УДК 258. 5. 271/3 + 581. 9(26)

И.К. ЕВСТИГНЕЕВА

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

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ ПРИБРЕЖНОГО ЭКОТОНА БУХТ ЧЕРНОГО МОРЯ

В результате многолетних исследований прибрежного экотона Черного моря выявлены структурно-функциональные особенности летнего макрофитобентоса. Установлено, что большинство признаков донных фитоценозов претерпевают межгодовые изменения разного характера. Разнонаправленность изменений, а также тот факт, что более половины общего числа видов неизменно присутствуют в фитоценозах разных лет позволяют утверждать, что состояние макрофитного звена – динамически равновесное, обеспечивающее устойчивость биосистемы во времени.

Ключевые слова: макрофиты, Черное море, прибрежный экотон, изменчивость, эколого-таксономическое разнообразие, биомасса.

Введение

Изменения, происходящие в фитоценозах в разные годы в определенные периоды времени, обусловлены метеорологическими условиями, гидрологическим режимом, хозяйственной деятельностью людей и особенностями самих растений. Всем фитоценозам свойственны прежде всего экотопические флуктуации, связанные с различиями условий экотопа по годам. Другие типы флуктуаций (антропические, фитоциклические) всегда проявляются на фоне экотопических вариаций (Работнов, 1983). Интересным объектом исследо-вания является узкая полоса моря, находящаяся на стыке суша – море. Вследствие малых размеров такие экотоны наиболее подвержены внешнему воздействию. До настоящего времени структура и изменчивость таких систем изучены недостаточно, что в полной мере относится и к донным фитоценозам самой мелководной части морского прибрежного экотона. Для выявления признаков флуктуационно изменчивых фитоценозов необходимо вести наблюдения в течение определенного времени, поскольку при однократном наблюдении и описании появляется опасность отнесения флуктуационных и сезонных состояний одного и того же фитоценоза к разным типам, особенно если их выделение проводится по доминантам.

Целью данной работы было изучение характера и степени экотопических флуктуаций эколого-таксономического состава и биомассы летних фитоценозов в мелководной зоне прибрежного экотона ряда акваторий Севастопольского региона Черного моря.

Материалы и методы

Объектом исследования были сообщества донных растений, обитающих в пограничной зоне, через которую осуществляются энергомассообмены между сушей и морем. Эта зона характеризуется наибольшей динамической активностью и может быть отнесена к открытой принципиально неустойчивой геосистеме (Иванов, Ястреб, 2006). Мониторинг эколого-флористического разнообразия летней растительности и его разногодичной изменчивости на мелководье севастопольских бухт Песочная, Круглая и Казачья проводится с 1972 г. Исследования в открытых районах на Золотом пляже (г. Балаклава) и у мыса Фиолент проводили с 2000 по 2005 гг. Разногодичную динамику биомассы фитоценозов и их доминантов изучали на примере ценозов бухты Казачья, Золотого пляжа и мыса Фиолент. Пробы отбирали вручную на глубине 0,2-0,5 м по методике, приведенной в работе: Калугина-Гутник, 1969. При обработке проб определяли видовой состав водорослей, биомассу фитоценоза, доминантов и содоминантов, выявляли количественное соотношение видов, рассчитывали коэффициенты доминирования (D_t) и общности видов (K_J) (Шенников, 1964). Результаты расчета коэффициента встречаемости R (отношение числа выборок, содержащих изучаемый вид, к общему числу выборок) использовали при определении индексов гомотонности ($J_{1,2}$) фитоценозов, а также категорий постоянства видов (постоянные, случайные и добавочные) (Дажо, 1975).

Результаты и обсуждение

Рассмотрим особенности флуктуаций структуры и свойств летних донных ценозов в условиях внутренних полузамкнутых акваторий бухт и открытых участков черноморского прибрежья.

Бухта Песочная. В фитоценозах мелководья бухты за 30-летний период наблюдений найдены 32 вида водорослей из 21 рода, 9 из них (28 %) относились к отделу *Chlorophyta*, 6 (19 %) – к *Phaeophyta* и 17 (53 %) – к *Rhodophyta*. Суммарное число видов в сообществе варьировало от 8 (1984 г.) до 19 (1998 г.), составляя в среднем 12 соответствующих таксонов. С 1972 по 1996 гг. видовое разнообразие фитоценозов оставалось приблизительно на одном уровне (8-13 видов). Наибольшее видовое богатство отмечено в конце 90-х годов (табл. 1). Родовой спектр изменялся от 7 (1984 г.) до 14 (1998 г.) таксонов с максимумом разнообразия в конце 90-х и близким к нему уровнем в последующие годы.

Большинство видов мелководья б. Песочная имели невысокую частоту встречаемости в фитоценозах разных лет (R = 12,5-37,5 %). 100 %-ной встречаемостью в исследованный период отличались два вида: из зеленых водорослей – *Ulva rigida* C. Ag. и из бурых – *Cystoseira crinita* (Desf.) Borg. Низкое значение коэффициента R красных водорослей не позволило отнести их к константным компонентам сообщества. Исключение составили три вида родов *Gelidium*, *Laurencia*, *Chondrophycus*, у которых R достигал 87,5 %. Из трех категорий

постоянства в фитоценозах бухты Песочная лидировали добавочные виды (45 %), а постоянные и случайные были представлены равной долей. Индексы гомотонности (J_1 = 0,6; J_2 = 0,8) были низкими и свидетельствовали о межгодовой гетерогенности флористического состава фитоценозов. Коэффициент общности видов в фитоценозах бухты в большинстве случаев был невысоким и изменялся по годам от 24 до 60 %, составляя в среднем 37,1 %. Наиболее близкими по видовому составу были фитоценозы 1988 и 1998 гг., 1990 и 1998 гг., 1990 и 2002 гг., 2001 и 2002 гг. Чаще сходство проявлялось у сообществ в начале и конце каждого десятилетия, что, возможно, свидетельствует о некоторой цикличности развития растительных сообществ, а, значит, и об обратимости разногодичных изменений с периодичностью в 10 лет. Очевидно, в этом проявляется устойчивость системы, ее способность не только к относительно неизменному состоянию, но и к возвращению к нему за период жизненного цикла составляющих ее элементов или циклов внешнего воздействия (Казаков, 2004). В остальное время формируются фитоценозы промежуточного типа, которые по истечении времени трансформируются в исходные. Промежуточность состава и структуры таких ценозов можно рассматривать как краткосрочное состояние биосистемы.

Разногодичной изменчивости подвержено видовое разнообразие водорослей в пределах каждого из отделов. Так, число видов *Chlorophyta* в отдельные годы варьировало от 1 до 6 с максимумом в 1988 и 1998 гг. и минимумом в 1972, 1984 и 1990 гг. Из них наиболее часто встречались *Ulva rigida*, немного реже – *Cladophora sericea* (Huds.) Kütz. Бурые водоросли, за исключением *Cystoseira crinita*, в фитоценозе мелководья бухты встречались редко (от 1 до 3 видов), а год пика их разнообразия (1998 г.) совпал с таковым у *Chlorophyta*. С 1972 по 1996 гг. видовое богатство *Rhodophyta* было неизменным (4-5 видов), однако в последующем оно увеличилось вдвое. Каждый год видовое разнообразие *Rhodophyta* превосходило таковое у других отделов. Исключением стал 1988 г., когда доминировали *Chlorophyta*. Их вклад в структуру ценоза был особенно весомым в конце восьмидесятых годов прошлого и в начале настоящего столетия. Доля (%) *Phaeophyta* в фитоценозе постепенно снижалась к 2002 г., а *Rhodophyta*, начиная с 1990 г., оставалась неизменно высокой. Количественное соотношение *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta* в разные годы не совпадало между собой или приближалось к этому состоянию только в 1988 и 1998 гг. (2:1:1 и 2:1:2), а также в 1990 и 2002 гг. (3:1:2 и 3:1:3).

Стопроцентной встречаемостью в условиях бухты Песочная отличались ведущие, много- и однолетние, мезо- и олигосапробные, солоноватоводно-морские и морские водоросли. У полисапробионтов и сезонников, сопутствующих и редких видов этот показатель был ниже (62,5-87,5 %), а его минимум (25 %) приходился на водоросли солоноватоводной группы.

Анализ сапробного состава фитоценоза б. Песочная выявил равное количественное развитие олиго- и мезосапробионтов или неизменное доминирование одной из этих групп в разные годы (см. табл. 1). Тенденция возрастания доли мезосапробионтов в структуре фитоценозов с 44 % в 1972 г. до 60 % в 1996 г. и

последующее снижение ее в последнее десятилетие сочеталось с динамикой обратной направленности у олигосапробионтов. Роль полисапробионтов в функционировании сообществ и их встречаемость были невелики.

Таблица 1. **Эколого-флористическое разнообразие фитобентоса мелководья бухты Песочная в разные годы**

Экогруппа	Год							
	1972	1984	1988	1990	1996	1998	2001	2002
Количество видов, ед./%								
Полисапробионты	-	-	2/15	1/12	-	2/11	3/18	2/15
Мезосапробионты	4/44,5	4/50	5/38	4/50	6/60	7/37	5/29	6/46
Олигосапробионты	5/55,5	4/50	6/47	3/38	4/40	10/52	9/53	5/38
Солоноватоводная	-	-	1/7,7	-	-	1/5,5	-	-
Солоноватоводно-морская	2/22	1/12,5	4/31	2/25	3/30	5/27,5	6/35	4/31
Морская	7/78	7/87,5	8/61,3	6/75	7/70	12/67	11/65	9/69
Ведущая	7/78	7/88	10/77	8/100	8/80	16/84	12/71	11/85
Сопутствующая	1/11	-	1/8	-	1/10	1/5	2/12	1/7,5
Редкая	1/11	1/12	2/15	-	1/10	2/11	3/17	1/7,5
Однолетняя	3/33	2/25	7/54	3/38	4/40	9/47	8/47	5/38
Многолетняя	5/56	5/62,5	4/31	5/62	6/60	7/37	6/35	8/62
Сезонная	1/11	1/12,5	2/15	-	-	3/16	3/18	-
Количество видов (родов), ед.								
Chlorophyta	2(2)	1(1)	6(4)	2(2)	3(3)	6(4)	5(3)	3(2)
Phaeophyta	3(2)	2(2)	3(3)	1(1)	2(2)	4(3)	2(2)	1(1)
Rhodophyta	4(4)	5(4)	4(4)	5(4)	5(4)	9(7)	10(7)	9(8)

В лидирующей морской группе число видов варьировало от 6 до 12 с максимумом в 1998-2002 гг. Солоноватоводно-морских водорослей было меньше в 2-7 раз, а их видовое разнообразие увеличивалось с 1972 по 2001 гг. Солоноватоводная группа была представлена одним видом (*Rhizoclonium tortuosum* (Dillw.) Kütz.) в 1988 и 1998 гг.

Число видов и их доля (%) в группах встречаемости и разной продолжительности жизни менялись в разные годы. Максимум этих показателей приходился на 1998 г. у ведущих, однолетних и сезонных видов, в 2001-2002 гг. – у сопутствующих, редких и многолетних.

Бухта Круглая. С 1978 по 2003 гг. в летних фитоценозах было найдено 29 видов из 18 родов, среди которых, как и в бухте Песочная, доминировали красные

водоросли (43 %). Доля бурых и зеленых водорослей составляла 25 и 32 % соответственно.

Общее количество видов по годам варьировало от 11 до 18, составляя в среднем 16 видов. С 1997 по 2003 гг. насыщенность видами была высокой и ее увеличение, как правило, происходило за счет красных водорослей.

Группа водорослей с *R*, равным 100 %, включала три вида: из бурых – *Dilophus fasciola* (Roth) Howe, из красных – *Chondrophycus papillosus* (C. Ag.) Garbary et Harper и *Ceramium ciliatum* (J. Ellis) Ducluz., относящихся к индикаторам чистой воды. Большинство видов в фитоценозе мелководья бухты Круглая (62 % общего числа видов) по величине коэффициента встречаемости были отнесены к категории постоянных, вторую позицию занимали случайные виды (34 % общего числа видов). Добавочная категория видов, встречаемость которых находилась в пределах 25-50 %, в отличие от донных сообществ мелководья бухты Песочная, не получила существенного развития. Значения индексов гомотонности (1,0 и 1,3) были заметно выше, чем в бухте Песочная, но они также свидетельствовали о невысокой степени сходства фитоценозов в исследованный период. Подтверждением этого является и среднее значение K_J, равное 41,3 %. Наибольшее количество общих видов было характерно для фитоценозов в 1997 и 2003 гг. (60 %), 1978 и 1987 гг. (53 %), 1997 и 2002 гг. (48 %). Эти данные свидетельствуют также о том, что сходство видов особенно велико в фитоценозах в начале и конце каждого десятилетия.

Зеленые водоросли отсутствовали в начале наблюдений (1978 г.) и впервые были зарегистрированы спустя 9 лет. В последующий период число их видов, родов и процентное содержание в фитоценозах оставались неизменными. Среди представителей этого отдела высокой встречаемостью отличалась *C. sericea*.

Бурые водоросли, как постоянные компоненты летних фитоценозов бухты Круглая, были представлены 2-6 видами с максимумом в первое десятилетие и минимумом в 2003 г. Из их перечня высокий показатель встречаемости (80 и 100 %) имели *C. crinita* и *D. fasciola* – ведущие олигосапробные водоросли Черного моря. Видовое и родовое разнообразие *Phaeophyta* в разные годы совпадало. Отмечена тенденция снижения доли видов данного отдела к концу наблюдений.

Более 50 % видов багрянок по степени встречаемости входили в группу постоянных компонентов растительного сообщества мелководья бухты. После 1978 г. видовое разнообразие *Rhodophyta* увеличивалось, а родовое оставалось неизменным от года к году. Количественное соотношение видов трех отделов в фитоценозах бухты менялось по годам, совпадая между собой только в 1987 и 2002 гг. (1:1:2).

В начале наблюдений в сообществе отсутствовали полисапробионты и превалировали мезосапробионты. Спустя десятилетие по числу видов и их доле лидировали олигосапробионты. Группа мезосапробионтов состояла из 3-6 видов (19,0-54,5 % видового разнообразия фитоценозов). Количественное развитие данной группы было особенно велико в начале наблюдений, в дальнейшем ее показатели снизились, а затем остались на одном уровне. Представители поли-

сапробионтов появились после 1978 г. и до 2002 г. число их видов неизменно составляло 4 таксона, а доля не более 25 %. В 2003 г. зарегистрировано снижение количественных показателей полисапробионтов. Уровень встречаемости и количественного развития олиго- и мезосапробионтов в течение ряда лет свидетельствовал о благоприятности и относительной стабильности условий обитания водорослей на мелководье бухты Круглой.

Среди групп галобности отсутствовали водоросли-обитатели пресных вод. В 2002 г. был отмечен солоноватоводный вид *Enteromorpha intestinalis* (L.) Nees. Солоноватоводно-морская группа уступала морской по уровню количественного развития. Разнообразие морской группы менялось в колебательном режиме, а доля участия в сложении экологической структуры плавно снижалась к 2003 г. Среди групп встречаемости превалировали ведущие виды. С 1997 по 2002 г. редкие виды по численности не уступали сопутствующей группе либо превышали таковую в три раза. На протяжении большей части срока наблюдений в фитоценозе лидировали многолетние растения, а в конце – однолетники. Ежегодно доля (%) многолетников увеличивалась, а однолетников и сезонных видов, наоборот, снижалась. Представители солоноватоводной группы отличались низкой встречаемостью, а морской, ведущей, однолетней, многолетней, сезонной, мезо- и олигосапробной групп – высокой. Тенденция увеличения видового разнообразия и доли видов в фитоценозе для большинства групп была характерна в первое десятилетие. С 1997 по 2002 гг. наблюдалось устойчивое развитие солоноватоводно-морской, ведущей, сопутствующей, многолетней, сезонной и полисапробной групп. Максимум видового разнообразия экологической структуры чаще приходился на 1987, 1997, 2002 годы. В целом, количественные изменения в экологических группах носили колебательный характер. Таким образом, флористический состав фитоценозов бухт Круглая и Песочная в исследованные годы отличался разной степенью неоднородности, чему соответствовали величины коэффициента общности видов и индексов гомотонности фитоценозов. Пик видового разнообразия наблюдался в конце 90-х – начале 2000 гг. Количественное соотношение экологических групп существенно изменилось после 1978 г. и до конца исследований оставалось неизменным. 70-80-е гг. отличались незначительным развитием или отсутствием полисапробионтов.

Бухта Казачья. С 1984 по 2005 гг. в фитоценозе на контрольной станции обнаружено 36 видов водорослей, из которых на долю *Chlorophyta* приходилось 9 (25 %), *Phaeophyta* – 10 (28 %) и *Rhodophyta* – 17 (47 %) видов. Количественное соотношение видов этих отделов совпадало с таковым в бухте Круглая (Ch:Ph:Rh = 1:1:2). Число видов по годам изменялось от 9 до 16 с максимумом в начале и конце наблюдений. Среднегодовое число видов (14 таксонов) было выше, чем в бухте Песочная и меньше, чем в бухте Круглая. Минимум родового разнообразия был отмечен в 2002 г.

Число видов и родов *Chlorophyta* было незначительно и изменялось в узких пределах: видов – от 2 в 2005 г. до 4 в 2002 г., родов – от 2 в 2005 г. до 3 в 1984 и 2002 гг. У таких видов в разные годы была низкая встречаемость (33,3 %) и

отсутствовали черты сходства видового состава (K_J = 0 %). Число видов и родов *Phaeophyta* варьировало по годам от 2 до 7 таксонов. Минимум и максимум количества этих таксонов сочетались во времени с максимумом и минимумом таковых у *Chlorophyta*. Встречаемость бурых водорослей была выше, чем у зеленых (33,3-66,6 %). Доля видов *Phaeophyta*, общих для фитоценозов в срав-ниваемые годы, составляла 20-22 %. Число видов *Rhodophyta* изменялось от 3 до 9 с максимумом в начале наблюдений. Минимум их таксономического разнообразия приходился во времени на минимум его у бурых и максимум у зеленых водорослей (2002 г.). Встречаемость багрянок по годам изменялась в одних пределах с *Phaeophyta*. Доля видов *Rhodophyta*, общих для фитоценозов разных лет, в среднем составляла 8 %. Средний для разных лет показатель K_J был низким (17 %), что сочеталось с малыми величинами индексов гомотонности ($J_1 = J_2 = 0,2$). Степень сходства родов в фитоценозах разных лет (54 %) в среднем была выше, чем у видов данного региона. Соотношение числа видов трех отделов существенно изменялось по годам, а их распределение по категориям постоянства соответствовало таковому в бухте Песочная.

Лидерами экологического спектра в исследованные годы были морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная группы. Количественные характеристики тех или иных групп в разные годы имели свои особенности. Так, солоноватоводные и сопутствующие виды отсутствовали в 1984 г. и впервые появились спустя 18 лет. На 2005 г. приходится максимум видовой насыщенности солоноватоводно-морской, однолетней, сезонной, мезо- и полисапробной групп. В 2002 и 2005 гг. отмечено высокое развитие группы редких растений, а с 1984 по 2002 гг. такая тенденция была характерна для ведущей, мезо- и полисапробной групп. На 1984 г. приходится максимум развития морских, многолетних и олигосапробных водорослей.

Биомасса летних фитоценозов в исследованном районе по годам варьировала от 493,5 г $\cdot$ м$^{-2}$ в 2005 г. до 3340,8 г $\cdot$ м$^{-2}$ – в 2002 г., когда этот же показатель у зеленых, бурых и красных водорослей, а также у доминантов сообщества достигал наивысшего уровня (табл. 2).

Минимум большинства количественных показателей фитоценозов отмечен в 2005 г. Биомасса зеленых и красных водорослей была сопоставима в начале и конце исследований. Наблюдалось увеличение ее доли у зеленых и красных водорослей и снижение – у бурых. Роль доминанта альгоценоза б. Казачья выполняли оба вида цистозиры и прежде всего *C. barbata* C. Ag., вклад которой в общую биомассу в разные годы достигал 65,8-92,1 %. Группа содоминантов включала четыре вида: по одному из бурых и зеленых и два – из красных водорослей.

В целом за период исследований изменения эколого-флористической структуры фитоценозов прибрежья бухты Казачья носили разнонаправленный характер. Для экологической структуры сообщества донных водорослей в начале и конце описываемого периода наблюдений характерно доминирование одних и тех же групп.

Таблица 2. **Изменение биомассы и видов-доминантов фитоценозов мелководья бухты Казачья, Золотого пляжа и мыса Фиолент в разные годы**

Район	Год	Биомасса, г · м$^{-2}$/%				Доминант	Содоминант
		Фитоценоз	Зеленые	Бурые	Красные		
Бухта Казачья	1984	2984,6	38,1/1,3	2895,5/97	51,0/1,7	*Cystoseira. barbata*, 1964/65,8	*Cladostephus spongiosus*, 557,0/18,7
	2002	3340,8	140,0/4,2	3076,0/92,1	124,8/3,8	*C. crinita*, 3076,0/92,1	-
	2005	493,47	44,36/9	362,04/73	87,07/18	*C. barbata*, 351,0/71,1	*Enteromorpha intestinalis*, 43,6/8,8; *Chondrophycus papillosus*, 88,4/ 7,8; *Poplysiphonia subulifera*, 38,6/7,8
Золотой пляж	2000	457,7	32,2/7	227,0/48	216,5/45	*C. crinita*, 38,4	*Ceramium ciliatum*, 26,1
	2002	891,0	216,4/24	333,3/37	341,3/38	*C. crinita*, 17,5	*C. spongiosus*, 15,5; *E. linza*, 14,4
	2003	1655,8	167,0/10	1404,8/85	84,0/5	*Cladostephus spongiosus*, 40,1	*Padina pavonica*, 21,1
	2005	4192,0	260,3/6	3470,5/83	461,2/11	*C. crinita*, 51,2	*C. spongiosus*, 19,4
Мыс Фиолент	2002	1879,8	126,8/7	880,3/47	872,7/46	*C. crinita*, 46,83	*C. diaphanum*, 31,9
	2003	4617,8	80,8/2	4254,6/92	282,4/6	*C. crinita*, 90,9	-
	2005	6042,85	15,45/0,3	5862,3/97	165,1/2,7	*C. crinita*, 51,0	*C. barbata*, 34,3

Биомасса фитоценоза и слагающих его отделов водорослей увеличивалась с 1984 по 2002 гг., позже этот показатель снизился, но в случае *Chlorophyta* и *Rhodophyta* он был несколько выше исходного. С годами состав доминантов донных сообществ мелководья б. Казачья почти не менялся и не выходил за пределы рода *Cystoseira*, видовой состав содоминантов – более вариабельный признак. Следовательно, именно ключевые виды, оставаясь из года в год лидерами сообщества водорослей, обеспечивали устойчивость экосистемы.

Золотой пляж. В ходе краткосрочных исследований здесь были отмечены 39 видов водорослей из 28 родов, среди которых доминировали *Rhodophyta*, а *Phaeophyta* и *Chlorophyta* были представлены в равной степени. Основу разнообразия родов формировали багрянки и бурые водоросли. Межгодичные колебания количества видов и родов находились в пределах 14-34 вида и 11-23 рода с максимумом в 2005 г. и минимумом в 2000 г. С 2002 по 2003 г. оба показателя таксономического разнообразия находились на одном уровне (по 19 видов и 17-18 родов). Соотношение количества видов трех отделов в разные годы было неодинаково, за исключением 2000 и 2003 гг. (1:1:1).

Показатель *R* в разные годы варьировал в широких пределах: от 25 до 100 %. Максимально высокая степень константности была характерна 15 % общего количества видов, представленных в каждом отделе равной долей, что было заметно выше, чем в бухтах. Большинство константных видов были морскими, олигосапробными водорослями. 31 % видов имели высокий, но не максимальный показатель встречаемости (75 %). Распределение видов по категориям постоянства, когда лидируют добавочные виды (54 %), а случайные отсутствуют, сближает фитоценозы Золотого пляжа и б. Казачья.

В составе фитоценоза Золотого пляжа постоянно встречались около половины одних и тех же видов, коэффициент их общности в разные годы составлял 26,3-57,1 % при среднем значении 40,5 %. Наибольшее число сходных видов обнаружено в структуре фитоценозов первых двух лет. Сообщество бентосных водорослей в 2003 г. по показателю K_J занимало промежуточное положение. В целом, степень подобия видовой структуры фитоценозов исследованного региона с годами снижалась. Среднее значение коэффициента общности родов (49 %) было выше, чем у видов.

Для экологической структуры сообществ мелководья Золотого пляжа было характерно ежегодное доминирование олигосапробионтов, ведущих, морских и однолетних растений. В первой половине наблюдений однолетники количественно совпадали с многолетниками, что было отмечено и для мелководья б. Казачья примерно в то же время. К 2005 г. в 2-3 раза возросло число видов в группах сапробности и прежде всего у полисапробионтов, что, возможно, является результатом повышения рекреационной нагрузки на данный участок прибрежья. Вместе с тем, суммарная доля поли- и мезосапробионтов пока еще не превышала таковую у олигосапробных видов. В 2-5 раз увеличилась видовая насыщенность солоноватоводно-морской, однолетней, многолетней, редкой и ведущей групп. Случаев снижения видовой насыщенности экологических групп на мелководье Золотого пляжа к концу наблюдений не обнаружено. В колебательном режиме изменялось число видов в сезонной группе и относительная доля видов (%) в группах полисапробионтов, солоноватоводно-морских, морских, сезонных, сопутствующих и ведущих водорослей. Сравнительно неизменной была (прежде всего в первые три года наблюдений) видовая насыщенность групп солоноватоводных и сопутствующих растений, относительная доля в сообществе обитателей распресненных вод и многолетников.

Максимум эколого-таксономического разнообразия фитоценозов Золотого пляжа приходился на 2005 г., а минимум или близкий к нему уровень – на 2000 и 2002 гг. Для разногодичной динамики фитоценозов данного региона характерна тенденция увеличения видового разнообразия как в пределах отделов, так и разных экологических групп, а также колебательный режим изменений их относительной доли в формировании эколого-таксономической структуры.

Данные табл. 2 свидетельствуют о неуклонном возрастании биомассы фитоценозов мелководья Золотого пляжа от начала до конца наблюдений, при этом различие максимума и минимума ее составляло порядок величин. Эта тенденция была особенно характерна для *Phaeophyta*, суммарная биомасса которых к 2005 г. возросла в 15 раз. В первой половине наблюдений биомасса *Phaeophyta* и *Rhodophyta* была сопоставима, во второй – это были *Chlorophyta* и *Rhodophyta*. Пик накопления биомассы фитоценозов и составляющих их отделов приходился на 2005 г. Доля биомассы *Chlorophyta* изменялась в колебательном режиме, при этом минимум в начале наблюдений сменялся максимумом – в конце. Доля *Phaeophyta* возрастала к 2003 г., оставаясь на том же уровне в последующем. Доля биомассы *Rhodophyta* изменялась по годам асинхронно с таковой у бурых. Доминантом сообщества чаще была *C. crinita*, на которую приходилось 17,5-51,2 % биомассы фитоценоза. В 2003 г. эту позицию занял *C. spongiosus* (Huds.) C. Ag. Первый доминант был отнесен к облигатным, второй – к факультативным, поскольку в 2002 и 2005 гг. он выполнял еще и роль содо-минанта. Группу содоминантов составляли 5 видов трех отделов с преобладанием *Phaeophyta*.

Мыс Фиолент. С 2002 по 2005 гг. в акватории мыса найдено 28 видов водорослей из 20 родов. Как и на ранее описанных участках крымского прибрежья, здесь доминировали красные водоросли (16 видов, 57 %), вторую позицию занимали бурые (7 видов, 25 %), третью – зеленые (5 видов, 18 %). Более половины родов приходилось на долю багрянок. Число константных видов, как и в фитоценозах Золотого пляжа, было небольшим и представлено равной долей из каждого отдела. У трети видов показатель встречаемости достигал 67 %, более 50 % видов встречались лишь в определенные годы. Они, как правило, были представителями *Rhodophyta*. Распределение видов по классам встречаемости обусловило малые величины индексов гомотонности (J_1=J_2=0,8), свидетельствующие о невысокой степени подобия видовой структуры фитоценозов разных лет. Индексам соответствовало среднее значение K_J (27 %). Из категорий постоянства наибольшее развитие имели добавочные (57 %) и постоянные виды (43 %). Категория случайных видов была не характерна фитоценозам данного участка берега, как и участка от бухты Казачья до Золотого пляжа. Последняя категория водорослей скорее является структурным элементом фитоценозов таких бухт, как Песочная и Круглая, чем более открытых и южных участков исследованного берега.

Разнообразие видов и родов *Chlorophyta* и *Rhodophyta* по годам изменялась в колебательном режиме. У первых максимум видового и родового разнообразия отмечен в начале и в конце наблюдений, у вторых – в 2005 г. Эти же

показатели у *Phaeophyta* увеличивались в начале и в конце наблюдений. Соотношение видов трех отделов по годам не совпадало между собой.

В экологической структуре лидировали ведущие (77-90 %), за небольшим исключением, однолетние (40-62 %), а также морские (54-80 %) и олигосапробные (54-65 %) водоросли. Разногодичная изменчивость структуры выражается в увеличении количества видов и их доли (в %) в группах ведущих, сезонных, морских и олигосапробных водорослей, а также в уменьшении обоих показателей в сопутствующей группе, снижении доли видов редких и солоноватоводно-морских растений. К разряду константных признаков фитоценоза мелководья мыса Фиолент следует отнести число редких видов, близкое к таковому число многолетников, мезо- и полисапробионтов. Для фитоценозов первых двух лет характерно одинаковое или сопоставимое с ним количество видов в сезонной, мезо- и олигосапробной группах, морских и многолетних водорослей.

Биомасса фитоценозов варьирует по годам от 1879,8 г·м$^{-2}$ в начале наблюдений до 6042,9 г·м$^{-2}$ – в конце. На долю зеленых водорослей приходится от 0,25 до 6,74 % суммарной биомассы фитоценоза. Для них характерно постепенное снижение биомассы и ее доли. Биомасса бурых водорослей неуклонно увеличивалась с годами в несколько раз, а в 2003 и 2005 гг. ее доля составляла 92-97 %. Этот же показатель у багрянок, наоборот, уменьшился к концу наблюдений почти в 5 раз. Следовательно, основными продуцентами на мелководье мыса Фиолент были *Phaeophyta* и прежде всего доминант *C. crinita*, что характерно и для ценозов Золотого пляжа. Ее вклад в общую биомассу был особенно велик (91 %) в 2003 г., в остальное время на ее долю приходилось около или чуть больше 50 %. Группу содоминантов летних фитоценозов формировали *C. barbata* и *Ceramium diaphanum* (Lihtf.) Roth. Только в 2003 г. фитоценоз имел монодоминантный характер, поскольку основную часть биомассы составляла *C. crinita*.

В общем в исследованном регионе Черного моря летом с 1972 по 2005 гг. произрастало 54 вида водорослей-макрофитов, среди которых доминировали *Rhodophyta* (57,4 % общего числа видов), а два других отдела были представлены приблизительно равной долей – *Chlorophyta* – 22,2 % и *Phaeophyta* – 20,4 % (табл. 3).

Идентифицированные виды в разные годы отличались своей частотой встречаемости. 12 видов, или 22,2 % их общего числа, имели максимально высокое значение коэффициента *R* (100 %) и относились к ведущим черноморским водорослям, большинство из которых морские, многолетние и олигосапробные растения. Больше всего константных видов произрастало в условиях Золотого пляжа, тогда как в бухте Казачья они отсутствовали. 10 видов имели показатель встречаемости 75 %. Около 60 % видов были зарегистрированы лишь в отдельные годы (*R* = 20-50 %). На основе данных о частоте встречаемости в разное время виды водорослей были отнесены к двум из трех возможных категорий, из которых постоянные виды (*R* > 50 %) составляли 41 %, добавочные (*R* = 25-50 %) – 59 %. Категория случайных видов (*R* < 25 %) не характерна для фитоценозов исследованного региона Черного моря.

Таблица 3. **Эколого-флористическая характеристика донных фитоценозов и встречаемость в них водорослей-макрофитов мелководья Черного моря в разные годы**

Показатель	Годы				Коэффициент встречаемости (%)
	70-е	80-е	90-е	2000-е	
Chlorophyta	Кол-во видов/родов, ед. % общего числа видов				100
	2/2 12,0	8/5 28,0	6/4 28,6	11/6 21,0	
Phaeophyta	8/7 47,0	8/7 28,0	4/4 19,0	11/10 21,0	100
Rhodophyta	7/6 41,0	13/11 44,0	11/9 52,0	31/8 58,0	100
Всего видов/родов	17/15	29/23	21/17	53/33	
Кол-во видов, ед./% общего числа видов					
Олигосапробных	10/59,0	18/62,0	11/52,0	34/64,2	100
Мезосапробных	5/29,0	7/24,0	9/43,0	14/26,4	100
Полисапробных	2/12,0	4/14,0	1/5,0	5/9,4	100
Морских	14/82,0	20/69,0	13/62,0	38/72,0	100
Солоноватоводно-морских	3/18,0	8/28,0	8/38,0	13/24,0	100
Солоноватоводных	-	1/3,0	-	2/4,0	50
Однолетних	4/25,0	11/38,0	9/43,0	21/40,0	100
Многолетних	9/50,0	13/45,0	9/43,0	20/38,0	100
Сезонных	4/25,0	5/17,0	3/14,0	12/22,0	100
Ведущих	15/88,0	24/83,0	18/86,0	38/72,0	100
Сопутствующих	1/6,0	3/10,0	1/5,0	6/11,0	100
Редких	1/6,0	2/7,0	2/9,0	9/17,0	100

Среднее значение коэффициента Жаккара (53 %) указывает на то, что стабильный компонент структуры фитоценозов мелководья составляет чуть больше половины общего количества выявленных видов. Попарное сравнение видовых списков в разные годы показало, что их сходство особенно велико в смежные десятилетия и незначительно в начале и конце каждого из них. В сообществах 70-х и 80-х гг. наблюдалось много одинаковых видов среди *Phaeophyta*, в 80-х и 90-х гг. – среди *Chlorophyta* и *Rhodophyta*, в 80-х и 2000-х – во всех трех отделах.

Максимум видового разнообразия макрофитобентоса в целом и каждого из отделов приходится на начало 2000-х годов (52 вида), а минимум – на 70-е годы прошлого столетия, за исключением *Phaeophyta*, у которых наименьшее число видов в донных ценозах было зарегистрировано в 90-е годы.

Идентифицированные виды относились к 34 родам, более половины которых приходилось на долю *Rhodophyta*. Среди родов наиболее богаты видами

(3-6 видов) *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Ceramium* и *Polysiphonia* из *Chlorophyta* и *Rhodophyta*. Многовидовые роды составили 12 % общего разнообразия таких таксонов. Минимум и максимум разнообразия родов и видов совпадали во времени. Число видов и родов красных и зеленых водорослей изменялось по годам в колебательном режиме. Бурые водоросли в 70-80-е годы были представлены в ценозах мелководья равным числом видов и родов, а на 90-2000-е годы приходился их минимальный и максимальный уровень.

Среди экологических групп по числу видов и их доле в структуре фитоценозов доминировали олигосапробные, морские, ведущие и однолетние водоросли, при этом видовая насыщенность группы многолетников мало отличалась от однолетников. Максимум числа видов во всех группах был отмечен в 2000-е годы, а минимум – в 70-90-е. Число видов большей части экологических групп варьировало в колебательном режиме и только у мезосапробной, солоноватоводно-морской и редкой групп оно увеличивалось до конца наблюдений. У большинства групп была 100 %-я встречаемость.

Полученные данные свидетельствуют о том, что большинство исследованных признаков донных фитоценозов мелководья моря испытывают межгодовые изменения разнонаправленного характера и гораздо меньше тех показателей, которые нельзя отнести к стабильным или близким к ним. Изменениям в сторону увеличения к концу наблюдений в отдельных районах подвержены общее видовое и родовое разнообразие, количество видов, а иногда и их доля в таких группах, как ведущая, редкая, морская, солоноватоводно-морская, в каждой группе сапробности и разной продолжительности вегетации. Подобная тенденция характерна для динамики биомассы фитоценоза, зеленых и бурых водорослей. В трех из пяти изученных районов наиболее часто отмечали возрастание количества видов красных, олигосапробных, солоноватоводно-морских и однолетних водорослей. Из 18 признаков, подверженных количественному увеличению к концу наблюдений, 9 и 15 приходятся на фитоценозы мыса Фиолент и Золотого пляжа, на остальных участках прибрежья их число не превышало пяти. Такое различие может быть объяснено разницей экологического характера (открытые и полуоткрытые участки моря), а также разной продолжительностью наблюдений.

К концу наблюдений в некоторых районах наметилась тенденция к уменьшению абсолютного и относительного количества видов и суммарной биомассы *Chlorophyta* и *Rhodophyta*, доли *Phaeophyta*, а также групп редких, солоноватоводно-морских, морских, ведущих, олиго- и полисапробных водорослей, количество и доля видов сопутствующих и сезонных растений. Из 19 признаков, претерпевающих изменения со знаком «минус», 12 приходилось на фитоценоз мыса Фиолент, 7 – бухты Круглая и только 1 – на фитоценоз Золотого пляжа.

Позицию стабильных или близких к ним характеристик исследованных сообществ занимали численность видов солоноватоводного (Золотой пляж, б. Песочная), сопутствующего и многолетнего комплексов (Золотой пляж), у поли- и мезосапробионтов (мыс Фиолент и б. Круглая), число и доля видов *Chlorophyta*

(б. Круглая), число редких, многолетних (мыс Фиолент) и доля видов морской группы (б. Песочная). Смена доминантов была незначительной и в трех из пяти районов неизменно доминировала одна и та же водоросль – *Cystoseira crinita*.

Заключение

В результате многолетних исследований выявлены структурно-функциональные особенности летнего макрофитобентоса и его флуктуации в условиях прибрежного экотона Черного моря (район г. Севастополя). В летних сообществах открытых и полузакрытых участков прибрежья макрофитобентос представляли 54 вида водорослей из 34 родов, что составляет, соответственно, 23 и 27 % таковых в таксономической структуре бентосной флоры всего Черного моря. Таксономическое разнообразие *Rhodophyta*, как правило, превосходит таковое у представителей *Chlorophyta* и *Phaeophyta*. Пятая часть идентифицированных видов имеет 100 %-ю встречаемость в сообществах разных лет. На открытых участках прибрежья доля константных видов неизменно выше, чем на полузакрытых. Значения коэффициента общности видов свидетельствуют о том, что постоянный компонент видовой структуры составляет более половины их общего числа. Сходство видовых комплексов наиболее выражено в смежные десятилетия, тогда как в начале и конце каждого из них оно невелико. Максимум общего видового разнообразия макрофитов и в пределах каждого из отделов приходится на начало 2000-х гг., а минимум – на 70-е годы прошлого столетия, кроме *Phaeophyta*, которые наименьшим числом видов были представлены в сообществах 90-х гг. Минимум и максимум разнообразия видов и родов совпадают во времени.

Основу экологической структуры составляют олигосапробная, морская, ведущая и однолетняя группы, доминирующие по абсолютному и относительному числу видов. Большинство экологических групп имеют 100 %-ю встречаемость. Максимум видового разнообразия каждой из этих групп отмечен в 2000-е годы настоящего столетия, а минимум – в 70-90-е годы прошлого.

Проведенные исследования показали, что большинство структурно-функциональных признаков прибрежных донных фитоценозов Черного моря испытывают межгодовые изменения разнонаправленного характера, показатели которых нельзя отнести к стабильным или близким к таковым. С годами увеличивается абсолютное число видов всех отделов и экологических групп, а также биомасса фитоценозов. Количественные изменения в сторону уменьшения характерны для относительной доли большинства видов и их суммарной биомассы. Разнонаправленные количественные вариации (колебательный режим) претепевают относительное число видов *Phaeophyta*, биомасса *Chlorophyta* и количественное соотношение видов трех отделов. Такие разнонаправленные многолетние изменения, а также то, что стабильный компонент фитоценозов мелководья включает более половины общего количества обнаруженных видов, позволяют утверждать, что состояние макрофитного звена в исследуемый период можно рассматривать как динамически равновесное и обеспечивающее устойчивость такой биосистемы во времени.

I.K. Evstigneeva

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

FLUCTUATIONS OR DIFFERENT YEARS CHANGEABILITY OF PHYTOCENOSIS OF THE OFF-SHORE ECOTONE CONCERNING THE BAYS OF THE BLACK SEA

While long-termed investigating structure-functional features of the summer macrophytobenthos were highlighted as well as its fluctuations within the off-shore ecotone of the Black Sea. It was shown, that the most of ground phytocenosis features were undergone interannual wide range changes to be far fewer than that estimates indicating a stable level. A character of changes and the fact that more than a half of species have been constantly forming phytocenosis within different years enable to consider the state of macrophyte link as dynamically steady one to provide the whole biosystem with stability in time.

K e y w o r d s : macrophytes, Black Sea, off-shore ecotone, fluctuations, ecology-taxonomical diversity, biomass.

Дажо Р. Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.

Иванов В.А., Ястреб В.П. Зона сопряжения суши и моря – открытая принципиально неустойчивая геоэкосистема // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. Вып. 14. – Севастополь, 2006. – С. 16-33.

Казаков Л.К. Ландшафтоведение: природные и природно-антропогенные ландшафты. – М.: МНЭПУ, 2004. – 264 с.

Калугина-Гутник А.А. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. – М., 1969. – С. 105-113.

Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 384 с.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – 447 с.

Получена 22.06.07

Подписала в печать Г.Г. Миничева