barbata*, и только на глубине 5 м ключевым продуцентом являлась *V. subulifera*. Локация крайних значений абсолютной и относительной фитомассы отделов и фитоценоза не совпадала, а их изменчивость чаще превышала «норму». С большим размахом варьировала фитомасса Och ($2,6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$), Rh ($2,0 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$) и всего ценоза ($2,9 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$), тогда как у Ch он был существенно ниже ($0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$). По степени батиметрической изменчивости продукционного показателя отделы и фитоценоз располагались

в порядке: Ch → Rh = Och → фитоценоз. С учётом изменений относительной фитомассы Och перемещался на последнее место среди отделов.

Большинство видов (81 %) в акватории мыса Вай-Вай входили в состав малозначимой группы. С учётом градации видов по относительной фитомассе группы содоминантов и «абсолютных» доминантов отсутствовали, а доминантами ценоза были *E. crinita* и *G. barbata*. Наибольшим числом особей *E. crinita* была представлена на глубине 3 м, наименьшим — на 5 м. Минимум и максимум показателя у *G. barbata* приходился на глубину 1 и 0,5 м.

Область распространения *Ph. crispa* была ограничена глубинами 5 и 10 м, где её вклад в общую биомассу составлял 0,1 и 10,0 %.

Индекс Шеннона колебался от 1,8 на глубине 5 м до 2,6 на глубине 0,5 м. Его среднее для разреза значение ($2,2 \pm 0,3$) соответствовало олигодоминантному характеру фитоценоза. Батиметрическая изменчивость индекса была «нижненормальной». Величина индекса Пиелу совпадала с аналогичной у мыса Лукулл.

Сходство и различие макрофитобентоса ключевых участков охраняемой акватории и тенденции его пространственной изменчивости. Анализ данных, полученных для разных участков памятника природы, показал, что наибольшим таксономическим разнообразием отличается макрофитобентос мыса Вай-Вай, наименьшим — макрофитобентос мыса Тюбек. Фитоценозы мыса Лукулл по ряду показателей занимают промежуточное положение, что хорошо согласуется с существующими различиями экологической обстановки в акваториях трёх мысов.

Для горизонтального распределения водорослей в направлении от мыса Тюбек к мысу Вай-Вай характерно возрастание общего и среднего числа видов в сообществе и у Och, увеличение разнообразия красных водорослей. Больше становится размах вариации числа видов у Ch, а в системе продукционного доминирования нарастает вклад малозначимых видов. Увеличение претерпевают значения индекса Шеннона. В то же время с продвижением от мыса Тюбек к мысу Вай-Вай снижается средняя фитомасса и размах вариации показателя у всего фитоценоза и входящих в его состав бурых водорослей, средняя встречаемость которых тоже уменьшается. Различие системы продукционного доминирования проявляется в наличии в акватории мыса Тюбек всех пяти категорий видов, тогда как у мыса Лукулл отсутствуют «абсолютно» доминантные виды, а у мыса Вай-Вай — ещё и субдоминантные (табл. 4). То есть наблюдается сокращение разнообразия групп, образующих систему продукционного доминирования.

Различия в составе и структуре макрофитобентоса разных участков памятника природы с неравнозначными условиями среды обитания не исключают наличия сходных черт. Для трёх участков характерно одинаковое или близкое к таковому абсолютное общее и среднее число видов зелёных и красных водорослей, примерно одинаковый родовой коэффициент, почти совпадающее среднее число видов и их встречаемость на разных горизонтах. В системе продукционного доминирования всегда преобладает малозначимая группа, а в качестве доминантов выступают одинаковые виды. Таксономическим лидером среди отделов является Rh. Родовой коэффициент у Ch на каждом участке среди отделов наибольший, у Och — наименьший. Высокое сходство наиболее характерно для водорослей мысов Вай-Вай и Лукулл, где для водорослей складываются примерно равные и более благоприятные условия среды. Здесь отделы одинаково соотносятся друг с другом по числу видов, сходным является среднее значение показателя у таких базовых структурных элементов, как Och и Rh. Сопоставимы средние уровни фитомассы как Ch, так и всего фитоценоза. Индексы Шеннона и Пиелу указывают на один и тот же олигодоминантный характер структуры сообщества, а коэффициент Жаккара иллюстрирует одинаковую степень схождения видового разнообразия Och и всего ценоза на этих двух участках. Выявлено совпадение числа видов и вклада в общий состав у второстепенной и доминантной групп. Для отделов характерна обратная зависимость уровней пространственной однородности видового состава и фитомассы.

В целом наибольшей структурно-функциональной специфичностью в охраняемой акватории отличается бентосное сообщество у мыса Тюбек, что обусловлено экологическими особенностями данной части заповедной акватории.

Батиметрические изменения видового состава флоры характеризуются неравномерностью и согласуются с ослаблением интенсивности и обеднением спектрального состава света с глубиной [Дуленин, 2019]. На исследованных участках акватории видовая структура Ch наиболее разнообразна на глубине 0,5 м, Och — чаще на 1 м, Rh — на 3 и 5 м. Среднее число видов зелёных водорослей максимально на 0,5 м, бурых — на 3, 5 и 10 м, красных и всего ценоза — на 5 м (рис. 2).

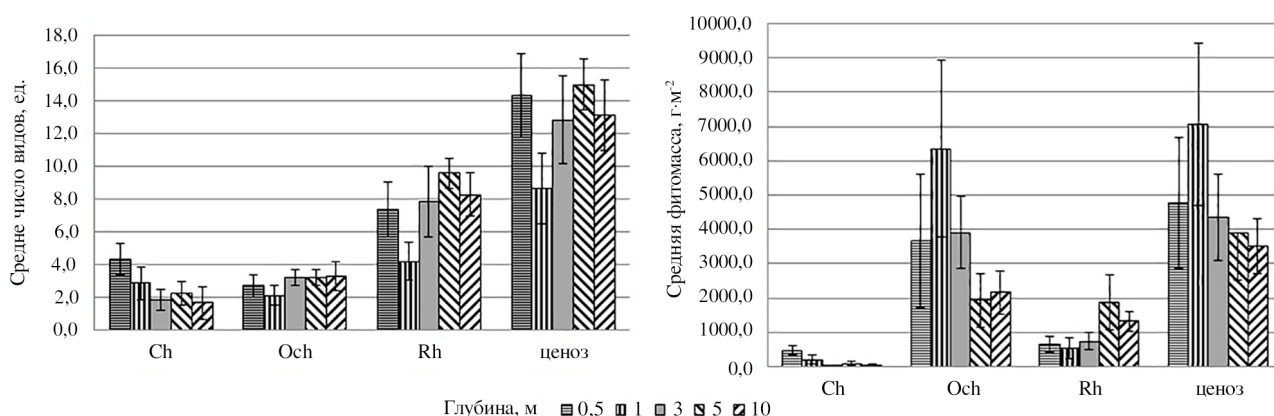


Рис. 2. Батиметрическая изменчивость средних числа видов и значений фитомассы отделов и ценоза

Областью минимума видового разнообразия, как правило, становится глубина 1 м, особенно для красных водорослей и частично для бурых. Средняя абсолютная фитомасса отделов и ценоза наибольших значений достигает на малых глубинах, наименьших — на больших (рис. 2). По шкале Г. Н. Зайцева, характер батиметрической изменчивости числа видов на каждом из обследованных участков является «нормальным», колебания же фитомассы происходят интенсивнее, что наиболее характерно для бурых водорослей в каждом районе, а для фитоценоза — в акватории мыса Тюбек. То есть в районе с менее благополучной экологической обстановкой сообщество и его ключевой продукционный компонент — Och проявляют пространственную неоднородность анализируемых характеристик.

Обобщение данных для каждого горизонта без учёта принадлежности к той или иной части охраняемой акватории показало, что во флоре памятника присутствуют 14 видов, обладающих максимально высокой встречаемостью на всех глубинах. Почти треть видов были обнаружены только на одном из горизонтов, а общее число видов с R более 50 % составило 29 таксонов (47 %). Уровень встречаемости видов на горизонтах свидетельствует о господстве постоянных видов.

Батиметрическая изменчивость числа видов и фитомассы в акватории памятника природы характеризуется следующими особенностями. На всех горизонтах изменчивость числа видов менее выражена, чем у фитомассы. Меньше всего меняется число видов в пробах, взятых на глубине 0,5 и 5 м, больше — в пробах на глубине 1 м. Фитомасса проявляет относительное постоянство на глубине 3 и 10 м, на 1 и 5 м этот показатель заметно варьируется. Изменения данных характеристик фитоценоза носят умеренный характер. У отделов же число видов и фитомасса в пробах на одном и том же горизонте меняются сильнее, особенно у Ch. Средняя фитомасса Ch снижается с увеличением глубины, у Och такая взаимосвязь проявляется, начиная с 3 м. У Rh на глубине 0,5–3 м средний для проб показатель фитомассы находится почти на одном уровне, с увеличением

глубины он увеличивается втрое. Для Ch обратная связь между глубиной и показателем свойственна не только фитомассе, но и числу видов. Изменения числа видов Och незначительные, скорее колебательные, когда максимум неоднократно сменяет минимум. Для Rh характерен выраженный минимум показателя на глубине 1 м, на остальных горизонтах он примерно одинаковый.

На практике известно, что исследователи, работающие с природными объектами в естественных местообитаниях, сталкиваются с трудностью оценки взаимосвязи характеристик этих объектов с факторами среды. Поэтому полученные эмпирическим путём данные о видовом составе и продукционном потенциале макрофитобентоса на разных глубинах были оценены с привлечением методов вариационной статистики и двух критериев. С помощью U-критерия Манна — Уитни было проведено сравнение выраженности показателей среднего числа видов в двух несвязных выборках на разных глубинах, результаты которого отражены в таблице 5. Нулевая гипотеза свидетельствует о том, что распределение признака в первой выборке соответствует распределению признака во второй выборке (H_0), а альтернативная гипотеза (H_1) говорит о достоверности различий между двумя независимыми выборками.

Таблица 5

Статистическая оценка различий в выборке данных по числу видов на разных глубинах

Глубина, м	$U_{кр.}$	Chlorophyta		Ochrophyta		Rhodophyta		Ценоз	
		$U_{эксп.}$	Гипотеза	$U_{эксп.}$	Гипотеза	$U_{эксп.}$	Гипотеза	$U_{эксп.}$	Гипотеза
0,5 и 1	37	38	H_1	50	H_1	27,5	H_0	22,5	H_0
0,5 и 3	37	12,5	H_0	59,5	H_1	71	H_1	60,5	H_1
0,5 и 5	37	21	H_0	55	H_1	38	H_1	64	H_1
0,5 и 10	22	9,5	H_0	61	H_1	59	H_1	41,5	H_1
1 и 3	37	54,5	H_1	35	H_0	23	H_0	37	H_1
1 и 5	37	57	H_1	30,5	H_0	3	H_0	7	H_0
1 и 10	22	28,5	H_1	22,5	H_0	6,5	H_0	18	H_0
3 и 5	37	66,5	H_1	65,5	H_1	34	H_0	48,5	H_1
3 и 10	22	42,5	H_1	53,5	H_1	60	H_1	54,5	H_1
5 и 10	22	35,5	H_1	52,5	H_1	27,5	H_1	32	H_1

Установлено, что в большинстве случаев у Ch, Och и всего сообщества различия в числе видов на разных горизонтах являются статистически достоверными. У Rh данное суждение справедливо только для его видовых комплексов на глубинах 0,5 и 3 м, 0,5 и 5 м, 0,5 и 10 м, а также для таких сравниваемых пар глубин, как 3 и 10 м, 5 и 10 м. Среди отделов связь между изменениями глубины и числом видов наиболее значимая у Ch и Och.

С привлечением t-критерия Стьюдента для двух независимых выборок была проверена гипотеза о равенстве средних величин фитомассы отделов и фитоценоза на разных глубинах (число степеней свободы $f = 22$; $L = 0,05$; $t_{кр} = 2,074$). Данные таблицы 6 свидетельствуют о том, что у Ch и частично у Rh почти все выявленные батиметрические различия средней фитомассы являются статистически достоверными, тогда как у Och и особенно у всего ценоза они чаще носят случайный характер.

В целом обобщение полученных данных позволяет сформировать представление о современном состоянии флоры памятника природы, границах её распространения и особенностях пространственной изменчивости видового состава и продукционного потенциала бентосных макроводорослей, что должно быть учтено при разработке научно-методических основ управления морским природопользованием, следствием которого станет сохранение биоразнообразия исследованного участка береговой зоны.

Таблица 6

Статистическая оценка различий в выборке данных по фитомассе на разных глубинах

Глубина, м	Chlorophyta			Ochrophyta			Rhodophyta			Ценоз		
	t _{экс}	p	Гипо- теза	t _{экс}	p	Гипо- теза	t _{экс}	p	Гипо- теза	t _{экс}	p	Гипо- теза
0,5 и 1	2,54	1,9*10 ⁻²	H ₁	1,62	0,12	H ₀	0,68	0,5	H ₀	1,48	0,15	H ₀
0,5 и 3	6,43	2,0*10 ⁻⁷	H ₁	0,21	0,83	H ₀	0,48	0,64	H ₀	0,35	0,73	H ₀
0,5 и 5	4,97	6,0*10 ⁻⁵	H ₁	1,61	0,12	H ₀	2,85	9*10 ⁻³	H ₁	0,74	0,47	H ₀
0,5 и 10	5,83	2,0*10 ⁻⁵	H ₁	1,42	0,17	H ₀	3,58	2*10 ⁻³	H ₁	1,18	0,25	H ₀
1 и 3	2,6	2,0*10 ⁻²	H ₁	1,72	0,10	H ₀	1,05	0,3	H ₀	2,6	2*10 ⁻²	H ₁
1 и 5	4,97	6,0*10 ⁻⁵	H ₁	3,19	4*10 ⁻³	H ₁	3,07	6*10 ⁻³	H ₁	4,97	6*10 ⁻⁵	H ₁
1 и 10	2,2	4,0*10 ⁻²	H ₁	3,07	7*10 ⁻³	H ₁	3,77	1,5*10 ⁻³	H ₁	2,2	4*10 ⁻²	H ₁
3 и 5	3,65	1,5*10 ⁻³	H ₁	2,62	0,01	H ₁	2,62	1*10 ⁻²	H ₁	3,65	1,5*10 ⁻³	H ₁
3 и 10	1,02	3,2*10 ⁻¹	H ₀	2,93	9*10 ⁻³	H ₁	2,93	9*10 ⁻³	H ₁	1,02	0,32	H ₀
5 и 10	1,93	7,0*10 ⁻²	H ₀	1,26	0,22	H ₁	1,26	0,22	H ₀	1,93	0,07	H ₀

Заключение

1. Гидробиотические исследования показали, что в состав бентосной флоры памятника природы в летний период входят макроводоросли 61 вида, 42 родов, 22 семейств и 16 порядков отделов Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Основу таксономического разнообразия флоры составляют красные водоросли и ограниченное число надвидовых таксонов (*Cladophora*, *Ulva*, *Polysiphonia*, *Ceramium* и соответствующие им семейства и порядки).
2. Наибольшим таксономическим разнообразием отличается макрофитобентос мыса Вай-Вай, наименьшим — мыса Тюбек. Фитоценозы у мыса Лукулл по ряду показателей занимают промежуточное положение, что согласуется с различиями экологической обстановки в их акваториях.
3. Для горизонтального распределения макрофитобентоса от мыса Тюбек к мысу Вай-Вай характерно увеличение таксономического разнообразия фитоценоза и его красных водорослей, общего и среднего числа видов бурых водорослей, размаха вариации числа видов зелёных, возрастание индекса Шеннона, разнообразия и доли видов с небольшой фитомассой. Одновременно наблюдается снижение индекса Пиелу, средней фитомассы и размаха вариации показателя у фитоценоза и бурых водорослей, сокращается разнообразие групп, входящих в систему продукционного доминирования.
4. Изменчивость видового состава и фитомассы по глубинам носит умеренный характер. В пределах каждого горизонта варибельность видового состава ниже, чем фитомассы.
5. Отмечено, что число видов зелёных водорослей с глубиной снижается, у бурых водорослей изменения показателя по характеру колебательные, у красных водорослей проявляется выраженный минимум видового разнообразия на глубине 1 м и примерно одинаковый и более высокий уровень на остальных горизонтах. В районе исследований распределение видов разной таксономической принадлежности по глубинам согласуется с закономерностями распространения света в воде и является типичным для водорослей Чёрного моря.
6. Выявлена обратная зависимость средней фитомассы Chlorophyta от глубины, которая у Ochrophyta проявляется, начиная с 3 м. Фитомасса Rhodophyta на первых трёх горизонтах остается примерно одинаковой, а с увеличением глубины увеличивается втрое. Группа ключевых продуцентов включает два ценозообразующих вида бурых водорослей Чёрного моря (*G. barbata*, *E. crinita*).

Список литературы

1. Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии : (сб. науч. тр., посвящ. памяти А. И. Баканова) / Рос. акад. наук, Самар. науч. центр [и др.]. – Тольятти : Изд-во Самар. науч. центра, 2005. – С. 37–68.
2. Горячкин Ю. Н., Федоров А. П., Долотов В. В., Удовик В. Ф. Природные условия и антропогенное изменение береговой зоны в районе пос. Кача // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2020. – № 4. – С. 5–21. – <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-4-5-21>
3. Грузинов В. М., Дьяков Н. Н., Мезенцева И. В., Мальченко Ю. А., Жохова Н. В., Коршенко А. Н. Источники загрязнения прибрежных вод Севастопольского района // Океанология. – 2019. – Т. 59, № 4. – С. 579–590. – <https://doi.org/10.31857/S0030-1574594579-590>
4. Дажо Р. Основы экологии. – Москва : Прогресс, 1975. – 245 с.
5. Дуленин А. А. Распределение видов-доминантов макрофитов по глубине в северо-западной части Татарского пролива // Биология моря. – 2019. – Т. 45, № 2. – С. 97–107. – <https://doi.org/10.1134/S0134347519020037>
6. Дьяков Н. Н., Мальченко Ю. А., Липченко А. Е., Боброва С. А., Тимошенко Т. Ю. Гидролого-гидрохимические характеристики прибрежных вод Крыма и необходимые мероприятия по снижению уровня загрязнения рекреационных зон // Труды Государственного океанографического института им. Н. Н. Зубова. – 2020. – Вып. 221. – С. 163–194.
7. Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. – Москва : Наука, 1990. – 296 с.
8. Зинова А. Д. Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Москва ; Ленинград : Наука, 1967. – 398 с.
9. Калугина А. А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования : [сб. ст.] / АН СССР, Океаногр. комис, Секция подвод. исслед. – Москва : Наука, 1969. – С. 105–113.
10. Калугина А. А., Куликова Н. М., Лачко О. А. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Чёрного моря : респ. межвед. сб. / АН УССР ; редкол.: В. А. Водяницкий [и др.]. – Киев : Наук. думка, 1967. – С. 28–51.
11. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. – Киев : Наук. думка, 1975. – 248 с.
12. Кожевников С. П. Алгоритмы биологической статистики : учеб.-метод. пособие. – Ижевск : Удмурт. ун-т, 2018. – 75с.
13. Методы инвентаризации и мониторинга биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях регионального значения / В. В. Алексанов, С. К. Алексеев, О. А. Новикова [и др.]. – Тамбов : Тамбов. полиграф. союз, 2021. – 148 с. – (Кадастровые и мониторинговые исследования биологического разнообразия в Калужской области ; вып. 8).
14. Мильчакова Н. А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Нац. акад. наук Украины, Ин-т биологии юж. морей. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152–208.

15. Мильчакова Н. А., Александров В. В., Рябогина В. Г. Состояние ключевых фитоценозов морских охраняемых акваторий и проблемы их сохранения (Юго-Западный Крым, Чёрное море) // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2019. – № 149. – С. 113–123. – <https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-113-123>
16. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – Москва : Наука, 1989. – 223 с.
17. Морские охраняемые акватории Крыма : науч. справочник / Рос. акад. наук, Ин-т мор. биол. исслед. – Симферополь : Н. Орианда ; Севастополь : ИМБИ, 2015. – 312 с
18. Панкеева Т. В., Миронова Н. В., Пархоменко А. В. Ландшафтные исследования памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Лукулл» // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2021. – Вып. 2 (18). – С. 36–48. – <https://elibrary.ru/item.asp?id=46374276>
19. Прибрежный аквальный комплекс у мыса Лукулл // Особо охраняемые природные территории России : [сайт]. – 2010. – URL: <http://oopt.aari.ru/oopt/Прибрежный-аквальный-комплекс-у-мыса-Лукулл> (дата обращения: 20.09.2021).
20. Работнов Т. А. Фитоценология. – 2-е изд. – Москва : Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
21. Рябушко В. И., Щуров С. В., Ковригина Н. П., Лисицкая Е. В., Поспелова Н. В. Комплексные исследования экологического состояния прибрежной акватории Севастополя (Западный Крым, Чёрное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2020. – № 1. – С. 103–118. – <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-103-118>
22. Современное состояние береговой зоны Крыма / Рос. акад. наук, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2015. – 252 с.
23. AlgaeBase : world-wide electronic publication / Source Code Development Ltd. – [1996]. – URL: [http:// www.algaebase.org](http://www.algaebase.org) (date accessed: 16.03 2022).
24. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Tokeshi M., Li X. Inventory and Historical Changes in the Marine Flora of Tomioka Peninsula (Amakusa Island), Japan // Diversity. – 2019. – Vol. 11, iss. 9. – P. 158. – <https://doi.org/10.3390/d11090158>
25. Wilm J. L. Use of biomass units in Shannon's formula // Ecology. – 1968. – Vol. 49, iss. 1. – P. 153–156. – <https://doi.org/10.2307/1933573>

**BENTHIC ALGAE OF THE NATURAL MONUMENT
«COASTAL AQUATIC COMPLEX NEAR CAPE LUCULLUS»
AND THEIR SPATIAL DISTRIBUTION**

Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: ikevstigneeva@gmail.com*

Abstract: The article presents the results of the study of the benthic flora of the natural monument «Coastal aquatic complex near Cape Lukull» (Black Sea) in the summer period of 2020. The hydro-botanical studies covered such key areas as Cape Tubek, Lukull and Vai Vai. The flora of the monument includes macroalgae of 61 species of Chlorophyta, Ochrophyta and Rhodophyta. The basis of the taxonomic diversity of the flora is formed by Rhodophyta among the divisions, by *Cladophora*, *Ulva*, *Polysiphonia*, *Ceramium* and their corresponding families and orders among the superspecific taxa. Horizontal distribution of macrophytobenthos from Tyubek cape to Vai Vai cape is characterized by increase in taxonomic diversity of phytocenosis and red algae included in it,

total and average number of brown algae species, range of variation of green species number. The Shannon index, diversity, and proportion of species with small relative phytomass increase. At the same time, the Pielu index, average phytomass, and span of variation of the index for phytocenosis and brown algae decrease, and the diversity of groups included in the system of productive dominance decreases. The variability of species composition and phytomass by depth is moderate. At each horizon, the variability of species composition is lower than that of phytomass. The number of species of Chlorophyta decreases with depth, the bathymetric changes of Ochrophyta are insignificant, Rhodophyta show a clearly expressed minimum of species diversity at 1 m and approximately the same level in other horizons. The average phytomass of Chlorophyta decreases with increasing depth, with Ochrophyta such dependence is observed starting from 3 m. In Rhodophyta, at a depth of 0.5 to 3 m, the average phytomass is approximately at the same level, and increases threefold deeper.

Keywords: macrophytobenthos, species diversity, occurrence, taxonomic composition, phytomass, natural monument, the Crimea, the Black Sea.

Сведения об авторах

Евстигнеева Ирина Константиновна	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», ikevstigneeva@gmail.com
--	--

Танковская Ирина Николаевна	младший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», itankovskay@gmail.com
-----------------------------------	--

*Поступила в редакцию 05.10.2021 г.
Принята к публикации 30.03.2022 г.*