

ПРОДУКЦИОННЫЕ ДОМИНАНТЫ ФИТОБЕНТОСА КРЫМСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ ЧЁРНОГО МОРЯ *

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: Приведены сведения о видовом составе и вкладе в формирование биомассы основных продуцентов в макрофитобентосе на юго-западе и юге Крыма с включением акваторий мысов Лукулл, Фиолент, Сарыч, у Херсонеса Таврического и в районе скалы Дива и горы Кошка. Система продукционного доминирования повсеместно состоит из групп абсолютных доминантов, доминантов, субдоминантов, второстепенных и малозначимых видов. Установлено, что чем меньше продукционный потенциал группы, тем выше её видовое разнообразие. К видам высоких категорий доминирования относятся *Ericaria crinita*, *Gongolaria barbata*, *Vertebrata subulifera*, *Phyllophora crispa*, большая часть которых имеет охранный статус. Среди ключевых продуцентов отсутствуют индикаторы высокого уровня загрязнения и распреснения морской среды и доминируют типично морские, многолетние, олигосапробные и ведущие виды. Преобладающие типы горизонтальной изменчивости абсолютной фитомассы всех продуцентов являются умеренными по степени проявления. Направленность горизонтальных изменений абсолютной и относительной фитомассы чаще совпадает. Неоднородность распределения абсолютной фитомассы между районами наиболее характерна для фитоценозов на глубине 10 м. Интенсивность вертикальных вариаций абсолютной фитомассы превышает биологическую «норму». Вклад групп с высокой фитомассой, как правило, отличается постоянством. Вертикальная изменчивость абсолютной и относительной фитомассы наиболее выражена в районе мыса Сарыч, а среди групп — у малозначимых видов. У большинства групп в диапазон экологических оптимумов входят глубины 1–5 м, и только у абсолютно доминантных и второстепенных видов — 3–5 и 0,5–1 м соответственно.

Ключевые слова: Чёрное море, Крым, макроводоросли, фитомасса, продуценты, пространственное распределение, изменчивость

Введение

Макроводоросли вносят существенный вклад в формирование не только облика донной растительности морей, но и её продукционного потенциала. Поэтому их биомасса является важной характеристикой любого альгоценоза. Виды или их группы, входящие в состав растительных сообществ, проявляют неодинаковое участие в продукционных процессах [Работнов, 1983]. Для донной растительности в Чёрном море характерно количественное преобладание (доминирование) отдельных видов, которые, образуя растительный полог, создают среду обитания для многих гидробионтов и играют важную роль в обеспечении долгосрочной стабильности сообщества [Lisner et al., 2023]. Результаты анализов не только общей численности и биомассы видов в составе фитобентоса, но и отдельно его доминантов, в связи с увеличением стоков и иных неблагоприятных воздействий, могут послужить для оценки уровня эвтрофикации и неорганического загрязнения водных масс.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1).

Подходов к выделению доминантов в растительных сообществах много и выбрать из них универсальный для всех ситуаций и задач непросто [Баканов, 2005]. Тем не менее для полевых условий в качестве наиболее приемлемой считается оценка доминирования на базе сведений об обилии видов [Дуленин, 2020]. В настоящей работе, как и в ряде других, мы придерживаемся классификации видов, основывающейся на учёте их относительной фитомассы [Баканов, 2005; Евстигнеева, Танковская, 2023; Евстигнеева, Танковская, 2025].

Цель работы — оценить разнообразие ключевых продуцентов, выявить особенности количественного развития и распределения их в донных фитоценозах юго-западного и южного участков побережья Крыма.

Основными направлениями исследования стали:

- видовое и экологическое разнообразие, категории и частота доминирования, а также встречаемость ключевых продуцентов в акватории пяти районов Крымского побережья;
- особенности горизонтального (между разными районами на одной и той же глубине) и вертикального (по глубинам в границах каждого из обследованных районов) распределения абсолютной и относительной фитомассы разных групп продукционного доминирования, а также абсолютного и относительного числа видов второстепенной и малозначимой категорий.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили пробы фитобентоса, собранные в летние месяцы 2020–2022 гг., в период массовой вегетации водорослей. Район альгологических работ включал акватории мыса Лукулл (район I), Херсонеса Таврического (район II), мыса Фиолент (район III), мыса Сарыч (район IV), у скалы Дива и горы Кошка (район V) (рис. 1). Перечисленные районы относятся к особо охраняемым природным территориям на юго-западном и южном участках Крымского побережья.



Рис. 1. Районы исследования: I — Природно-аквальный комплекс (ПАК) у мыса Лукулл, II — ПАК у Херсонеса Таврического, III — ПАК у мыса Фиолент, IV — ПАК у мыса Сарыч, V — ПАК у скалы Дива и горы Кошка

Отбор проб проводили по методу вертикальных гидробиотических разрезов с помощью водолаза на глубинах 0,5; 1; 3; 5; 10 и 15 м до границы распространения водорослей, в четырёхкратной повторности с применением учётных площадок размером 25 × 25 см [Калугина, 1969]. Всего было собрано 120 количественных и качественных проб. Их камеральная обработка проходила в лаборатории, где определяли видовой состав водорослей с применением микроскопа «Армед XS-90» и сырую фитомассу на электронных весах «ВК-600». При идентификации видов руководствовались отечественным определителем [Зинова, 1967] с учётом результатов последних номенклатурных ревизий [Guiry M., Guiry G.]. Виды распределяли по экологическим группам в соответствии со шкалой, предложенной А. А. Калугиной-Гутник [Калугина-Гутник, 1975]. По индивидуальной фитомассе и с применением шкалы продукционного доминирования Е. Л. Любарского выделяли группы малозначимых и второстепенных видов, субдоминантов, доминантов и абсолютных доминантов. Абсолютные доминанты, доминанты и субдоминанты были условно отнесены к высоким категориям доминирования, второстепенные и малозначимые — к низким. Для описания комплекса продуцентов привлекали данные об их встречаемости (R, %) и частоте доминирования согласно Де Фризу [Баканов, 2005].

Для характеристики пространственной изменчивости фитомассы, а в случае второстепенных и малозначимых элементов ещё и числа их видов, определяли среднее значение показателя с доверительным интервалом (уровень значимости 0,05) [Жукова, Минец, 2019]. По величине коэффициента вариации (C_v , %) оценивали тип изменчивости признаков согласно шкале Г. Н. Зайцева (небольшое варьирование, верхне- и нижненормальный, значительный, большой, очень большой, аномально высокий) [Зайцев, 1990].

Результаты и обсуждение

Видовое и экологическое разнообразие, категории и частота доминирования ключевых продуцентов. Продуценты высоких категорий доминирования (абсолютный доминант, доминант и субдоминант) в составе фитоценозов на юго-западе и юге Крымского побережья относятся к 14 видам 14 родов отделов Chlorophyta (Ch), Heterokontophyta (Het) и Rhodophyta (Rh) (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав ключевых продуцентов и частота их доминирования в районах исследований

Вид	Район обнаружения	Глубина, м					
		0,5	1	3	5	10	15
абсолютные доминанты							
<i>Gongolaria barbata</i> (Stackh.) Kuntze	I–III	20*	40			20	
<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari et Guiry	III–V	20	40	60	40	40	20
<i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P. S. Dixon	V					20	40
доминанты							
<i>Gongolaria barbata</i>	I, II, IV, V	60		20	60	20	
<i>Ericaria crinita</i>	I, II, IV, V	60	40	20	40		20
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	II	20					
<i>Phyllophora crispa</i>	II, IV					40	
<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze	I–III, V		60	80			
<i>Bonnemaisonia hamifera</i> Hariot	V						20
субдоминанты							
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh.	IV	20					
<i>Bryopsis hypnoides</i> J.V. Lamour.	V				20		
<i>Gongolaria barbata</i>	II, IV	20	40	20			

Продолжение таблицы №1

Вид	Район обнаружения	Глубина, м					
		0,5	1	3	5	10	15
<i>Ericaria crinita</i>	I, III, IV	20	20	20	20		
<i>Cladostephus spongiosus</i> (Huds.) C. Agardh	I		20				
<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanard.	V					20	
<i>Vertebrata subulifera</i>	I–IV		40	60	20	20	20
<i>Ceramium ciliatum</i>	III	20					
<i>Phyllophora crispa</i>	I, IV, V			20	20	20	
<i>Bonnemaisonia hamifera</i>	V					20	
<i>Rhodochorton purpureum</i> (Light Rosenv.)	III, IV					20	40
<i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh)	IV					20	
<i>Jania virgata</i> (Zanard.) Montagne	V	20					

Примечание: частота доминирования вида в %.

Немногочисленная группа *абсолютных доминантов* состоит из двух видов Het и одного вида Rh, относящихся к трём родам и имеющих разную встречаемость в фитальной зоне. Среди видов максимально высоким коэффициентом R в качестве абсолютного доминанта отличается *Ericaria crinita* (Duby) Molinari et Guiry, выполняющая важную структурную функцию в донных сообществах всего Чёрного моря. У остальных представителей группы этот показатель вдвое и даже втрое ниже (табл. 1). Встречаемость же всей группы в целом в фитали каждого из районов составляет 40–89 %, а на каждой глубине в разных районах — 17–100 %.

Видовое разнообразие группы *доминантов* вдвое больше, чем абсолютных доминантов, поскольку она состоит из вышеперечисленных видов с включением *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh, *Vertebrata subulifera* (C. Agardh) Kuntze и *Bonnemaisonia hamifera* Hariot. Все они относятся к шести родам отделов Het и Rh. Среди доминантных видов *Gongolaria barbata* (Stackh.) Kuntze и *E. crinita* выделяются высоким коэффициентом R на разных глубинах (67 и 83 %) в границах каждого района в отдельности. Встречаемость доминантной группы во всех районах, но в пределах каждого из горизонтов в отдельности, изменяется от 40 до 80 %, а в каждом районе на всех горизонтах — от 33 до 83 %. Частота доминирования группы составляет 20–80 %.

Самой разнообразной по числу видов и надвидовых таксонов среди групп высоких категорий продукционного доминирования является *субдоминантная* группа. Она состоит из 13 видов 13 родов, принадлежащих трём отделам. Пять видов, входящих в эту категорию, ранее были отмечены в качестве абсолютных доминантов и доминантов. В исследованном диапазоне глубин наиболее распространёнными субдоминантами являются *V. subulifera* (встречаемость в таком качестве — 83 %) и *E. crinita* (встречаемость — 67 %). За ними следуют *G. barbata* и *Phyllophora crispa* (Huds.) P.S. Dixon (встречаемость — 50 %). Остальные виды как субдоминанты встречаются исключительно на какой-то одной из глубин. В целом встречаемость всей группы субдоминантов в разных районах, в пределах каждой из глубин, изменяется от 40 до 100 % с минимумом на глубине 15 м и максимумом на 1 и 10 м. Частота субдоминирования видов варьирует от 20 до 60 % с преобладанием меньшей величины.

Фитомасса разных групп доминирования. Абсолютные доминанты. Их общая абсолютная фитомасса (АФ) варьирует достаточно широко, с размахом в 4335 г·м⁻². На горизонтах 3 и 5 м эта группа имеет самую высокую среднюю АФ, а на крайних для вертикального разреза глубинах (0,5 и 15 м) — самую низкую (рис. 2).

Судя по величинам коэффициента C_v , в зоне от 0,5 до 5 м в каждом районе средняя АФ абсолютных доминантов меняется незначительно («нижненормальное» варьирование), после 5 м показатель резко снижается (тип изменчивости «значительный») (рис. 3). Логично предположить, что в местах с минимальным движением воды обрыв слоевищ должен отсутствовать, но в реальности снижается численность растений всех возрастов, и прежде всего самых старых из них. Отсутствие сенильных слоевищ в местах с незначительным движением воды можно увязать с изменением интенсивности метаболизма в онтогенезе растений.

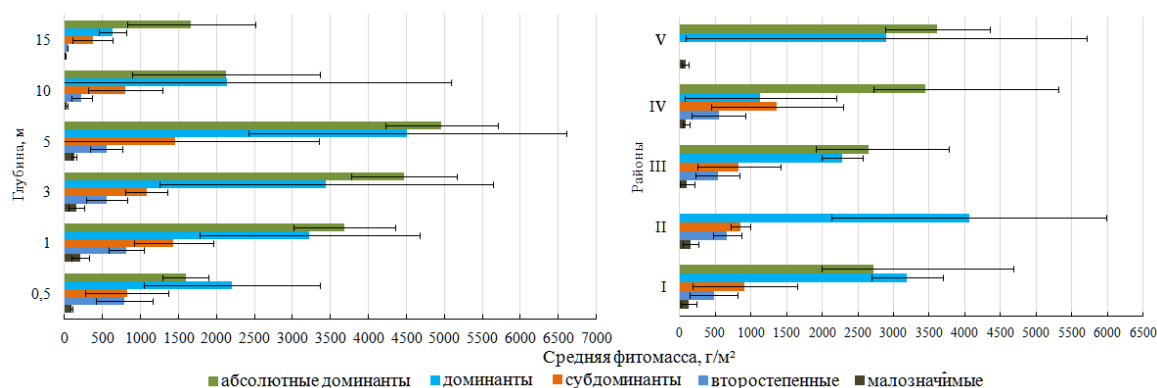


Рис. 2. Пространственное изменение средней фитомассы водорослей в исследуемых акваториях

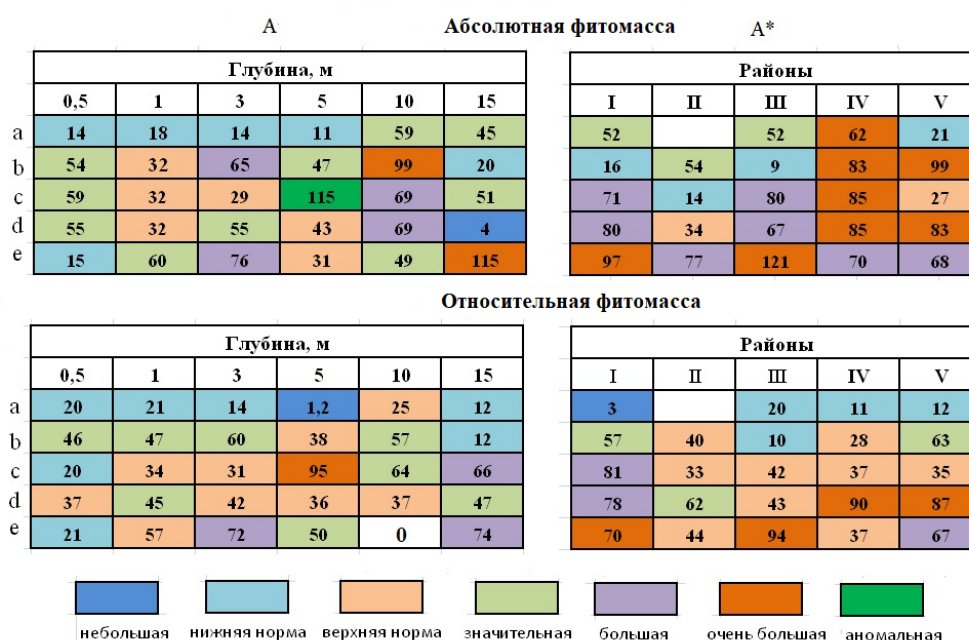


Рис. 3. Типы изменчивости абсолютной и относительной фитомассы по глубинам (А) и в разных районах (А*): а — абсолютно доминантная, б — доминантная, с — субдоминантная, д — второстепенная, е — малозначимая группы. Цифрами обозначен коэффициент вариации

Анализ горизонтального распределения АФ абсолютных доминантов, то есть между районами на каждом горизонте, показал, что в большинстве случаев её максимум приходится на глубины 3 и 5 м, а сама изменчивость продукционной характеристики, согласно шкале Г. Н. Зайцева, чаще бывает «нижненормальной». Минимальный показатель отмечен на глубине 10 и 15 м. Особенностью вертикального распределения АФ является возрастание её величины, средней для фитали в каждом районе, в направлении от юго-западного района I к южному району V (рис. 2). Наличие пустой ячейки на рисунке 3 объясняется тем, что в районе II абсолютный доминант присутствует только на глубине 0,5 м и тогда расчёт среднего значения фитомассы привел бы к существенному занижению реальных цифр.

АФ видов и их групп на всех участках побережья и фитали очень различается и отражает неодинаковый уровень их продукционной активности, поэтому более приемлемым представляется анализ не только абсолютных величин фитомассы, но и относительных, выраженных в процентах. Такой принцип оперирования данными был принят за основу при анализе флор разных участков дальневосточных морей России [Сёмкин и др., 2010]. Относительная

фитомасса (ОФ) абсолютных доминантов варьирует от 47 до 81 %. ОФ, средняя для районов, на каждой глубине совпадает и только на 10 и 15 м немного увеличивается. Значения коэффициента вариации относительного показателя низкие (рис. 3). ОФ, средняя для всех горизонтов фитали в каждом районе, где встречались абсолютные доминанты, начиная с района III, возрастает вплоть до максимума в южной части исследованного побережья.

Доминанты. В каждом из районов, во всём диапазоне глубин, доминанты распределяются неравномерно, что подтверждает размах значений их встречаемости. Так, присутствие этой группы в акватории района II отмечено только на глубине 0,5 м, зато в районе III она распространена по всей фитали. Общая АФ группы в разных районах и по глубинам колеблется с размахом в 1,5 раза больше, чем у абсолютных доминантов.

Максимум средней АФ этой группы для всей совокупности районов отмечен на глубине 5 м, где её R составляет 80 %, и она отличается самым большим разнообразием. На глубине 15 м доминанты обнаружены только в районах IV и V, где их средняя АФ в 3–7 раз ниже, чем на других горизонтах. Функцию доминанта здесь выполняют *B. hamifera* и *E. crinita*. Преобладающая в моменте *B. hamifera* не формирует крупные заросли даже при отсутствии конкуренции с другими немногочисленными видами, способными успешно развиваться в условиях нижней фитали. Очевидно, что и для *E. crinita* условия, складывающиеся на глубине 15 м, не всегда обеспечивают высокий уровень её функционирования.

Изменения фитомассы доминантов по районам в большей части фитали относятся к «значительным», «большим», «очень большим» и (гораздо реже) «нормальным» (рис. 3). Батиметрическая (вертикальная) вариабельность общей АФ доминантов имеет более широкие границы ($C_v = 9-99\%$), чем горизонтальная, то есть в разных районах, на каждой глубине в отдельности. Высоким постоянством анализируемый признак отличается в районах I и III, низким — в районах II и V. В первой паре районов доминантная группа представлена одним видом (*V. subulifera*) с одинаковым вкладом в общую фитомассу, тогда как в районах II и V она богаче по количеству видов и разнообразнее по доле своего участия в продукционном процессе. Типы вертикальных вариаций АФ доминантов те же, что и горизонтальных, но с преобладанием более умеренных по силе своего проявления.

ОФ группы доминантов варьирует с размахом почти вдвое больше, чем у абсолютных доминантов. Области максимума средних для районов величин ОФ приходятся на акватории у мыса Лукулл (район I) и Херсонеса Таврического (район II). Этот же показатель, средний для районов, на первых трёх горизонтах примерно одинаковый, на 5 м достигает максимума, а на 10 и 15 м заметно снижается. Типы горизонтальной и вертикальной изменчивости ОФ, подобно изменениям АФ группы, совпадают между собой.

Субдоминанты. Представители группы обнаружены во всех районах, но не на каждом горизонте фитали (табл. 2). В районе III она отсутствует только на глубине 5 м ($R = 83\%$), на остальных участках акватории встречаемость группы гораздо ниже (33–67 %). К субдоминантам в обследованных районах относятся виды трёх отделов, преимущественно Rh и Het. Наибольшим видовым разнообразием выделяется группа в районе IV, а среди глубин — на 10 м.

АФ субдоминантов варьирует в широком диапазоне, при котором её крайние значения отличаются на порядок. Особенностью вертикального распределения АФ, средней для всей фитали, является приблизительное равенство её значений у группы в I–III и V районах, которые, в свою очередь, в 1,5–1,6 раза ниже, чем в акватории района IV. Распределение этого показателя между районами на горизонтах от 1 до 5 м характеризуется почти полным совпадением его величин, которые на порядок ниже, чем на остальных участках. ОФ данной группы варьирует так же широко, как и АФ. Причём на малых глубинах показатель изменяется по районам без превышения биологической «нормы», а ниже глубины 3 м его изменчивость усиливается до «значительной», «большой» и «очень большой» (рис. 3). Вертикальные изменения ОФ, в отличие от горизонтальных, в большинстве районов остаются в пределах «нормы».

Таблица 2

Видовой состав и встречаемость (R, %) группы субдоминантов

	Глубина, м						
	0,5	1	3	5	10	15	
I	–	–	<i>C. spongiosus</i> , <i>V. subulifera</i>	<i>E. crinita</i>	<i>E. crinita</i> , <i>V. subulifera</i> , <i>Ph. crispa</i>	–	50
II	–	<i>G. barbata</i>	<i>V. subulifera</i>	–	–	–	33
III	<i>G. barbata</i> , <i>C. ciliatum</i>	<i>E. crinita</i> , <i>V. subulifera</i>	<i>G. barbata</i>	–	<i>Rh. purpureum</i>	<i>Rh. purpureum</i> , <i>V. subulifera</i>	83
IV	<i>U. rigida</i> , <i>E. crinita</i>	<i>G. barbata</i> , <i>V. subulifera</i>	<i>V. subulifera</i>	<i>V. subulifera</i> , <i>Ph. crispa</i>	<i>S. strictum</i>	<i>Rh. purpureum</i>	100
V	<i>J. virgata</i>	–	<i>Ph. crispa</i>	<i>B. hypnoides</i>	<i>N. filiformis</i> , <i>B. hamifera</i>	–	67
R	60	60	100	60	80	60	

Второстепенные и малозначимые виды. Особое внимание привлекают группы второстепенных и малозначимых видов. Их вклад в формирование фитомассы ценозов существенно ниже, чем у ранее описанных категорий, но их встречаемость на разных глубинах и в разных районах, а также видовое разнообразие заметно выше.

Второстепенные виды на глубинах от 0,5 до 10 м обнаружены во всех районах, на 15 м — только в двух из них. АФ второстепенных видов, средняя для районов на каждом из горизонтов, колеблется в широких границах, обнаруживая тенденцию к снижению с увеличением глубины. Величина АФ, средняя для всей фитали, в каждом районе примерно одинаковая (рис. 2). Горизонтальные изменения АФ, а также ОФ на каждой из глубин отличаются меньшей интенсивностью, чем вертикальные (рис. 3). В целом доля фитомассы второстепенных видов составляет 1–13 % и очень редко — четверть общей АФ группы.

Малозначимые виды среди групп продукционного доминирования выделяются высоким уровнем R: они присутствуют в каждом районе на горизонтах от 0,5 до 10 м. Только на 15 м зона их распространения ограничена районами III–V. Горизонтальное распределение АФ малозначимой группы на каждом горизонте отличается широким диапазоном её средних значений с минимумом на самой большой глубине и максимумом на уровне 1 м (рис. 2). Ниже горизонта 0,5 м средняя для районов АФ видов этой категории обратно зависима от глубины.

Величина коэффициента вариации АФ малозначимых видов по глубинам в отдельно взятых районах выше, чем между всеми районами, но на каждой из глубин в отдельности. Доля фитомассы такой группы видов повсеместно мала и составляет не более 6 %. Средняя для глубин ОФ в районах I, II и III совпадает, превышая таковую в остальных. Этот же показатель, средний для районов, на глубинах от 0,5 до 5 м вдвое и даже втрое выше, чем на 10 и 15 м. Подобно АФ, горизонтальные изменения относительного показателя существенно меньше, чем вертикальные.

Малозначимые и второстепенные виды с малой долей участия в процессах формирования фитомассы занимают первое и второе места по вкладу в общее видовое разнообразие фитоценоза. Абсолютное число *второстепенных* видов изменяется от 14 в районе III до 21 в районе IV. Среди них доминируют красные водоросли, тогда как зелёные и бурые периодически исчезают из состава этой группы. Доля их участия в общей видовой структуре фитоценозов варьирует от 8 до 37 %. Среднее для всей совокупности районов число второстепенных видов на разных горизонтах отличается незначительно, чего не скажешь об этом показателе, среднем для фитали каждого района в отдельности (рис. 4). Так, на глубинах 0,5 и 1 м он в несколько раз выше, чем на горизонтах от 3 до 15 м. По степени проявления изменчивость абсолютного числа второстепенных видов между районами или по глубинам соответствует биологической «норме» или превышает её.

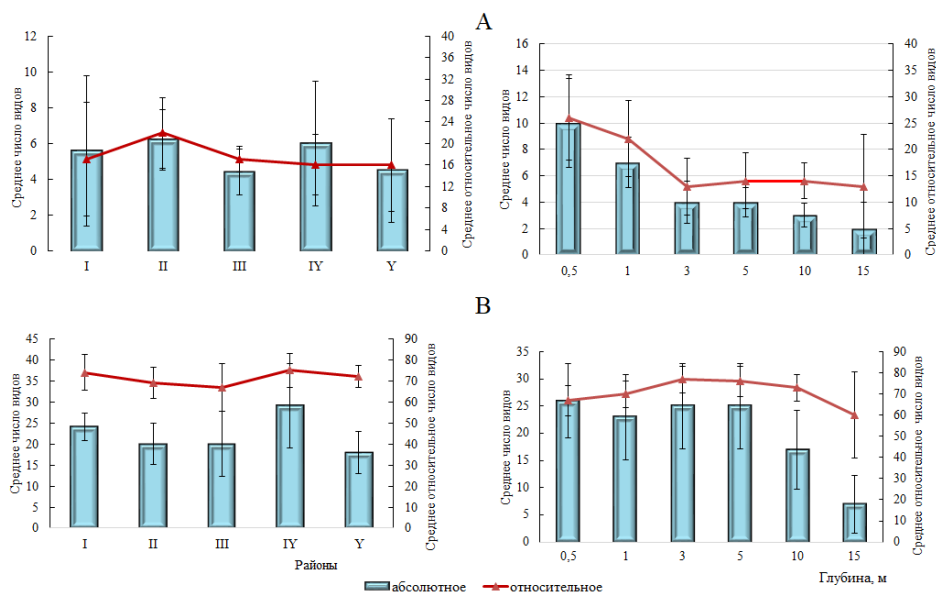


Рис. 4. Изменение среднего числа видов второстепенной (А) и малозначимой (В) категорий

Численное преимущество *малозначимых* видов зафиксировано повсеместно. Их общее видовое разнообразие особенно велико на первых двух горизонтах. Отмечено, что глубины, на которые приходится максимум абсолютного числа малозначимых видов, в разных районах не совпадали. В районах I и IV максимальное число видов данной категории приходится на глубину 5 м, в районе II — 10 м, в районе III — 1 м и в районе V — 0,5 м. Такое же территориальное разграничение наблюдается и по локации минимального или близкого к нему уровня анализируемого показателя. В районах I и II он отмечен на глубине 1 м, в остальных — на 15 м. Среднее для глубин в каждом районе абсолютное число видов колеблется от $7,3 \pm 5,3$ до $25,8 \pm 6,5$ и, как правило, без превышения «нормы» (рис. 3, 4). На долю малозначимых видов в общей структуре фитоценозов в районах исследований приходится 40–87 %.

Обсуждение

В результате гидрботанических исследований на юго-западном и южном участках Крымского побережья получены сведения об эколого-таксономическом составе ключевых продуцентов и их количественном развитии. Среди абсолютных доминантов, доминантов и субдоминантов присутствуют 2 вида зелёных, 5 видов бурых и 7 видов красных водорослей. Следовательно, видовое доминирование красных водорослей в бентосе Чёрного моря [Калугина-Гутник, 1975] характерно и для базовых продуцентов в районах проведения исследований. Группа абсолютных доминантов состоит из бурых и преимущественно красных водорослей, в состав доминантов входят такие же отделы, представленные тремя видами каждый. Более разнообразной по видовому и флористическому составу выглядит субдоминантная группа, включающая виды трёх отделов. Каждый род представлен одним видом, и по родовому обилию отделы располагаются в таком порядке: Rh > Het > Ch. Среди продукционных лидеров имеются ведущие компоненты черноморских растительных ассоциаций [Калугина-Гутник, 1975; Мильчакова, Александров, Рябогина, 2019].

Важно отметить, что среди макроводорослей исследованных акваторий зафиксировано присутствие инвазивного вида *Bonnemaisonia hamifera* Hariot. Начало её массовой инвазии в Чёрное море приходится на 2015–2016 гг. Её первичным центром принято считать Кавказское побережье

[Симакова, Смирнов, 2017]. В 2017 г. немногочисленные талломы были обнаружены у мыса Мартьян [Садогурский, Белич, Садогурская, 2023]. Во время наших исследований на юге Крыма, в районе скалы Дива и горы Кошка, на глубине 15 м, количественное развитие вида позволило причислить его к группе доминантов.

Примечательно, что один и тот же вид, но на разных горизонтах фитали и в различных районах, может совмещать функции абсолютного доминанта, доминанта и субдоминанта (*G. barbata*, *E. crinita*, *Ph. crispa*), доминанта и субдоминанта (*V. subulifera*, *B. hamifera*), исключительно доминанта (*Sph. cirrosa*) или субдоминанта (все остальные). Исследования показали, что это применимо не только к отдельным видам, но и к группам видов разной категории доминирования. Так, на глубине от 0,5 до 5 м в пределах одного из районов стало возможным одновременное функционирование абсолютных доминантов и доминантов.

Экологическая структура видовых комплексов в фитобентосе Чёрного моря отражает соотношение групп видов с разной галобностью, сапробностью, встречаемостью и продолжительностью вегетации [Калугина-Гутник, 1975]. Среди ключевых продуцентов на юго-западном и южном участках Крымского побережья отсутствуют виды-индикаторы высокого уровня загрязнения (полисапробионты) и распреснения (солонатоводные) среды обитания макроводорослей. Их большинство является типично морскими, многолетними, олигосапробными и ведущими видами. По возрастанию доли в составе доминантного комплекса на исследованных участках Крымского побережья группы располагаются в следующем порядке: морские (92 %), олигосапробные (85 %), многолетние (77 %), ведущие (69 %). То есть наиболее однородными выглядят галобная и сапробная части экологического спектра. В целом же экологическая структура видового комплекса базовых продуцентов в районе исследований соответствует таковой в фитобентосе всего Чёрного моря, за исключением того, что вместо однолетников доминируют многолетние водоросли. По наблюдению А. А. Калугиной-Гутник [Калугина-Гутник, 1975], именно многолетние виды во все сезоны года являются доминантами и субдоминантами морских растительных сообществ.

Среди ключевых продуцентов наибольшим таксономическим разнообразием отличается группа субдоминантов, наименьшим — абсолютных доминантов. Базовой составляющей продукционного потенциала донной растительности на юго-западе и юге Крыма является фитомасса *G. barbata*, *E. crinita*, *Ph. crispa* и *V. subulifera*. Перечисленные виды сохраняют позицию ключевых продуцентов в акваториях как с охранным статусом, так и длительное время испытывающих антропогенную нагрузку [Евстигнеева, 2006; Ковардаков и др., 2009; Садогурский, Садогурская, Белич, 2016].

Анализ вертикального распределения АФ всех участников процесса создания фитомассы показал, что локация максимума этого показателя разнесена в пространстве. Максимум АФ абсолютных доминантов приходился на глубины 3 и 5 м, второстепенных видов — на 0,5 и 1 м. У остальных групп он был зафиксирован в зоне от 1 до 5 м. А. А. Дулениным предложено называть глубины с особо высоким уровнем доминирования видов диапазоном их экологических оптимумов [Дуленин, 2019]. Минимум АФ был зарегистрирован на глубине 15 м, а у абсолютных доминантов — ещё и на 0,5 м. На горизонтах 0,5 и 15 м, скорее всего, проявляется действие межвидовой и внутривидовой конкуренции. Считается, что в условиях мелководья возможности прироста биомассы ограничены борьбой за площадь, пригодную для оседания спор, элиминацией взрослых особей в динамичных условиях приурезовой зоны и другими факторами [Селиванова, 2003]. На большой глубине поселения водорослей разреженные, перемежаются с пустыми участками дна, которые к тому же зачастую заиленные. При видимом отсутствии дефицита площади для заселения не все виды способны освоить избыточное пространство в условиях сниженного количества света, тем более не все из них на ранних стадиях развития могут выжить в условиях

дополнительного затенения взрослыми растениями. В литературе встречается мнение о важности учёта различных диапазонов глубин при построении и интерпретации прогностических моделей распределения полоогообразующих макроводорослей, которые формируют среду обитания гидробионтов, особенно в условиях глобального изменения климата [Carneiro et al., 2023]. Наряду с горизонтами фитали можно выделить районы, где был зафиксирован максимум ОФ разных групп. Для доминантов, второстепенных и малозначимых видов таким районом оказался район II, для абсолютных доминантов — район V и район IV — для субдоминантов.

Результаты исследований показали, что вертикальное (батиметрическое) распределение продукционного показателя в большинстве районов характеризуется большей неравномерностью, чем горизонтальное. Такая особенность подчёркивает значение освещённости и гидродинамической нагрузки для распределения и функционирования разных таксономических групп видов водорослей на фоне экотопического сходства сравниваемых участков побережья [Перестенко, 1980; Миронова, Панкеева, 2024]. Среди типов горизонтальной изменчивости АФ всех групп продукционного доминирования преобладают умеренные по степени проявления. У абсолютных доминантов изменения АФ осуществляются преимущественно по «нижненормальному» типу, то есть вклад группы продуцентов с очень высокими показателями фитомассы в большинстве случаев отличается постоянством. Неравномерность распределения фитомассы по районам особенно характерна для фитоценозов на глубине 10 м. Среди типов вертикальных вариаций АФ у всех групп продуцентов, наоборот, превалируют превышающие верхнюю границу биологической «нормы». Чем меньше вклад группы в фитомассу ценоза, тем неоднороднее его распределение по горизонтам фитали в каждом из районов. Батиметрическая изменчивость АФ всех групп продуцентов наиболее выражена в районе IV, а среди групп — у малозначимых видов. Что же касается типов вертикальной изменчивости ОФ всех групп, то изменения, происходящие в границах «нормы», уравновешены теми, что превышают её. По аналогии с АФ вертикальная изменчивость ОФ всех групп продуцентов наиболее выражена в районе IV, а среди групп — у малозначимых видов. Направленность горизонтальных изменений АФ и ОФ совпадает.

У каждого второстепенного вида, выделенного согласно шкале Е. Л. Любарского, ОФ составляет 6–22 %, у малозначимых видов она меньше или равна 1 %. То есть вклад их фитомассы в общий процесс её формирования небольшой. Среди второстепенных видов присутствуют как крупнотелые, так и очень небольшие по массе и размерам. Морфологические особенности большинства малозначимых видов, среди которых размер и масса слоевищ, их консистенция, степень разветвлённости, толщина клеточных оболочек и многое другое, не позволяют формировать большие объёмы фитомассы. Зато доля обеих групп в общей видовой структуре фитоценозов настолько велика (43 второстепенных и 58 малозначимых видов или 38 и 51 % от общего числа идентифицированных видов в районах исследований), что позволяет рассматривать их как потенциальный резерв биоразнообразия донных экосистем в современных условиях. К тому же нередко именно малозначимые по своему продукционному потенциалу структурные элементы определяют видоспецифичность донных фитоценозов Чёрного моря.

Выводы

1. В ходе летних гидробиотических исследований в пяти районах юго-западного и южного участков Крымского побережья получены данные о характере функциональной дифференциации видов макроводорослей и их вкладе в формирование биомассы фитобентоса.

2. Система продукционного доминирования на всех участках побережья и горизонтах фитали включает группы абсолютных доминантов, доминантов, субдоминантов, второстепенных и малозначимых видов.

3. Один и тот же вид или их группа на разных горизонтах фитали каждого из районов в отдельности или в различных районах, но в пределах одной и той же глубины, способны в определённых комбинациях совмещать функции абсолютного доминанта, доминанта и субдоминанта.

4. Установлено, что чем меньше продукционный потенциал группы, тем выше её видовое разнообразие. К видам высоких категорий доминирования относятся *Ericaria crinita*, *Gongolaria barbata*, *Vertebrata subulifera*, *Phyllophora crispa*, большая часть которых имеет охранный статус.

5. В группах ключевых продуцентов отсутствуют виды-индикаторы сильного загрязнения и распреснения морской среды и преобладают типично морские, многолетние, олигосапробные и ведущие виды. Наиболее однородными по составу выглядят галобная и сапробная части экологического спектра базовых продуцентов.

6. Среди типов горизонтальной изменчивости АФ преобладают умеренные по степени проявления. Вклад групп с очень высокой фитомассой в большинстве случаев отличается постоянством. Неоднородность распределения АФ по районам наиболее свойственна фитоценозам на глубине 10 м. Характер горизонтальных изменений АФ и ОФ чаще совпадает.

7. По своей интенсивности вертикальные вариации АФ превышают биологическую «норму». Чем меньше вклад группы в фитомассу ценоза, тем неравномернее его распределение по горизонтам фитали в каждом из районов. Батиметрическая изменчивость АФ и ОФ наиболее выражена в районе IV, а среди групп — у малозначимых видов.

8. У большинства групп в диапазон экологических оптимумов входят глубины 1–5 м, и только у абсолютных доминантов и второстепенных видов — это 3–5 и 0,5–1 м соответственно.

Список литературы

1. Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии : [сб. ст.] / Рос. акад. наук, Самар. науч. центр [и др.] ; отв. ред. Розенберг Г. С. – Тольятти : СНЦ РАН [и др.], 2005. – С. 37–67.
2. Дуленин А. А. Оптимальные способы выделения доминантов подводной растительности на примере северо-западной части Татарского пролива // Известия ТИНРО. – 2020. – Т. 200, № 3. – С. 767–788. – <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-767-788>
3. 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>
4. Евстигнеева И. К. Фитомасса и доминантный комплекс видов в сообществах прибрежного экотона Крыма // Альгология. – 2006. – Т. 16, № 3. – С. 325–336. – <https://elibrary.ru/yekrzh>
5. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Биомасса макрофитобентоса и ее распределение вдоль западного берега Крымского полуострова (Черное море) // Российский журнал прикладной экологии. – 2023. – № 1. – С. 28–37. – <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2023.1.28.37>
6. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Фитомасса и доминантный комплекс бентосных продуцентов гидрологического памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Сарыч» (Черное море) // Трансформация экосистем. – 2025. – Т. 8, № 1. – С. 185–200. – <https://doi.org/10.23859/estr-230620>
7. Жукова А. А., Минец М. Л. Биометрия. В 3 ч. Ч. 1. Описательная статистика. – Минск : Изд-во Белорус. гос. ун-та, 2019. – 100 с.
8. Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. – Москва : Наука, 1990. – 294 с.
9. Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Москва ; Ленинград : Наука, 1967. – 398 с.

10. Калугина А. А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования : [сб. ст.] / редкол.: Б. П. Мантейфель [и др.]. – Москва : Наука, 1969. – С. 105–113.
11. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев : Наук. думка, 1975. – 248 с.
12. Ковардаков С. А., Фирсов Ю. К., Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Структурно-функциональные характеристики фитоценоза макрофитов в прибрежной эвтрофируемой акватории // Системы контроля окружающей среды: средства, информационные технологии и мониторинг / Мор. гидрофиз. ин-т НАН Украины ; редкол.: В. Н. Еремеев [и др.]. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2009. – С. 393–397.
13. Мильчакова Н. А., Александров В. В., Рябогина В. Г. Состояние ключевых фитоценозов морских охраняемых акваторий и проблемы их сохранения (юго-западный Крым, Черное море) // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2019. – № 149. – С. 113–123. – <https://elibrary.ru/sajky>
14. Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Запасы макрофитобентоса охраняемых акваторий города Севастополя // Трансформация экосистем. – 2024. – Т. 7, № 2. – С. 160–175. – <https://doi.org/10.23859/estr-221122>
15. Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. – Ленинград : Наука, 1980. – 232 с.
16. Работнов Т. А. Фитоценология. – 2-е изд. – Москва : Изд-во МГУ, 1983. – 384 с.
17. Садогурский С. Е., Белич Т. В., Садогурская С. А. Инвазия чужеродного вида *Vonnamaisonia hamifera* Hariot в прибрежные фитоценозы у Южного берега Крыма (Черное море, Россия) // Биология внутренних вод. – 2023. – № 1. – С. 65–71. – <https://doi.org/10.31857/S0320965223010175>
18. Садогурский С. Е., Садогурская С. А., Белич Т. В. Биомасса и распределение макрофитобентоса Караджинской бухты и оз. Караджа (Крым, Чёрное море) // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2016. – Т. 143. – С. 197–207. – <https://elibrary.ru/xcdkfv>
19. Селиванова О. Н. Конкуренция среди водорослей и проблема выбора видов, перспективных для санитарной марикультуры // Труды / Рос. акад. наук, Дальневост. отд-ние, Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии. – Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2003. – Вып. 4. – С. 152–171. – URL: <https://terrakamchatka.ru/file/publications/trudy/trudy4/9.htm> (дата обращения: 25.10.2025).
20. Сёмкин Б. И., Клочкова Н. Г., Гусарова И. С., Горшков М. В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. III. Таксономические спектры // Известия ТИНРО. – 2010. – Т. 163. – С. 217–227. – <https://elibrary.ru/ntexp>
21. Симакова У. В., Смирнов И. А. Распространение и экология инвазивного вида *Vonnamaisonia hamifera* Hariot в Чёрном море // Труды VI Международной научно-практической конференции «Научные исследования и образование: MARESEDU – 2017», 30 октября – 2 ноября 2017 г. / Центр мор. исслед. МГУ им. М. В. Ломоносова [и др.]. – Тверь : ПолиПРЕСС, 2017. – С. 419–423. – <https://elibrary.ru/ypczoi>
22. Carneiro I. M., Paiva P. C., Bertocci I., Lorini M. L., de Széchy M. T. M. Distribution of a canopy-forming alga along the Western Atlantic Ocean under global warming: The importance of depth range // Marine Environmental Research. – 2023. – Vol. 188. – Art. 106013. – <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.10613>
23. Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication / Nat. Univ. of Ireland, Galway. – URL: <http://www.algaebase.org> (accessed: 20.03.2025).
24. Lisner A., Konečná M., Blažek P., Lepš J. Community biomass is driven by dominants and their characteristics – The insight from a field biodiversity experiment with realistic species loss scenario // Journal of Ecology. – 2023. – Vol. 111, iss. 1. – P. 240–250. – <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14029>

**PRODUCTIVE DOMINANTS PHYTOBENTHOS OF THE CRIMEAN COAST
OF THE BLACK SEA**

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 data on species composition and differentiation in terms of contribution to biomass formation of the main producers in macrophytobenthos in the south-west and south of Crimea, including the water areas of Cape Lukull, Fiolent, Sarych, near Chersonesos Tavrichesky and in the area of Diva Rock and Mount Koshka are presented. The system of productive dominance everywhere includes groups of absolute dominants, dominants, subdominants, minor and insignificant species. It was found that the lower the productive potential of a group, the higher its species diversity. Species of high dominance categories include *Ericaria crinita* (Duby) Molinari et Guiry, *Gongolaria barbata* (Stackh.) Kuntze, *Vertebrata subulifera* (C.Agardh) Kuntze, *Phyllophora crispa* (Huds.) P.S.Dixon, most of which have a protected status. Among the key producers, there are no indicator species of high pollution and desalinization of the marine environment and typical marine, perennial, oligosaprobic and leading species predominate. Among the types of horizontal variability of absolute phytomass of all groups of producers, moderate in degree of manifestation prevail. The direction of horizontal changes in absolute and relative phytomasses more often coincide. Heterogeneity of absolute phytomass distribution between areas is most characteristic of phytocenoses at 10 m depth. Vertical variations of absolute phytomass exceed the biological «norm» in their intensity. The contribution of groups with high phytomass, as a rule, is characterized by pronounced constancy. The smaller the contribution of a group to the phytomass of a cenosis, the more uneven its distribution by horizons in each of the areas. Vertical variability of absolute and relative phytomass is most pronounced in the area of Cape Sarych, and among groups — in low-value species. For most groups, the range of ecological optimums includes depths of 1–5 m, for absolutely dominant and minor species it is 3–5 m and 0.5–1 m, respectively.

Keywords: Black Sea, Crimea, macroalgae, phytomass, producers, spatial distribution, variability

Сведения об авторах

Евстигнеева Ирина Константиновна	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: ikevstigneeva@gmail.com
Танковская Ирина Николаевна	младший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: itankovskay@gmail.com

Поступила в редакцию 20.05.2025

Принята к публикации 25.12.2025