

**ИССЛЕДОВАНИЕ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ
СЕССИЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ
СООБЩЕСТВА ОБРАСТАНИЯ
ТВЕРДЫХ СУБСТРАТОВ
ПРИБРЕЖЬЯ КРЫМА
(КАРАДАГ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)**

**И.К. Евстигнеева, В.А. Гринцов,
И.Н. Танковская**

Институт биологии южных морей
НАН Украины
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: logrianin@ntm.ru

В статье приводятся результаты сравнительного анализа некоторых параметров сообщества макроводорослей и сессильных беспозвоночных животных в обрастании естественных и искусственных твердых субстратов акватории Карадага (Черное море).

Введение. Значительную часть морского прибрежья Крыма занимают сообщества обрастания твердых субстратов разного генезиса, а также гидротехнических сооружений. Такие сообщества включают сотни видов беспозвоночных и макроскопических водорослей, формирующих основу биомассы бентали и во много раз превосходят по этому показателю сообщества рыхлых грунтов. Среди обрастателей рифов встречаются хозяйственно ценные виды организмов. Эти факты позволяют рассматривать искусственные рифы не только как способ сохранения биоразнообразия в прибрежных акваториях, но и как морские фермы [2]. Несмотря на то, что водоросли являются важным компонентом обрастания, работ, посвященных фитообрастанию в Черном море, весьма мало [5, 6]. Еще меньше внимания уделяется синхронному исследованию фито- и зоообрастания и их взаимодействию.

Исходя из выше сказанного целью работы стало проведение сравнительного анализа некоторых параметров сообщества организмов животного и растительного происхождения в обрастании твердых естественных и искусственных субстратов на примере прибрежной акватории Карадагского природного заповедника.

Основными анализируемыми параметрами были: видовое разнообразие, число видов и биомасса организмов. При отборе проб учитывали природу субстрата (естественный — скала Маяк и искусственный — бетонный волнорез в

прибрежье пос. Курортное), разные сезоны года и глубина обитания (у поверхности воды и на расстоянии от нее в 2 м).

Пробы отбирали скребком с площади поверхности 0,1 м² один раз в сезон (февраль, май, июль, сентябрь) по 15 штук в каждый, разбирали по таксономическим группам растений и животных, идентифицируя их до вида. Среди животных основное внимание было уделено сессильным организмам, поскольку они выполняют роль средообразующих видов за счет высокой биомассы и больших размеров. Для фитокомпоненты сообщества определяли таксономический и экологический состав [7, 8]. Для описания ее структуры рассчитывали коэффициенты встречаемости, сходства и доминирования видов, индексы гомотонности [1, 10], индекс Шеннона в модификации Вильма [11]. По индивидуальной биомассе видов выявляли группы доминантов и содоминантов. Степень изменчивости некоторых параметров сообщества обрастания оценивали на основе значений коэффициента вариации [10].

Для исследования зависимости структуры сообщества организмов от типа (генезиса) субстрата привлечены результаты обработки проб, собранных в июле вблизи поверхности воды на скале Маяк и волнорезе пос. Курортное. Общее количество собранных проб – 69.

Результаты и обсуждение. Фитокомпонента сообщества обрастания бетонного волнореза сформирована 54 видами макроводорослей, относящихся к 30 родам, 15 семействам и 11 порядкам отделов Chlorophyta (Ch), Phaeophyta (Ph) и Rhodophyta (Rh). По всем показателям таксономического разнообразия лидируют Rh (свыше 60% видов, родов, семейств и более половины порядков). Ch и Ph в этом отношении занимают вторую и третью позиции. Сопоставление таксономического состава макроводорослей на волнорезе с таковым в бентали Карадагского региона Черного моря [9] показало, что число видов Ch и Rh перифитона достигает 39 и 40 % таковых в бентосе. Доля надвидовых таксонов в пределах этих же отделов, но по отношению к бентосным сообществам Карадага превышает 40 %, а в случае порядков – 60 %. Эти же показатели у Ph ниже, чем в бентали Карадага. Результаты такого сравнения свидетельствуют в пользу относительно высокого разнообразия таксономической структуры фито-

перифитона и, в первую очередь, его Ch и Rh. Видовая структура сообщества обрастания в заповедной акватории вдвое разнообразнее, чем на неохраняемой [4].

Особенностью распределения видов по таксонам более высокого ранга является господство в структуре фитоперифитона монотипных родов и наличие большого количества порядков и семейств с незначительным разнообразием соподчиненных им таксонов. Это свидетельствует о высоком систематическом разнообразии изученного типа растительных сообществ.

По результатам анализа данных о встречаемости в течение года виды альгообрастатели были распределены на две из трех известных категорий [3]: постоянные и количественно доминирующие добавочные (57 % общего числа видов макроводорослей на волнорезе). Категория случайных видов не характерна для данного фитообрастания. Значения индексов гомотонности (J_1 ; J_2), рассчитанные с учетом коэффициента встре-

чаемости каждого вида в разные сезоны, говорят о высокой временной гетерогенности фитоценоза волнореза.

Флористическая структура альгообрастания подвержена сезонной изменчивости. Например, число видов Ch в течение года изменяется от 6 до 11, составляя в среднем 9 ± 2 вида (рис. 1). У Rh и особенно у Ph пределы вариирования данного показателя ниже. На весенне-летний период приходится максимум разнообразия видовой структуры всего сообщества прежде всего за счет Rh и Ch. Такой же пик у Ph зафиксирован в осенне-зимний период.

Анализ значений коэффициента общности видовой структуры (K_j) показал, что чуть более половины видов неизменно присутствуют в составе каждого сезонного комплекса. Особенно велика доля таких видов среди Ph и относительно мала – среди Ch. Видовое сходство альгообрастателей наиболее выражено весной и летом.

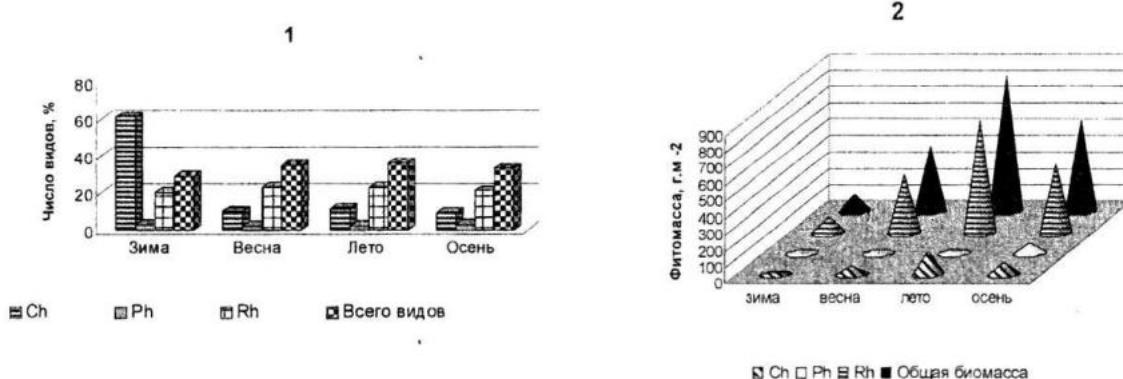


Рис. 1. Сезонные изменения флористической структуры (1) и фитомассы (2) обрастания волнореза

Сравнение флористической структуры перифитона на разных глубинах показало, что вблизи поверхности воды она совпадает с таковой на глубине 2 м по общему числу видов в сообществе, числу видов и родов каждого из отделов в строго определенные сезоны. Равными оказались пределы встречаемости видов в целом, а также Ch и Ph, в частности. Вместе с тем вблизи поверхности воды летом в 1,3 – 1,4 раза выше видовое и родовое разнообразие сообщества в целом, Rh и особенно Ch в отдельности. Зимой уровни данных характеристик всего комплекса водорослей, а также у Ph и Rh здесь выше. Для фитокомпоненты на глубине характерны более высокие число видов с

максимальной и минимальной частотой встречаемости и их доля в общей структуре. Коэффициент общности видов Ch на обоих горизонтах постепенно снижается от зимы к осени. Степень общности Rh вблизи поверхности воды и на глубине немного ниже, чем у Ch, но и она уменьшается от зимы к лету, а осенью повышается до весеннего уровня. Сходство видовых комплексов Ph на разных горизонтах особенно выражено осенью.

Установлено, что в экологической структуре фитоперифитона присутствуют все группы водорослей, за исключением пресноводно-солоноватоводной, мало характерной для фитобентоса Черного моря. К разряду лидирующих в те-

чение года экологических групп относятся ведущая, однолетняя, олигосапробная и морская, на долю которых приходится 50 – 61 % видов. Подобное распределение видов по группам характерно и для фитоценозов морского прибрежного эктона Черного моря. Вклад таких групп, как сопутствующая, сезонная, полисапробная и солоноватоводная крайне мал (2 – 17 %).

Экологические спектры разных отделов в структуре обрастания твердых субстратов отличаются друг от друга, а их сходство проявляется лишь в неизменном господстве ведущих видов. Эти же спектры меняются в зависимости от сезона и глубины (табл. 1). Зимой они включают все группы, кроме солоноватоводной.

Среди Ch весомый вклад в экологическую структуру зимнего фитоперифитона вносят ведущие, однолетние, мезосапробные и солоноватоводно-морские растения. Ph в составе фитоперифитона этого сезона отличаются незначительным экологическим разнообразием и абсолютным господством ведущих, многолетних, олигосапробных и морских водорослей. Перечень групп, лидирующих среди Rh зимой, дополнен однолетниками и во многом совпадает с таковым у Ph. Сопоставление экологических спектров зимнего фитоперифитона на разных глубинах выявило лидерство одних и тех же групп за исключением того, что на малой глубине к ним примыкает мезосапробная группа.

Таблица I

Экологическая структура макроводорослей волнореза у поверхности воды (1) и на глубине (2) в разные сезоны года в районе Карадага

Экологические группы водорослей	Зима		Весна		Лето		Осень	
	1	2	1	2	1	2	1	2
редкие	4/20	4/15	5/19	5/18	9/28	9/28	4/16	4/15
ведущие	14/70	20/74	15/58	18/67	16/50	16/50	19/76	20/74
сопутствующие	2/10	3/11	6/23	4/15	7/22	7/22	2/8	3/11
однолетние	8/40	11/41	14/54	13/48	18/56	18/56	11/44	10/37
многолетние	9/45	13/48	7/27	11/41	12/38	12/38	12/48	15/56
сезонные	3/15	3/11	5/19	3/11	2/6	2/6	2/8	2/7
полисапробные	2/10	3/11	1/4	3/11	3/9	3/9	3/12	2/7
мезосапробные	9/45	11/41	15/58	11/41	13/41	13/41	9/36	10/37
олигосапробные	9/45	13/48	10/38	13/48	16/50	16/50	13/52	15/56
солоноватоводно-морские	7/35	10/37	12/46	10/37	13/41	13/41	8/32	9/33
морские	13/65	17/63	14/54	17/63	18/56	18/56	17/68	18/67
солоноватоводные	–	–	–	–	1/3	1/3	–	–

У Ch на малой глубине в первую половину года (зима, весна) преобладающее развитие получают редкие и ведущие виды, летом – только редкие, а осенью – ведущие. На погруженных в воду частях волнореза сезонное распределение лидирующих групп с разной встречаемостью то же, что и у поверхности воды, однако, зимой спектр таких групп расширен за счет сопутствующих растений. Однолетники среди Ch лидируют вне зависимости от сезона и глубины. В полной мере это относится и к сезонному распределению групп сапробности, среди которых наиболее развиты мезосапробионы. Зимой же все группы данной части экологического спектра представлены в равной мере. Из галобных групп Ch на обеих глубинах и круглогодично господствует солоноватоводно-морская группа, к которой вес-

ной на малой глубине и летом на большой примыкает морская.

Экологический состав комплекса видов Ph мало зависит от сезона и глубины. Варьированию подвержен только перечень лидеров среди групп встречаемости.

Среди Rh на обоих горизонтах в течение года преобладают ведущая и морская группы и только среди групп с разной продолжительностью жизни в холодное время, как правило, преимущественно развиваются многолетние, а в теплое – однолетние водоросли. Сапробная часть экологического спектра Rh в основном сложена олигосапробионтами и лишь весной (глубина 0 м) и зимой (глубина 2 м) они замещаются лидирующей мезосапробной группой.

Экологический спектр доминирующих групп весеннего и летнего фитоперифитона сокращен за счет многолетни-

ков и мезосапробионтов, соответственно. Солоноватоводная группа зарегистрирована лишь летом. В остальное время года перечень лидирующих экологических групп в разных отделах большей частью совпадает и характеризуется равным развитием одно- и многолетников, мезо- и олигосапробионтов.

Доля участия (в процентах) большинства экологических групп увеличивается летом, а зимой и особенно весной уменьшается. Летний пик обусловлен высокой интенсивностью вегетации водорослей, зимой же сказываются элиминирующее действие штормов и понижение температуры.

Биомасса альгообрастания волнореза в исследованный промежуток времени варьирует от 107 до $827 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ с летним максимумом и зимним минимумом. Такая сезонная приуроченность пиков в процессе формирования биомассы сближает сообщества перифитона и бентоса в Черном море, а также перифитон заповедной акватории Карадага и неохраняемой акватории Севастопольского региона [4]. Основной вклад в биомассу сообщества вносят Rh, где их доля составляет 74 – 91 % (рис. 1). Их фитомасса особенно велика летом ($680,4 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) и минимальна зимой ($97,5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$), ее среднее значение – $385 \pm 235 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Высокая сезонная вариабельность фитомассы Rh подтверждается значением коэффициента вариации, равным 62 %. Направленность сезонных изменений фитомассы Rh и всей фитокомпоненты перифитонного сообщества одинакова. Доля фитомассы Rh равномерно снижается от зимы к осени. Средняя биомасса Ch в 5,5 раз ниже, чем у Rh, а значение коэффициента вариации этого показателя (80 %) говорит о еще больших сезонных вариациях суммарной фитомассы видов данного отдела. На Ch приходится 7,5 (зима) – 16,8 (лето) % биомассы фитоперифитона.

Ph на волнорезе представлены крупнотельными видами цистозир и кладостефуса, однако развивающаяся ими фитомасса составляет только 0,8 – 12,2 % суммарной биомассы альгообрастителей. Для ее изменений, в противовес Rh, характерно увеличение от зимы к осени. Доля биомассы Ph зимой, весной и летом невелика и лишь к осени достигает 12 %.

В отличие от эколого-флористической структуры биомасса фитокомпоненты в целом и у каждого отдела в большей степени зависит от глубины произрастания. Общим для сообществ на двух

горизонтах является одинаковый или близкий к нему уровень биомассы, формируемой Ch в зимне-весенний период. Совпадают и значения коэффициента вариации анализируемого показателя у всего сообщества (65 и 67 %) и Ph, в отдельности (125 и 126 %). Вместе с тем вблизи поверхности воды отмечена более высокая зимняя биомасса Rh и среднегодовая у двух других отделов. Биомасса Ph на малой глубине летом и осенью в 8 и 2 раза превышает подобную на большой. Вблизи поверхности воды суммарная биомасса в осенне-зимний период выше, чем на глубине. Значение коэффициента вариации биомассы комплекса видов Ch максимально на малой глубине, а у Rh – на большой. Группа доминантов, выявленная на основе данных о формируемой на волнорезе фитомассе, малочисленна и включает три вида (5 % общего видового разнообразия) Rh. К ней относятся *Gelidium crinale* (Turn.) Lamour., *Ceramium rubrum* (J.Ag.) J. Ag. и *Corallina mediterranea* Aresch. Каждый из этих видов отличается 100-процентной встречаемостью в течение года, причем их господство распределено во времени: *G. crinale* проявляет его в начале и конце года, *C. rubrum* – весной и летом. Такое же положение летом занимает *C. mediterranea*. Доля биомассы, создаваемой этими видами, достигает 19 – 39 %.

Группа сопряженных с доминантами видов гораздо разнообразнее и включает: *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur., *C. mediterranea*, *Lithothamnion lenormandi* (Aresch.) Foslie, *Jania rubens* (L.) Lamour., *Callithamnion corymbosum*, *Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon и *Ulva rigida* C. Ag. из отделов Ch и Rh. Среди Ph наиболее заметным вкладом отличается *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory (осенью), а также *Cladostephus spongiosus* (Huds.) C. Ag. (весной и летом). В холодное время года среди Rh по уровню формируемой фитомассы лидирует *G. crinale*, а в теплое (весна и лето) – *C. rubrum*. Сезонное влияние на процесс формирования биомассы сочетается с батиметрическим, что предопределяет изменения в видовом составе доминантов на границе разных сред. Если зимой, весной и осенью группы доминирующих видов у поверхности воды и на глубине сложены одинаковыми видами из одного и того же отдела (Rh), то летом на малой глубине по уровню создаваемой биомассы лидирует – *C. rubrum*, а на большой – *C. mediterranea*. Для доминантного и

субдоминантного комплексов по отдельности на каждом горизонте характерно примерно равное число видов (2 и 3 доминанта; 5 и 4 содоминанта), однако коэффициент сходства доминантов на двух горизонтах в несколько раз выше, чем у содоминантов. Значения индекса Шенна у видового комплекса Ch варьируют от 1,19 летом до 2,33 осенью. В зимне-весенний период его значения одинаковы. У Ph этот показатель заметно ниже, но и его уровень зимой и весной совпадает между собой. Индекса Шенна у Rh заметно выше, чем у других отделов. Максимум данного показателя разнообразия у разных отделов разобщен во времени: У Ch он приходится на осень (2,33), у Ph – на зимне-весенний период (1,2), у Rh – на весенне-летний (3,0). Вместе с тем у первых двух отделов степень видового разнообразия совпадает в зимне-весенне время (по 1,58 – у Ch; по 1,20 у Ph), на один и тот же сезон приходится минимум этого показателя. Комплекс видов Rh в этом отношении более индивидуализирован, что проявляется в более высоких сезонных значениях индекса Шенна, в равной степени разнообразия фитокомпоненты весной и летом, а также в приуроченности минимума к зиме. Для всей фитокомпоненты индекс Шенна относительно невысок зимой, в остальное время его значения удерживаются на одном достаточно высоком уровне: 3,2 – 3,4 бит.

Степень сезонного разнообразия фитоперифитона зависит от глубины прорастания. Так, вблизи поверхности

воды зарегистрирован максимум индекса Шенна у летнего сообщества, на глубине 2 м – у зимне-осеннего. Среднегодовой уровень индекса одинаков на обоих горизонтах.

Оценка эколого-таксономического разнообразия и производных возможностей сообщества обрастания искусственного субстрата может быть дополнена сопоставлением с сообществами естественного субстрата и особенно тех, которые располагаются в смежной акватории. Сравнение ряда параметров фитоценоза бетонного волнореза в пос. Курортное и обрастания скалы Маяк на одной и той же глубине, в один и тот же месяц позволяет сделать некоторые выводы о границах специфичности состава и структуры перифитона и бентоса. Установлено, что альгообрастание волнореза в несколько раз разнообразнее как по общему числу видов, так и по представленности отделов Ch и Rh. Из 35 видов макроводорослей, обнаруженных в период исследования сравниваемых акваторий, на долю фитоперифитона приходится 91 %, что в 2,5 раза выше подобного показателя фитобентоса (рис. 2). Различие сообществ двух типов проявляется и на уровне соотношения отделов по числу видов (1Ch:1Ph:4Rh – фитобентос и 5Ch:1Ph:9Rh – фитоперифитон).

В отличие от фитоперифитона относительное число видов Ph в фитобентосе вдвое больше, чем на искусственном субстрате. В целом, видовая структура двух сообществ совпадает примерно на треть ($K_1 = 29 \%$).

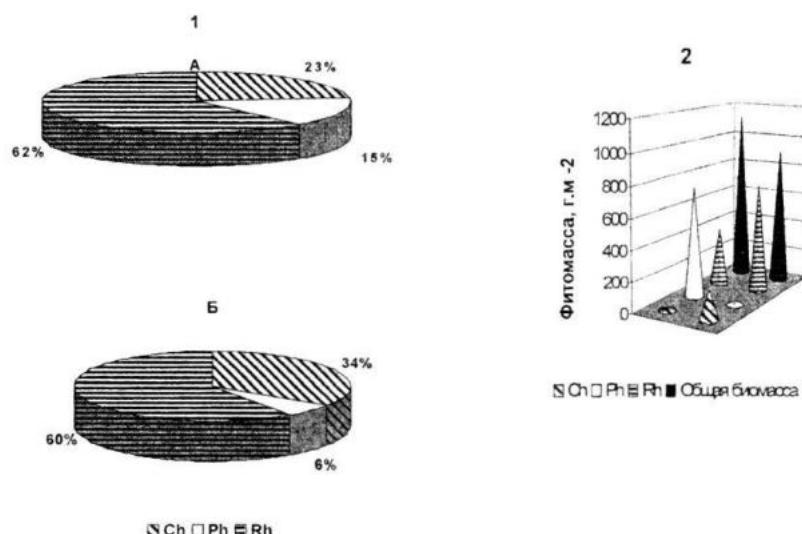


Рис. 2. Флористическая структура (1) и фитомасса (2) макроводорослей летом на естественном (А) и искусственном (Б) субстратах

Фитообразование искусственного рифа включает водоросли 12 экологических групп, за исключением мало характерной для Черного моря пресноводно-солоноватоводной. У скалы Маяк кроме последней группы отсутствует еще и солоноватоводная. Каждая группа, представляющая фитоперифитон, по числу видов превосходит такие же в фитобентосе. При этом разница может составлять 2 – 5 раз с максимумом у полисапробионтов и редких видов. В перифитоне гораздо выше относительное число видов поли- и олигосапробной, морской и редкой групп. В фитобентосе это распространяется на мезосапробионтов, солоноватоводно-морских, ведущих и сезонных видов.

Сходство экологических групп рассматриваемых сообществ наблюдается только на уровне доли видов однолетней, многолетней и сопутствующей.

Сообщества, развивающиеся на разных по происхождению твердых субстратах, проявляют сходство и различие в наборе базовых (по числу видов) экогрупп. Они отличаются в сапробной и галобной частях спектра. У скалы Маяк превалируют мезосапробионты и солоноватоводно-морские виды, а на волнорезе – олигосапробионты и морские растения. Вместе с тем в этих сообществах одинаково лидируют ведущие и однолетние виды.

Биомасса фитоценозов отличается незначительным преимуществом (в 1,2 раза) фитобентоса ($1118 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$). Предположительная причина этого – неровная поверхность скалы по сравнению с более гладкой у волнореза, исторически разный срок формирования ценозов на этих субстратах. Кроме того, на естественном

субстрате этот показатель у Ph на порядок выше, чем на искусственном. На волнорезе, в сравнении со скалой, фитомасса Rh больше вдвое, а Ch – на три порядка. Если отделы расположить в порядке возрастания фитомассы, то для фитобентоса и фитоперифитона можно выстроить ряды: Ch-Rh-Ph и Ph-Ch-Rh.

Основными продуцентами органического вещества на естественном субстрате является бурая многолетняя водоросль *C. crinita*, содоминант которой – близкородственный вид *C. barbata*. На искусственном субстрате доминирует красный однолетний *C. rubrum*, а вторым по значимости видом является зеленая *U. rigida*. Поскольку на долю *C. crinita* приходится около 50 % суммарной фитомассы сообщества скалы Маяк, то значение индекса Шеннона здесь невелико (2,21). Фитомасса *C. rubrum* составляет менее трети суммарной, поэтому значение индекса превышает таковой для альгообразования естественного субстрата почти в 1,5 раза.

Зоокомпонента волнореза за весь период исследования состояла из 5 видов сессильных беспозвоночных: 1 вида *Artropoda* (*Amphibalanus improvisus*), 2 видов *Mollusca* (*Mytilaster lineatus*, *Mytilus galloprovincialis* из двустворчатых моллюсков) и такого же количества видов *Bryozoa* (*Lepralia pallasiana* *Membranipora denticulata*). Идентифицированные виды распределялись между 5 родами, 4 семействами, 4 отрядами, 3 классами и 3 типами. Установлено, что у поверхности воды *Mollusca* преобладают как по числу видов, так и родов, тогда как по остальным таксонам типы представлены в равной мере (табл. 2).

Таблица 2

Таксономический состав сессильных беспозвоночных волнореза
у поверхности воды (1) и на глубине (2)

Типы	Виды		Роды		Семейства		Отряды		Классы	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Artropoda	1/25	1/20	1/25	1/20	1/33	1/25	1/33	1/33	1/33	1/33
Mollusca	2/50	2/40	2/50	2/40	1/33	1/25	1/33	1/33	1/33	1/33
Bryozoa	1/25	2/40	1/25	2/40	1/33	2/50	1/33	1/33	1/33	1/33

Примечание. В числителе – абсолютное, в знаменателе – относительное число таксонов

На глубине 2 м *Mollusca* и *Bryozoa* представлены в равной мере. *Bryozoa* у поверхности воды характеризуются высоким разнообразием семейств. Здесь же

все типы животных представлены одинаковым числом отрядов и классов.

В разные сезоны соотношение типов сессильных беспозвоночных по числу

видов идентично, за исключением Bryozoa, число видов которых в осенний период превысило таковое в иное время вдвое. Среди сессильных видов по биомассе во все сезоны и на всех глубинах преобладает двустворчатый моллюск *M. lineatus*, доля которого колеблется от 87,5 до 98,6 % (табл. 3). Вблизи поверхности воды во все сезоны средняя биомасса данного вида — $728 \pm 177 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а на

глубине 2 м — $1046 \pm 574 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Разница доверительных интервалов, в частности, связана с пятнистым распределением особей. Субдоминантным видом является другой двустворчатый моллюск *M. galloprovincialis*, биомасса которого у поверхности воды равняется $28 \pm 7 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а на глубине 2 м — $22 \pm 8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Биомасса остальных видов не превышает 2 % суммарной биомассы беспозвоночных.

Таблица 3

Соотношение долей биомассы сессильных видов по сезонам у поверхности (1) и на глубине (2) волнореза

Виды	Зима		Весна		Лето		Осень	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Amphibalanus improvisus</i>	0,06*	0,26	0	0,05	0,03	0,04	0,25	2,09
<i>Mytilaster lineatus</i>	87,46	98,13	90,63	90,27	92,61	98,64	94,35	96,40
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	12,44	1,37	9,36	9,66	7,22	1,29	3,72	1,48
<i>Lepralia pallasiana</i>	0,04	0,24	0,01	0,02	0,14	0,03	1,68	0,03
<i>Membranipora denticulata</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,01

Примечание. Процент суммарной биомассы сессильных беспозвоночных

Таксономическое разнообразие сессильных видов естественного субстрата значительно выше, чем на искусственном за счет наличия в сообществе представителей Annelida, Tunicata (табл. 4). Независимо от генезиса субстрата каждый тип животных представлен одинаковым количеством родов и видов. Суммарная доля видов Mollusca и Bryozoa на

естественном и искусственном субстратах составляет соответственно 63 и 80 %. Bryozoa независимо от типа субстрата лидируют по числу семейств. Наибольшее число отрядов на естественном субстрате характерно для Mollusca и Tunicata. Не выявлено различие типов на уровне классов. Группа доминантов на обоих типах субстрата представлена

Таблица 4

Таксономический состав сессильных беспозвоночных обрастания на разных субстратах

Типы	Виды		Роды		Семейства		Отряды		Классы	
	1*	2**	1	2	1	2	1	2	1	2
Annelida	—	1/9	—	1/9	—	1/10	—	1/14	—	1/20
Artropoda	1/20	1/9	1/20	1/9	1/25	1/10	1/33	1/14	1/33	1/20
Mollusca	2/40	3/27	2/40	3/27	1/25	2/20	1/33	2/28	1/33	1/20
Bryozoa	2/40	4/36	2/40	4/36	2/50	4/40	1/33	1/14	1/33	1/20
Tunicata	—	2/18	—	2/18	—	2/20	—	2/28	—	1/20

Примечание. * — искусственный субстрат, ** — естественный субстрат. В числителе — число таксонов, в знаменателе — их % в фауне исследованного обрастания.

двуумя видами двустворчатых моллюсков. На естественном субстрате это *M. galloprovincialis*, биомасса которого составляет $15856 \pm 10073 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (84,1 %), а на искусственном — *M. lineatus* ($1488 \pm 819 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$), субдоминантом является *M. galloprovincialis* ($75 \pm 58 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$). Средняя биомасса субдоминанта *M. lineatus* на естественном субстрате была равна $645 \pm 632 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а на искусственном субстрате он доминировал

(95,0 % суммарной биомассы). Вклад остальных видов незначителен.

Заключение. Фитокомпонента сообщества обрастания волнореза заповедной акватории Карадага сформирована 54 видами, среди которых доминируют Rh.

Таксономическая структура водорослей перифитона разнообразнее бентоса акватории Карадага. Свидетельством это-

го является господство монотипных родов, большое количество порядков и семейств с незначительным разнообразием соподчиненных им таксонов.

В состав фитоперифитона исследованной акватории входят все фитобентосные экогруппы Черного моря, за исключением пресноводно-солоноватоводной. Преимущественное развитие получают ведущие, однолетние, олигосапробные и морские растения. Экологические спектры каждого из отделов индивидуальны, прежде всего, на уровне лидирующих групп. Их сходство невелико и проявляется в круглогодичном господстве ведущей группы видов.

Сезонная динамика структуры фитоперифитона в акватории Карадага характеризуется весенне-летним пиком разнообразия и видового сходства, круглогодичным доминированием *Rh*, совпадением перечня групп, лидирующих в экологических спектрах разных отделов в осенне-зимний период, летним максимумом и зимне-весенним минимумом доли видов в большинстве групп, невысоким уровнем индекса Шеннона зимой и равновеликим – в остальное время.

Флористическая структура фитоперифитона в некоторой степени зависит от глубины произрастания. У поверхности воды выше разнообразие летних сообществ, а на глубине больше абсолютное и относительное число видов с максимальной и минимальной частотой встречаемости. Независимым от глубины является число видов в сообществе, видовое и родовое разнообразие каждого из отделов в отдельно взятые сезоны.

Биомасса фитообрастателей волнореза по сезонам варьирует в широких пределах с максимумом летом и минимумом зимой. Независимо от сезона основу биомассы растительности составляют *Rh*. Их фитомасса особенно велика зимой у поверхности воды, здесь же выше среднегодовая

фитомасса *Ch*, среднегодовая и летнеосенняя – *Ph*.

Группа доминантов фитоперифитона малочисленна, но слагающие ее виды отличаются стопроцентной встречаемостью в течение года. Господство видов данной категории разобщено во времени. Комплекс содоминантов втрое разнообразнее. В сообществе вблизи поверхности воды и на заглубленных частях волнореза примерно равное число видов доминантов и содоминантов, высокое качественное сходство первых и низкое – вторых.

Несмотря на то, что для структуры фитоперифитона характерны отдельные черты фитобентоса, степень его таксономического разнообразия и уровень формируемой биомассы нередко превалируют над подобными в естественных биотопах. Последнее свидетельствует о биопозитивной роли искусственных рифов в прибрежье Черного моря.

Среди сессильных беспозвоночных волнореза Карадага обнаружено 5 видов, относящихся к трем типам. Невысокое видовое разнообразие предопределило незначительность различий таксономической структуры по сезонам и на разной глубине.

Обрастание естественного субстрата, в отличие от искусственного, при прочих равных условиях включает большее количество видов сессильных животных. Распределение их надвидовых таксонов на разных субстратах весьма сходно.

Среди беспозвоночных обрастания искусственного твердого субстрата во все сезоны и на всех глубинах по биомассе доминирует *M. lineatus*. Доля биомассы остальных видов незначительна. Летом у поверхности воды на естественном субстрате превалирует *M. galloprovincialis*.

В каждый сезон в обрастании твердых субстратов акватории Карадага макрородосли преобладают по числу видов, а беспозвоночные – по суммарной биомас-

се. Видовое разнообразие сессильных беспозвоночных не только невелико, но и стабильно в течение года.

Видовой состав водорослей-доминантов в сообществе обрастания разнообразнее, чем у животных. При этом значения коэффициента доминирования водорослей в разные сезоны ниже, чем у животных.

Учитывая, что выделенные доминанты сообщества распространены по всему Черному морю, полученные результаты и выводы проведенных исследований могут быть экстраполированы на другие участки прибрежья данного водоема при наличии подобных твердых субстратов.

Исследования поддержаны грантом седьмой рамочной программы ЕС *Theseus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Изд-во Мир, 1967. – 358 с.
2. Гринцов В.А., Мурна В.В., Евстигнеева И.К., Макаров М.А. Сообщество обрастания на искусственном рифе в пос. Курортное (Карадаг). // Карадаг Гидроб. исс-ия. – Сб. науч. трудов, посвящ. 90-летию Карадагской научн. станции НАНУ. Кн. 2-я. – Симферополь, СОНAT, 2004. – С. 152 – 165.
3. Дажо Р. Основы экологии. – М.: Изд-во Прогресс, 1975. – 245 с.
4. Евстигнеева И.К., Гринцов В.А. Количественное развитие и видовое разнообразие макроводорослей на искусственном субстрате в Черном море // Экология моря. – 2001. – Вып. 12 – С. 11 – 16.
5. Евстигнеева И.К., Гринцов В.А., Мурна В.В. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания скал Маяк и Золотые ворота в акватории Карадагского природного заповедника. Летопись природы. Т. XXI. Симферополь, СОНAT, 2006. – С. 51 – 64.
6. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Макроводоросли перифитона и бентоса прибрежья бухты Ласпи (Крым, Чёрное море) // Экология моря. – 2010. – Спец. вып. 81: Биотехнология водорослей. – С. 40 – 49.
7. Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Изд-во «Наука», М. – Л., 1967 – 397 с.
8. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.
9. Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152 – 191.
10. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
11. Wilhm I. Use of biomass units in shannons formula. Ecology, 1968. – 49, N1 – P. 153 – 156.