



НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.323(262.5)

МАКРОФИТОБЕНТОС БУХТЫ КАЗАЧЬЯ (ЧЁРНОЕ МОРЕ) В ОСЕННИЙ ПЕРИОД 2017 Г.

© 2018 г. В. В. Александров

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: valexandrov@list.ru

Поступила в редакцию 26.03.2018; после доработки 28.04.2018;
принята к публикации 18.12.2018; опубликована онлайн 28.12.2018.

В последние два десятилетия отмечено ухудшение качества среды бухты Казачья, обусловленное интенсивным хозяйственным освоением её побережья. Поскольку антропогенное влияние уже привело к деградации ключевых сообществ макрофитобентоса на многих участках прибрежной зоны г. Севастополя, оценка современного состояния донных фитоценозов б. Казачья является актуальной задачей. Цель работы — изучить видовой состав и количественные показатели макрофитобентоса б. Казачья, проанализировать многолетние изменения её донных фитоценозов. Исследования выполнены в западной части б. Казачья в сентябре 2017 г. на глубине 3, 5, 6, 8 и 17 м. Обнаружен 41 вид макрофитов: 13 — зелёных водорослей, 1 — харовых, 10 — бурых, 13 — красных, а также 4 вида цветковых растений. Впервые для данной акватории отмечены *Chaetomorpha gracilis*, *Cladophora vagabunda*, *Lamprothamnium papulosum*, *Myrionema strangulans*. На мягких грунтах на глубине 3 м обнаружен фитоценоз *Zostera noltii* + *Stuckenia pectinata* с биомассой 905 г·м⁻²; на 6 и 8 м он сменяется монодоминантными сообществами *Zostera noltii* с биомассой 691 и 390 г·м⁻² соответственно. Мозаичное распределение микрогруппировок *Zostera noltii* и *Cystoseira crinita* со средней биомассой 1017 г·м⁻² отмечено на глубине 5 м, где наряду с песчаными встречаются твёрдые грунты. Фитоценозы *Phyllophora crispa* с биомассой 290 г·м⁻² расположены у входа в б. Казачья на глубине 17 м. За период с 1999 по 2017 г. биомасса фитоценозов морских трав снизилась в 2–3 раза, при этом исчезли фитоценозы *Zostera marina*, а их место заняли сообщества с доминированием *Zostera noltii*. Биомасса фитоценозов филлофоры за этот период возросла почти вдвое.

Ключевые слова: макрофитобентос, видовой состав, биомасса, ценопопуляции, *Cystoseira*, *Phyllophora*, *Zostera*, бухта Казачья, Чёрное море

Бухта Казачья, на западном побережье которой расположен одноимённый государственный природный заказник, долгое время относилась к наименее загрязнённым бухтам г. Севастополя [12]. Её альгофлора ещё в 2010 г. сохраняла особенности, характерные для чистых акваторий [3]. Между тем в последнее десятилетие на берегах бухты возводятся причалы, коттеджи и многоэтажные дома; исследователи отмечают поступление хозяйственно-бытовых стоков в акваторию и возрастание уровня загрязнения донных осадков [8]. Поскольку антропогенное влияние уже привело к деградации ключевых сообществ макрофитобентоса на многих участках прибрежной зоны Севастополя [10], актуальной задачей является оценка современного состояния донной растительности б. Казачья в условиях интенсивного хозяйственного освоения её берегов. Цель настоящей работы — изучить видовой состав и количественные показатели макрофитобентоса б. Казачья, проанализировать многолетние изменения её донных фитоценозов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран аквалангистами 6 сентября 2017 г. в западном рукаве б. Казачья и у её входа на пяти станциях, расположенных на глубине 3, 5, 6, 8 и 17 м (рис. 1). Отбор количественных проб произведён методом учётных площадок (25×25 см) в четырёхкратной повторности. Идентификация макрофитов выполнена согласно определителю А. Д. Зиновой [4] с учётом последних номенклатурных изменений [24]. Определены длина и масса особей доминирующих видов, численность и биомасса их ценопопуляций, а также общая биомасса фитоценоза с учётом проективного покрытия. Рассчитано стандартное отклонение этих величин. Всего проанализировано 20 количественных проб, в том числе 142 побега *Zostera noltii*, 50 побегов *Stuckenia pectinata*, 95 талломов *Cystoseira crinita* и 32 таллома *Phyllophora crispa*. Перерасчёт сырой биомассы zostеры в воздушно-сухую для последующего сравнения с опубликованными данными выполнен с коэффициентом 11:1 [26]. Для анализа неравноценности особей в популяции использованы коэффициенты вариации и Джини [29]. Оценка уровня флористического сходства проведена при помощи коэффициента Жаккара, а достоверность различия средних величин — с использованием непараметрического теста Краскела — Уоллиса H и критерия Уилкоксона W [20]. Статистические расчёты выполнены в пакете программ R-3.3.3 [28].

Характеристика района исследования. Бухта Казачья разделена на два рукава — западный (б. Солёная) и восточный. Её общая протяжённость составляет около 3 км. Донные осадки представлены ракушкой и песками; вершина бухты заилена [19]. За 2003–2015 гг. отмечено накопление илстых фракций и органического углерода в донных осадках; за этот период изменились их физико-химические параметры, возросло содержание хлороформ-экстрагируемых веществ, нефтяных углеводородов и мышьяка [8]. В бухте функционируют два аварийных выпуска сточных вод [15]. В её западной части зафиксировано повышенное содержание органических и неорганических соединений азота и фосфора [2].

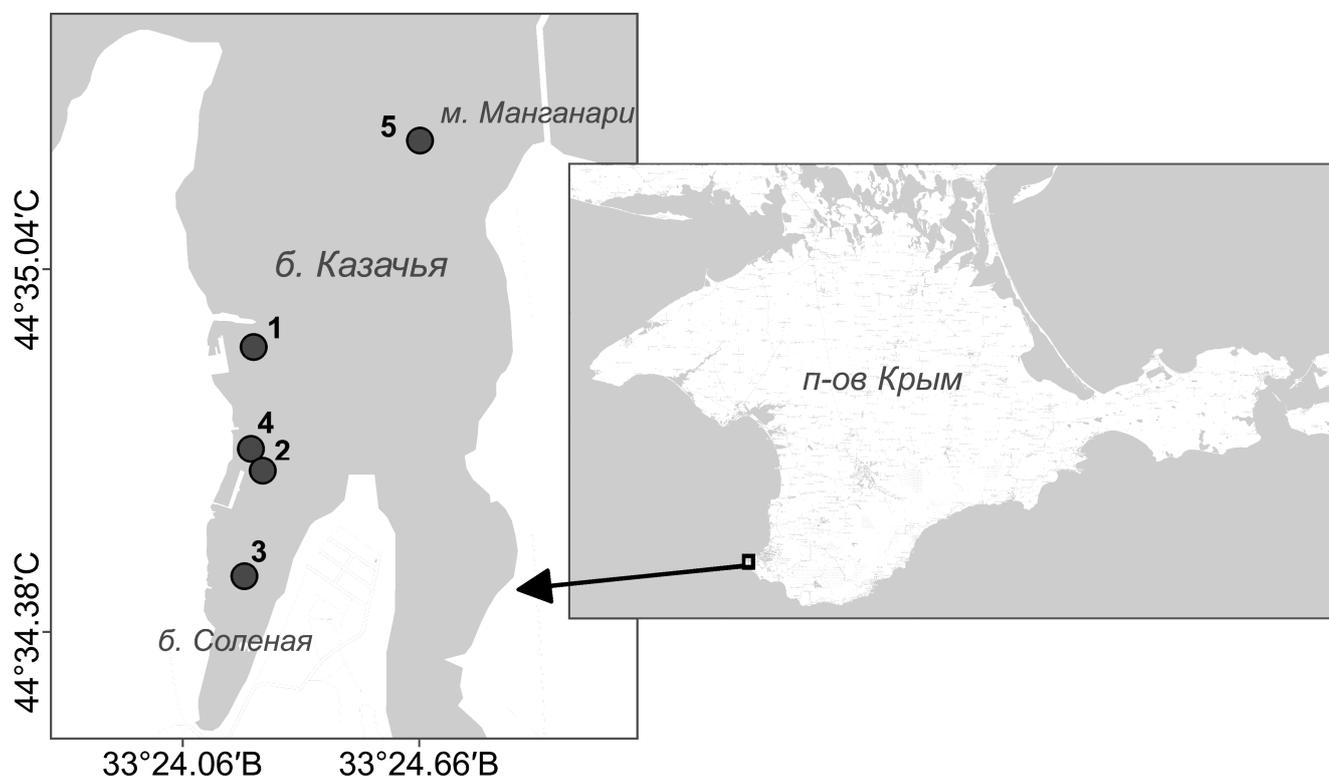


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в б. Казачья

Fig. 1. Sampling locations in Kazach'ya Bay

РЕЗУЛЬТАТЫ

На пяти станциях б. Казачья обнаружен 41 вид макрофитов (табл. 1), в том числе 13 видов зелёных (Chlorophyta), 1 — харовых (Charophyta), 10 — бурых (Phaeophyceae) и 13 — красных водорослей (Rhodophyta), а также 4 вида цветковых растений (Angiospermae). Впервые в данной акватории найдены четыре вида: *Chaetomorpha gracilis* Kützting, *Cladophora vagabunda* (Linnaeus) Hoek, *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) Groves, *Myrionema strangulans* Greville. Два вида внесены в Красную книгу РФ [9] — *Stilophora tenella* (Esper) P. C. Silva и *Phyllophora crispa*. Эти же два вида, а также *Nereia filiformis* (J. Agardh) Zanardini включены в Красную книгу города Севастополя [16].

Таблица 1. Список видов макрофитов б. Казачья (западный рукав) по состоянию на сентябрь 2017 г.

Table 1. List of macrophyte species of Kazach'ya Bay (western branch) in September 2017

№	Вид	Фитоценоз					
		1	2а	2б	3а	3б	4
Chlorophyta							
1	<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) Gain [= <i>Acrosiphonia centralis</i> (Lyngb.) Kjellm.]			+			
2	<i>Chaetomorpha gracilis</i> Kützting	+					
3	<i>Chaetomorpha linum</i> (O. F. Müller) Kützting [= <i>C. chlorotica</i> (Mont.) Kütz.]	+	+				
4	<i>Chaetomorpha</i> sp.			+			
5	<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützting		+	+			+
6	<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützting	+	+	+	+	+	
7	<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek	+		+		+	
8	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofman Bang ex C. Agardh) Børgessen	+	+	+			
9	<i>Phaeophila dendroides</i> (Crouan & Crouan) Batters			+			
10	<i>Ulothrix implexa</i> (Kützting) Kützting						
11	<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	+	+	+			+
12	<i>Ulvella scutata</i> (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor [= <i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Marchewianka]			+	+		
13	<i>Ulvella viridis</i> (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor [= <i>Entocladia viridis</i> Reinke]			+			
Charophyta							
14	<i>Lamprothamnium papulosum</i> (K. Wallroth) J. Groves	+					
Phaeophyceae							
15	<i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C. Agardh			+			
16	<i>Cystoseira barbata</i> (Stackhouse) C. Agardh			+			
17	<i>Cystoseira crinita</i> Duby			+			
18	<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) J. V. Lamouroux [= <i>Dilophus fasciola</i> (Roth) Howe]			+			
19	<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye [= <i>E. confervoides</i> Le Jolis]		+	+	+	+	+
20	<i>Myrionema strangulans</i> Greville	+		+			
21	<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanardini			+			+
22	<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	+		+			
23	<i>Stilophora tenella</i> (Esper) P. C. Silva [= <i>S. rhizodes</i> (Ehrh.) J. Ag.]			+			
24	<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) P. C. Silva [= <i>Z. prototypus</i> Nardo]						+
Rhodophyta							
25	<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth [= <i>C. tenuissimum</i> (Lyngb.) J. Ag.]	+			+	+	
26	<i>Ceramium virgatum</i> Roth [= <i>C. rubrum</i> (Huds.) Ag.]	+				+	
27	<i>Chondria capillaries</i> (Hudson) M. J. Wynne [= <i>C. tenuissima</i> Ag.]		+	+	+		
28	<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh			+	+		

Продолжение на следующей странице...

№	Вид	Фитоценоз					
		1	2а	2б	3а	3б	4
29	<i>Hydrolithon farinosum</i> (J. V. Lamouroux) D. Penrose et Chamberlain [= <i>Melobesia farinosa</i> Lamour.]	+	+	+	+	+	+
30	<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon			+			
31	<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh			+			+
32	<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	+	+	+	+		
33	<i>Phyllophora crispa</i> (Hudson) Dixon						+
34	<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing [= <i>Melobesia lejolisii</i> Rosan.]		+				
35	<i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey	+		+			
36	<i>Polysiphonia fucoides</i> (Hudson) Greville [= <i>P. violacea</i> (Roth) Grev.]					+	
37	<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze [= <i>Polysiphonia subulifera</i> (Ag.) Harv.]	+	+	+			+
Angiospermae							
38	<i>Ruppia</i> sp.	+			+		
39	<i>Stuckenia pectinata</i> (Linnaeus) Börner [= <i>Potamogeton pectinatus</i> L.]	+			+		
40	<i>Zannichellia</i> sp.	+	+	+			
41	<i>Zostera noltii</i> Hornemann	+	+	+	+	+	

Примечание: 1 — сообщество *Zostera noltii* + *Stuckenia pectinata*, глубина 3 м (ст. 3); 2а — микрогруппировки *Zostera noltii*, гл. 5 м (ст. 4); 2б — микрогруппировки *Cystoseira crinita*, гл. 5 м (ст. 4); 3а — сообщество *Zostera noltii*, гл. 6 м (ст. 1); 3б — сообщество *Zostera noltii*, гл. 8 м (ст. 2); 4 — сообщество *Phyllophora crispa*, гл. 17 м (ст. 5)

Note: 1 – *Zostera noltii* + *Stuckenia pectinata* community, 3 m depth (station 3); 2a – *Zostera noltii* assemblages, 5 m depth (station 4); 2b – *Cystoseira crinita* assemblages, 5 m depth (station 4); 3a – *Zostera noltii* community, 6 m depth (station 1); 3b – *Zostera noltii* community, 8 m depth (station 2); 4 – *Phyllophora crispa* community, 17 m depth (station 5)

В западном рукаве (б. Солёная) преобладают фитоценозы морских трав. Сообщества с доминированием макроводорослей обнаружены на глубине 5 м, а также на 17 м вблизи устья б. Казачья. Количественные характеристики ценопопуляций доминирующих видов приведены в табл. 2.

Фитоценоз *Zostera noltii* + *Stuckenia pectinata* располагается на глубине 3 м (ст. 3) на песчаном грунте, его средняя биомасса — (905 ± 267) г·м⁻², доля доминантов составляет 75 %. Характерной особенностью фитоценоза является высокое участие субдоминанта *Ruppia* sp. — (208 ± 305) г·м⁻². Общее количество отмеченных видов — 19.

На глубине 5 м вблизи западного побережья бухты (ст. 4) донная растительность представлена мозаикой микрогруппировок *Zostera noltii* на песчаном субстрате и *Cystoseira crinita* — на твёрдом. Средняя биомасса сообщества на ст. 4 — (1017 ± 632) г·м⁻², при этом биомасса на площадках с доминированием цистозеры достигает 1369 г·м⁻², а на площадках с зостерой — 666 г·м⁻². Вклад доминирующих видов в общую биомассу сообщества составляет 74 %, причём для микрогруппировок с преобладанием цистозеры эта величина достигает 97 %, а для площадок с зостерой — 63 %. Здесь обнаружено максимальное количество видов среди всех исследованных участков акватории бухты — 31; в том числе в микрогруппировках цистозеры выявлено 29 видов, а на участках с доминированием зостеры — 13.

Монодоминантный фитоценоз *Zostera noltii* приурочен к песчаным донным осадкам на глубине 6–8 м (ст. 1, 2). В нём выявлено 14 видов с общей биомассой (541 ± 273) г·м⁻². Вклад вида-доминанта составляет 95–99 %, доля макроводорослей — менее 1 %. Отметим, что на глубине 6 м (ст. 2) значение биомассы фитоценоза вдвое выше $[(691 \pm 231)$ г·м⁻²], чем на 8 м (ст. 1) $[(391 \pm 247)$ г·м⁻²], а в состав сообщества входят *Ruppia* sp. и *S. pectinata*, отсутствующие на 8 м.

Фитоценозы охраняемого вида *Phyllophora crispa* выявлены у входа в б. Казачья на глубине 17 м на заиленной ракушке (ст. 5). Биомасса сообщества составляет (290 ± 195) г·м⁻². Всего обнаружено 9 видов макрофитов. Вклад сопутствующих видов в биомассу сообщества невысок, доля филлофоры достигает 95 %.

Таблица 2. Количественные показатели ценопопуляций и особей доминирующих видов макрофитов б. Казачья в осенний период

Table 2. Quantitative parameters of coenopopulations and individuals of dominant species in Kazach'ya Bay in autumn

Вид	Глубина, м	Станция	B	N	L	W
<i>Zostera noltii</i>	3	3	422 ± 311	568 ± 270	41,8 ± 6,6	0,68 ± 0,20
	5	4	322 ± 403	708 ± 958	24,6 ± 4,9	0,43 ± 0,10
	6	2	658 ± 247	1366 ± 688	39,1 ± 6,0	0,75 ± 0,23
	8	1	389 ± 247	822 ± 220	37,0 ± 16,8	0,69 ± 0,59
<i>Stuckenia pectinata</i>	3	3	258 ± 161	392 ± 240	34,5 ± 12,7	0,57 ± 0,39
<i>Cystoseira crinita</i>	5	4	429 ± 638	90 ± 107	11,6 ± 10,0	4,49 ± 4,13
<i>Phyllophora crispa</i>	17	5	275 ± 196	74 ± 35	10,4 ± 6,1	3,68 ± 9,45

Примечание: B — биомасса, г·м⁻²; N — численность, экз.·м⁻²; L — длина растения, см; W — масса растения, г

Note: B – population biomass, g·m⁻², N – population density, ind.·m⁻², L – plant length, cm; W – plant biomass, g

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные гидрботанической съёмки б. Казачья (б. Солёная) в осенний период 2017 г. показали снижение количества видов с глубиной: двукратное — в сообществах морских трав в диапазоне глубины 3,5–8,0 м, трёхкратное — в сообществах макроводорослей в диапазоне 5–17 м. В диапазоне глубины 3–17 м также наблюдается значительное (более чем в 3 раза) уменьшение биомассы фитоценозов. Статистическая проверка с использованием критерия Краскела — Уоллиса показала достоверность этих изменений ($H = 11,8$; $df = 4$; $p = 0,019$).

Максимум биомассы и численности доминирующего вида *Z. noltii* приходится на глубину 6 м (табл. 2). Снижение количественных показателей zostеры на глубине 3–5 м сопровождается высоким участием *S. pectinata*, *Ruppia* sp. и *C. crinita* в сообществе. На 8 м конкуренты zostеры не зафиксированы, поэтому уменьшение биомассы и численности её побегов является, по нашему мнению, следствием снижения освещённости. Вместе с тем статистическое тестирование отмеченных различий плотности ценопопуляций zostеры показало их недостоверность ($H \leq 3,9$; $df = 3$; $p \geq 0,27$).

Средние значения длины и массы побегов *Z. noltii*, напротив, достоверно различаются в изученных ценопопуляциях ($H \geq 27,4$; $df = 3$; $p < 0,001$). Попарное сравнение средних при помощи критерия Уилкоксона показало, что изменение значений показателей на глубине 3, 6 и 8 м незначительно ($W \geq 354$; $p \geq 0,18$), однако на ст. 4 на глубине 5 м, где выявлено совместное произрастание микрогруппировок *Z. noltii* и *C. crinita*, размер и масса побегов zostеры в 1,5–1,7 раза ниже, чем в сообществах с доминированием морских трав ($W \geq 72$; $p < 0,02$) (см. табл. 2). Причинами этого могут быть как конкуренция с макроводорослями, так и менее благоприятный субстрат, поскольку наличие цистозеры указывает на то, что на данном участке мягкие грунты, наиболее подходящие для морских трав, сменяются твёрдыми.

По литературным данным, флора макрофитов б. Казачья насчитывает 105 видов [27]. Это значение в 2,6 раза выше количества видов, обнаруженного нами, что связано, по-видимому, с тем, что в 2017 г. исследования были выполнены в осенний период и охватывали не всю акваторию бухты. В то же время, сравнив свои результаты с данными 2010 г. [3], полученными в тот же сезон на том же участке бухты, мы можем говорить о тенденции к уменьшению видового разнообразия. В частности, общее количество видов снизилось за период с 2010 по 2017 г. с 58 до 41, а число видов красных водорослей сократилось более чем в 2 раза (с 29 до 13). При этом наиболее выраженное уменьшение видового разнообразия макрофитов произошло на глубине 8 м: в 2010 г. здесь зафиксировано 44 вида, а в 2017 г. — лишь 8. Изменилось не только количество видов, но и видовой состав, а также таксономическая структура сообществ, о чём свидетельствует низкий уровень сходства флоры б. Казачья в 2010 и 2017 гг. согласно коэффициенту Жаккара, значение которого составляет 0,33.

Сопоставление полученных результатов с данными, опубликованными ранее, позволяет говорить об изменении структуры донных сообществ в б. Казачья за последние два десятилетия. В целом за период с 1997–1999 по 2017 г. биомасса фитоценозов морских трав в диапазоне глубины 3–8 м уменьшилась в 2–3 раза, а биомасса сообщества филофоры на глубине 15–17 м, напротив, возросла в 1,9 раза (рис. 2А), при этом изменился вклад различных систематических групп макрофитов в биомассу сообщества. В 1999 г. в фитоценозах морских трав количественно доминировала *Z. marina*. В 2010 г. зафиксировано существенное (более чем на порядок) снижение обилия этого вида на глубине 8 м (рис. 2Б), и доминирующая роль на указанной глубине перешла к красной водоросли *Gracilariopsis longissima* [1, 3]. За период с 2010 по 2017 г. сообщества с доминированием *G. longissima* исчезли, а обилие морских трав увеличилось, хотя так и не достигло уровня 1999 г. (рис. 2Б), поскольку высокопродуктивные сообщества *Zostera marina* уступили место фитоценозам с доминированием *Z. noltii*.

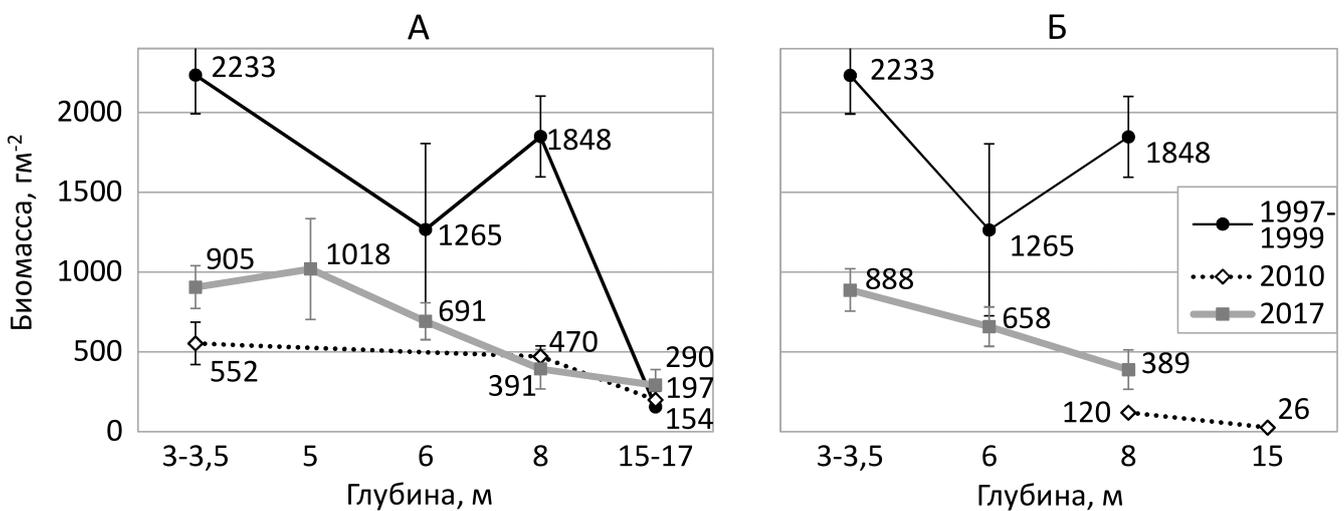


Рис. 2. Изменение биомассы фитоценоза (А) и биомассы морских трав (Б) по глубине (среднее \pm стандартная ошибка) в б. Казачья с 1997–1999 по 2017 г. (данные за 1997–1999 и 2010 г. взяты из работ [1, 3, 10]; на (А) для 1997–1999 г. вместо биомассы фитоценоза приведена биомасса доминанта *Zostera marina*)

Fig. 2. Change in phytocenosis (A) and seagrass biomass (Б) with a depth (mean \pm SE) in Kazach'ya Bay from 1997–1999 to 2017 (data of 1997–1999 and 2010 are taken from [1, 3, 10]; on (A) for the period of 1997–1999 biomass of the dominant species *Zostera marina* is shown instead of phytocenosis biomass)

Ранее скопления неприкрепленной формы *G. longissima* были характерны для восточной части б. Казачья [13, 14]. Причины их появления в 2010 г. в её западном рукаве неясны, поскольку в тот период состояние бухты характеризовалось как сравнительно малонарушенное [3, 19]. Можно предположить, что благоприятные условия для увеличения биомассы макроводорослей создало 15-кратное снижение обилия *Z. marina* (рис. 2Б, глубина 8 м), которое могло быть вызвано последствиями экстремального шторма 11 ноября 2007 г. [17]. Отметим, что в период между 2006 и 2009 г. в центральной и устьевой частях бухты также отмечено снижение видового разнообразия и численности макрозообентоса [19].

К 2017 г. скопления *G. longissima* у западного побережья б. Казачья исчезли, что обусловлено, по-видимому, заменой сообществ *Z. marina*, к которым обычно приурочены пласты неприкрепленной грацилярии [13], зарослями *Z. noltii*. Другой причиной исчезновения грацилярии могло быть общее увеличение обилия морских трав в 2017 г. по сравнению с таковым в 2010 г. Ранее снижение запасов этого вида, сопровождавшееся возрастанием биомассы морских трав, в том числе *Z. noltii*, было зафиксировано в восточном рукаве бухты [14].

К 2017 г. в б. Казачья практически полностью исчезла и *Z. marina*. По нашему мнению, одна из главных причин элиминации данного вида — интенсификация хозяйственной деятельности в прибрежной зоне бухты. Анализ спутниковых снимков, доступных в Google Earth Pro (v. 7.3.0), показал: с 2010 по 2017 г. на берегах б. Казачья возведены причалы общей протяжённостью 600 м, в прибрежной зоне построено более 120 коттеджей, гостиниц и многоэтажных домов. Строительство в акватории, дноуглубление, наличие берегового стока с повышенным содержанием соединений азота приводят к снижению прозрачности воды, что оказывает губительное влияние на заросли zostеры. Показано: трёх недель недостаточной освещённости вследствие увеличения мутности воды достаточно для исчерпания углеводных резервов и гибели 90 % побегов *Z. marina* [22]. Деградация зарослей *Z. marina* в б. Казачья сделала возможной экспансию рудерального стресс-толеранта *Z. noltii* [26], способного быстро восстанавливаться после негативных воздействий. В частности, известно, что скорость удлинения корневищ и образования листьев, междоузлий и новых побегов у *Z. noltii* в 3–15 раз выше, чем у *Z. marina* [23]. Так, в бухте Виллапа (Тихоокеанское побережье США) *Z. marina* в нарушенных местообитаниях замещается видом-рудералом *Z. japonica*, биомасса которого, в отличие от таковой *Z. marina*, в нестабильных условиях выше, чем при отсутствии нарушений [21]. Также исчезновение *Z. marina* могло стать следствием заболевания, вызванного *Labyrinthula macrocystis* Cienc., как уже происходило в Чёрном море [18]. При отсутствии выраженного влияния негативных факторов в б. Казачья и при стабилизации условий в ней можно ожидать восстановления зарослей *Z. marina* ввиду того, что данный конкурентоспособный вид [25] может доминировать в фитоценозе при благоприятных для себя условиях. В целом полученные результаты свидетельствуют, что в западном рукаве б. Казачья в настоящее время происходит восстановительная сукцессия сообществ морских трав, причём эти фитоценозы характеризуются обеднённым видовым составом; в них доминируют виды, занимавшие ранее подчинённое положение.

Значения биомассы и численности ценопопуляций охраняемого вида *Ph. crispa* на глубине 17 м вблизи м. Манганари невысоки. В среднем они в 7 раз ниже показателей, отмеченных для Южного и Западного Крыма в 1960-е гг. [5, 6], и в 3–4 раза меньше максимальных значений, зарегистрированных в прибрежной зоне Севастополя в последние 20 лет [10, 11]. Вместе с тем в 2017 г. численность и биомасса этого вида в б. Казачья возросли на 1–2 порядка по сравнению с таковыми в 1997 г., а его доля в биомассе фитоценоза увеличилась с 10–15 до 95 % [10]. Приведённые данные свидетельствуют об улучшении условий для произрастания *Ph. crispa*. На это же указывают довольно высокие значения средней массы талломов филлофоры (4,5 г), сопоставимые со средними значениями, отмеченными на глубине 15–20 м в прибрежной зоне Крыма в 1960–1970-е гг. (2,4–10,4 г; показатели рассчитаны на основе данных о биомассе и численности [5, 6]). Отметим, что для массы особей филлофоры в б. Казачья характерны высокие значения стандартного отклонения (см. табл. 2), коэффициента вариации ($CV = 259\%$) и коэффициента Джини ($G = 0,76$), что свидетельствует о высоком уровне неравноценности особей. В частности, 45 % биомассы ценопопуляции приходится на растения массой от 45 г, вклад которых в общую численность в процентном выражении невелик (3 %). Большая же часть ценопопуляции (55 %) представлена особями массой менее 1 г. Такие особенности популяционной структуры обычно являются следствием внутривидовой конкуренции за свет, которая сопровождается усилением неравноценности особей по массе [30]. Однако более вероятно, что обнаруженная размерная иерархия филлофоры обусловлена различным возрастом растений. Приблизительная оценка возраста талломов по их длине L [5] показала, что у 85 % растений он не превышает 5 лет ($L < 14,8$ см), а у 45 % — 3 лет ($L < 8,3$ см). Возраст более 8 лет ($L > 23,6$ см) зафиксирован у 5 % особей. Таким образом, ценопопуляция филлофоры на глубине 17 м в б. Казачья представлена главным образом молодыми талломами, однако включает и небольшое число старых крупных особей. Это свидетельствует о том, что отмеченное увеличение плотности ценопопуляции филлофоры произошло в последние 3–5 лет, и указывает, возможно, на начало восстановительной сукцессии фитоценоза *Phyllophora*.

Биомасса *C. crinita* на глубине 5 м за период 1997–2017 гг. возросла с 33–130 до 429 г·м⁻² [10]. Тем не менее плотность ценопопуляций *C. crinita* в акватории б. Казачья относительно невысока. Значения биомассы, в частности, в 2–10 раз ниже, чем в прибрежной зоне Севастополя на глубине 5 м в 1960–2000-е гг. [5, 10]. Среднее значение массы таллома также существенно ниже показателей, отмеченных в 1960–1970-е гг. на различных участках прибрежной зоны Крыма (10–15 г), хотя и сопоставимо с данными, полученными в 2010-е гг. (3,2 г) [5, 7].

В целом результаты выполненных исследований свидетельствуют о существенной перестройке состава и структуры сообществ макрофитобентоса западной части б. Казачья (б. Солёная) за последние два десятилетия. Фитоценозы *Zostera marina* исчезли, уступив место сообществам *Zostera noltii* и *Zostera noltii* + *Stuckenia pectinata*. Уменьшилась биомасса фитоценозов, сократилось их видовое разнообразие, изменился видовой состав. Вместе с тем полученные данные указывают на начало восстановительной сукцессии донных фитоценозов бухты. В случае стабилизации либо уменьшения антропогенной нагрузки на акваторию можно ожидать возрастания количественных характеристик макрофитобентоса б. Казачья.

Выводы:

1. В сентябре 2017 г. в б. Казачья (западный рукав) в диапазоне глубины 3–17 м обнаружен 41 вид макрофитов: 13 — зелёных, 1 — харовых, 10 — бурых, 13 — красных водорослей, а также 4 вида цветковых растений. Впервые для данной акватории отмечены *Chaetomorpha gracilis*, *Cladophora vagabunda*, *Lamprothamnium papulosum*, *Myrionema strangulans*.
2. На мягких грунтах на глубине 3 м располагается фитоценоз *Zostera noltii* + *Stuckenia pectinata* с биомассой 905 г·м⁻². На 6–8 м он сменяется монодоминантными сообществами *Zostera noltii* с биомассой 390–691 г·м⁻². К глубине 5 м, где наряду с песчаными грунтами встречаются твёрдые, приурочена мозаика микрогруппировок *Zostera noltii* и *Cystoseira crinita* с биомассой 1017 г·м⁻². Фитоценозы *Phyllophora crispa* с биомассой 290 г·м⁻² расположены у входа в б. Казачья на глубине 17 м.
3. За период с 1999 по 2017 г. биомасса фитоценозов морских трав снизилась в 2–3 раза, при этом исчезли фитоценозы *Zostera marina*, а их место заняли сообщества с доминированием *Zostera noltii*. Биомасса фитоценозов *Phyllophora crispa* за этот период возросла в 1,9 раза.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. рег. АААА-А18-118020890074-2).

Благодарность. Автор благодарит сотрудников в/ч 80367 за отбор проб, зав. лабораторией фиторесурсов ФГБУН ИМБИ к. б. н. Мильчакову Н. А. — за идентификацию видов, вед. инженера лаборатории фиторесурсов ФГБУН ИМБИ Рябогину В. Г. — за помощь в обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров В. В. Жизненное состояние ценопопуляций *Zostera marina* L. в бухте Казачья // *Заповедники Крыма – 2007*: материалы IV Международ. науч.-практ. конф., Симферополь, 2 ноября 2007 г. Симферополь, 2007. Ч. 1. Ботаника. Общие вопросы охраны природы. С. 23–30. [Alexandrov V. V. Zhiznennoe sostoyanie tsenopopulyatsii *Zostera marina* L. v bukhte Kazach'ya. In: *Zapovedniki Kryma – 2007*: materialy IV Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Simferopol, 2 Nov., 2007. Simferopol, 2007. Pt. 1. Botanika. Obshchie voprosy okhrany prirody, pp. 23–30. (in Russ.)].
2. Андреева Н. А., Смирнова Л. Л., Хомич Т. В. Оценка состояния морской среды в прибрежных вольерах с дельфинами (*Tursiops truncatus ponticus* Varabasch, 1940) // *Экология моря*. 2002. Вып. 61. С. 73–75. [Andreeva N. A., Smirnova L. L., Khomich T. V. The quality of marine environment within the coastal marine enclosure with dolphins (*Tursiops truncatus ponticus* Varabasch, 1940). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 61, pp. 73–75. (in Russ.)].

3. Евстигнеева И. К., Гринцов В. А., Лисицкая Е. В., Макаров М. В., Танковская И. Н. Биоразнообразие сообществ макрофитов бухты Казачья (Севастополь, Черное море) // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2015. Т. 120, вып. 6. С. 51–64. [Evstigneeva I. K., Grintsov V. A., Lisitskaya E. V., Makarov M. V., Tankovskaya I. N. Biodiversity of macrophytes communities Kasachia Bay. *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2015, vol. 120, iss. 6, pp. 51–64. (in Russ.)].
4. Зинова А. Д. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1967. 397 с. [Zinova A. D. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslei yuzhnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad: Nauka, 1967, 397 p. (in Russ.)].
5. Калугина-Гутник А. А. *Фитобентос Черного моря*. Киев : Наукова думка, 1975. 247 с. [Kalugina-Gutnik A. A. *Fitobentos Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1975, 247 p. (in Russ.)].
6. Калугина-Гутник А. А., Куликова Н. М. Донная растительность у западного побережья Крыма // *Биология моря*. 1974. Вып. 32. С. 111–129. [Kalugina-Gutnik A. A., Kulikova N. M. Donnaya rastitel'nost' u zapadnogo poberezh'ya Kryma. *Biologiya morya*, 1974, iss. 32, pp. 111–129. (in Russ.)].
7. Ковардаков С. А., Мильчакова Н. А., Рябогина В. Г. Динамика межгодовой и пространственной структуры ценопопуляции *Cystoseira crinita* в прибрежной зоне урочища Джангуль (Крым, Черное море) // *Биоразнообразие и устойчивое развитие* : материалы докл. III Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 15–19 сентября 2014 г. Симферополь, 2014. С. 153–155. [Kovardakov S. A., Milchakova N. A., Ryabogina V. G. Dinamika mezhgodovoi i prostranstvennoi struktury tsenopopulyatsii *Cystoseira crinita* v pribrezhnoi zone urochishcha Dzhangul' (Krym, Chernoe more). In: *Bioraznoobrazie i ustoichivoe razvitie*: materialy dokl. III Mezhdun. nauch.-prakt. konf., Simferopol, 15–19 Sept., 2014. Simferopol, 2014, pp. 153–155. (in Russ.)].
8. Котельянец Е. А., Гуров К. И., Тихонова Е. А., Соловьева О. В. Некоторые геохимические показатели донных отложений прибрежной акватории под влиянием антропогенного фактора (на примере бухты Казачья, г. Севастополь) // *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о земле*. 2017. Т. 27, № 1. С. 5–13. [Kotelyanets E. A., Gurov K. I., Tikhonova E. A., Solov'eva O. V. Some geochemical indicators of sea bottom sediments in coastal waters under the influence of anthropogenous factor (using Kazachya Bay, Sevastopol, as an example). *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Ser. Biologiya. Nauki o zemle*, 2017, vol. 27, no. 1, pp. 5–13. (in Russ.)].
9. *Красная книга Российской Федерации (растения и грибы)*. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 885 с. [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby). Moscow: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2008, 885 p. (in Russ.)].
10. Мильчакова Н. А. Макрофитобентос // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 152–208. [Milchakova N. A. Makrofitobentos. In: *Sovremennoe sostoyanie bioraznoobraziya pribrezhnykh vod Kryma (chernomorskii sektor)* / Eremeev V. N., Gaevskaya A. V. (Eds). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 152–208. (in Russ.)].
11. Мильчакова Н. А., Бондарева Л. В., Чернышева Е. Б., Панкеева Т. В., Каширина Е. С., Тарасюк Е. Е. Научное обоснование создания гидрологического памятника природы местного значения «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Коса Северная» (регион Севастополя, Чёрное море) // *Биоразнообразие и устойчивое развитие* : тез. докл. II Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 12–16 сент. 2012 г. Симферополь, 2012. С. 408–410. [Milchakova N. A., Bondareva L. V., Chernysheva E. B., Pankeeva T. V., Kashirina E. S., Tarasyuk E. E. Nauchnoe obosnovanie sozdaniya gidrologicheskogo pamyatnika prirody mestnogo znacheniya "Pribrezhnyi akval'nyi kompleks u mysa Kosa Severnaya" (region Sevastopolya, Chernoe more). In: *Bioraznoobrazie i ustoichivoe razvitie*: tez. dokl. II Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Simferopol, 12–16 Sept., 2012. Simferopol, 2012, pp. 408–410. (in Russ.)].
12. Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. В. Экологическая характеристика бухты Казачья (Черное море) // *Экология моря*. 2002. Вып. 61. С. 85–89. [Mironov O. G., Kiryukhina L. N., Ale-mov S. V. Ecological characteristic of Kazachya Bay (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 61, pp. 85–89. (in Russ.)].
13. Миронова Н. В. Эколого-фитоценотические особенности произрастания видов рода грацилярия

- (обзор) // *Экология моря*. 2010. Вып. 81. С. 59–65. [Mironova N. V. Ecology and phytocenosis growth features species *Gracilaria* (review). *Ekologiya morya*, 2010, iss. 81, pp. 59–65. (in Russ.)].
14. Миронова Н. В., Мильчакова Н. А., Александров В. В. Тенденции долговременного изменения запасов макрофитов в бухте Казачья (Севастополь, Крым, Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 3. С. 68–78. [Mironova N. V., Milchakova N. A., Alexandrov V. V. Trends in long-term changes of macrophite resources in the Kazachya Bay (Sevastopol, Crimea, Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 3, pp. 68–78. (in Russ.)].
 15. Овсяный Е. И., Романов А. С., Миньковская Р. Я., Красновид И. И., Озюменко Б. А., Цымбал И. М. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное исследование ресурсов шельфа*. 2001. Вып. 2. С. 138–152. [Ovsyanyi E. I., Romanov A. S., Min'kovskaya R. Ya., Krasnovid I. I., Ozyumenko B. A., Tsymbal I. M. Osnovnye istochniki zagryazneniya morskoi sredy Sevastopol'skogo regiona. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe issledovanie resursov shel'fa*, 2001, iss. 2, pp. 138–152. (in Russ.)].
 16. Приказ главного управления природных ресурсов и экологии города Севастополя от 11.05.2016 № 66 «Об утверждении Перечней (списков) объектов животного и растительного мира, грибов, занесенных в Красную книгу города Севастополя». URL: <https://sevastopol.gov.ru/docs/239/33925/> (дата обращения 16.03.2018). [Prikaz glavnogo upravleniya prirodnykh resursov i ekologii goroda Sevastopolya ot 11.05.2016 no. 66 "Ob utverzhdenii Perechnei (spiskov) ob"ektov zhivotnogo i rastitel'nogo mira, gribov, zanesennykh v Krasnyuyu knigu goroda Sevastopolya". URL: <https://sevastopol.gov.ru/docs/239/33925/> (accessed 16.03.2018). (in Russ.)].
 17. Репетин Л. Н., Белокопытов В. Н. Режим ветра над побережьем и шельфом северо-восточной части Черного моря // *Наукові праці Українського науково-дослідного гідрометорологічного інституту*. 2008. Вип. 257. С. 84–105. [Repetin L. N., Belokopytov V. N. Rezhim vetra nad poberezh'em i shel'fom severo-vostochnoi chasti Chernogo morya. *Naukovi pratsi Ukrain'skoho naukovo-doslidnoho hidrometeorologichnoho instytutu*, 2008, iss. 257, pp. 84–105. (in Russ.)].
 18. Садогурский С. Е. Отмирание зарослей *Zostera marina* L. у Сары-Булатских островов (Каркинитский залив, Черное море) // *Заповідна справа в Україні*. 1999. Т. 5, вып. 2. С. 17–22. [Sadogurskii S. E. Otmiranie zaroslei *Zostera marina* L. u Sary-Bulatskikh ostrovov (Karkinitskii zaliv, Chernoe more). *Zapovidna sprava v Ukraini*, 1999, vol. 5, iss. 2, pp. 17–22. (in Russ.)].
 19. Тихонова Е. А., Алёмов С. В. Характеристика донных осадков и макрозообентоса б. Казачья в первой декаде XXI века // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. Севастополь, 2012. Вып. 26. С. 88–94. [Tikhonova E. A., Alemov S. V. Kharakteristika donnykh osadkov i makrozoobentosa b. Kazach'ya v pervoi deкаде XXI veka. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2012, iss. 26, pp. 88–94. (in Russ.)].
 20. Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. 463 с. [Shitikov V. K., Rozenberg G. S., Zinchenko T. D. *Kolichestvennaya gidroekologiya: metody sistemnoi identifikatsii*. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003, 463 p. (in Russ.)].
 21. Bando K. Jun. The roles of competition and disturbance in a marine invasion. *Biological Invasions*, 2006, vol. 8, pp. 755–763. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3543-4>.
 22. Cabello-Pasini A., Lara-Turrent C., Zimmerman R. C. Effect of storms on photosynthesis, carbohydrate content and survival of eelgrass populations from a coastal lagoon and the adjacent open ocean. *Aquatic Botany*, 2002. vol. 74, no. 2, pp. 149–164. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00076-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00076-1).
 23. Duarte C. M. Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, vol. 77, pp. 289–300.
 24. Guiry M. D., Guiry G. M. *AlgaeBase*. National University of Ireland, Galway, 2018. URL: <http://www.algaebase.org/> (accessed 01.02.2018).
 25. Jacobs R. P. W. M. Reproductive strategies of two seagrass species (*Zostera marina* and *Z. noltii*) along west European coasts. In: *Studies on aquatic vascular plants* / J. J. Symoens, S. S. Hooper, P. Compère (Eds). Brussels: Royal Botanical Society of Belgium, 1982, pp. 150–155.

26. Jacobs R. P. W. M., McRoy C. P. Biomass potential of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1984, vol. 2, no. 1, pp. 49–80.
27. Milchakova N. A., Ryabogina V. G. Floristic diversity of macrophytes in Kazachya Bay (the Crimea, the Black Sea). *Bulletin SNBG*, 2015, iss. 114, pp. 16–22.
28. R Core Team. R: *A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2017. URL: <https://www.r-project.org/> (accessed 03.10.2017).
29. Weiner J., Solbrig O. T. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 1984, vol. 61, pp. 334–336. <https://doi.org/10.1007/BF00379630>.
30. Weiner J., Thomas S. C. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 1986, vol. 47, pp. 211–222. <https://doi.org/10.2307/3566048>.

MACROPHYTOBENTHOS OF KAZACH'YA BAY (BLACK SEA) IN AUTUMN 2017

V. V. Alexandrov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: valexandrov@list.ru

Over the last two decades Kazach'ya Bay area has been subjected to intensive coastal development resulted in deterioration of the environment quality. Considering the fact that the anthropogenic impact has already led to degradation of the key macrophytobenthos communities at many sites of Sevastopol coast, the assessment of the current state of the bottom phytocoenoses in Kazach'ya Bay is of great importance. The aim of the study was to investigate the species composition and quantitative parameters of the macrophytobenthos in Kazach'ya Bay and to analyze long-term changes in its bottom vegetation. Investigation was carried out in the western branch of the bay in September 2017 at depth of 3, 5, 6, 8 and 17 m; 41 macrophyte species were identified: 13 – Chlorophyta, 1 – Charophyta, 10 – Phaeophyceae, 13 – Rhodophyta, and 4 – Angiospermae. Such species as *Chaetomorpha gracilis*, *Cladophora vagabunda*, *Lamprothamnium papulosum*, *Myrionema strangulans* were recorded for the first time. *Zostera noltii* + *Stuckenia pectinata* phytocoenosis with biomass 905 g·m⁻² was found at 3 m depth on the soft bottom, at 6 and 8 m it was replaced by monodominant *Zostera noltii* communities with biomass 691 and 390 g·m⁻² respectively. At 5 m depth where alongside with soft sediments hard substrata occur, mosaic of patches dominated by *Zostera noltii* and *Cystoseira crinita* with mean biomass 1017 g·m⁻² was found. *Phyllophora crista* phytocoenosis with the biomass 290 g·m⁻² was registered near the mouth of the bay at the depth of 17 m. Between 1999 and 2017 biomass of the seagrass communities decreased 2–3 times, moreover, *Zostera marina* phytocoenoses were replaced by the *Zostera noltii* dominated communities. Biomass of the *Phyllophora* community almost doubled over the same period.

Keywords: macrophytobenthos, species composition, biomass, coenopopulations, *Cystoseira*, *Phyllophora*, *Zostera*, Kazach'ya Bay, Black Sea