

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАКРОФЛОРЫ ОБРАСТАНИЯ ГИДРОТЕХНИЧЕСКИХ СООРУЖЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ КРЫМСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ ЧЕРНОГО МОРЯ

Евстигнеева И. К., Евстигнеев В. П., Танковская И. Н.

SPATIAL VARIABILITY OF FOULING MACROFLORA OF HYDRAULIC STRUCTURES IN VARIOUS REGIONS OF THE CRIMEAN BLACK SEA COAST

Evstigneeva I. K., Evstigneev V. P., Tankovskaya I. N.

Аннотация

Введение. Макрофлора береговых гидротехнических сооружений в Черном море и степень устойчивости ее функционирования под действием внешних факторов остаются малоизученными. В настоящее время опубликованы работы, содержащие результаты сравнительного анализа фитоперифитона и фитобентоса некоторых бухт Севастопольского региона. Для расширения представлений о роли водорослей обрастания гидротехнических сооружений в прибрежных экосистемах были проведены гидробиотические исследования вдоль крымского побережья Черного моря. **Методы.** Отбор проб проводили летом 2017 года на 31 станции в пяти районах крымского побережья с боковой стенки пляжеудерживающего гидротехнического сооружения (буна) методом учетных площадок. Для оценки влияния внешних факторов на пространственное распределение таксономического состава применили параметрический метод двухфакторного дисперсионного анализа. **Результаты.** Установлено, что в обрастании береговых сооружений на 31 станции в пяти районах встречается 101 вид макроводорослей, среди которых преобладают Rhodophyta. Коэффициент Фельдмана показывает, что исследованный фитоценоз близок к субтропической флоре. Распределение видов по группам постоянства отличается неравномерностью. Значительная доля случайных и малоактивных видов свидетельствует о высоком качественном своеобразии альгообрастания в разных районах. Абсолютное число перифитонных видов существенно варьирует как от станции к станции, так и между районами. Среднее число видов Chlorophyta, Rhodophyta и всего сообщества изменяется по районам не так значительно, как у Ochrophyta. Дана характеристика экологического состава макрофлоры обрастания. Среди групп с разной встречаемостью в Черном море преобладают ведущие виды с максимумом их абсолютного числа на юге и относительного — на западе. Водоросли обрастания в основном являются однолетними, морскими и олигосапробными, а их состав наиболее разнообразен на юго-западе и юге. Установлено, что видовой состав экогрупп является пространственно устойчивым. Методом двухфакторного дисперсионного анализа показано значимое и независимое влияние таких факторов, как географическая локализация субстрата и принадлежность видов к конкретным отделам на распределение их числа.

Ключевые слова: Черное море, Крым, гидротехническое сооружение, фитообрастание, видовой состав, экологическая структура, встречаемость, пространственная изменчивость.

Abstract

Introduction. The macroflora of Black Sea coastal hydraulic structures and its stability under the influence of external factors remains poorly studied. Some published papers present the results of comparative analyses of phytoperiphyton and phytobenthos in several bays of the Sevastopol Region. To enhance the insight into the role of algae in fouling of hydraulic structures in coastal ecosystems, hydrobotanical studies were conducted along the Crimean coast of the Black Sea. **Methods.** In the summer of 2017, samples were taken at 31 stations in five areas along the Crimean coast from the side wall of beach-retaining hydraulic structures (jetties) using the method of accounting areas. To assess the influence of external factors on the spatial distribution of taxonomic composition, the parametric method of two-way analysis of variance was used. **Results.** Fouling of coastal structures at 31 stations in five areas was found to contain 101 species of macroalgae, among which Rhodophyta is predominant. The Feldman's index points out that the studied phytocoenon is close to subtropical flora. The distribution of species by constancy groups was uneven. The significant proportion of random and inactive species indicates significant qualitative diversity of algal fouling in different areas. The absolute number of periphyton species varies considerably both from station to station and between the areas. The average number of species of Chlorophyta, Rhodophyta and the entire community does not change as significantly between the areas as the average number of Ochrophyta species. The study also describes the ecological composition of fouling macroflora. Among the groups with a different frequency of occurrence in the Black Sea, leading species prevail with the maximum absolute number in the south and the maximum relative number in the west. Fouling algae are mainly annual, marine, and oligosaprobic, and their composition is the most diverse in the south-west and south. The species composition of the ecological groups was found to be spatially stable. The two-way analysis of variance showed that such factors as the geographical (spatial) location of a substrate and species attribution to particular divisions have a significant and independent influence on the distribution of the number of species.

Keywords: Black Sea, Crimea, hydraulic structure, phytoperiphyton, species composition, ecological structure, occurrence, spatial variability.

Введение

Берегоукрепительные гидротехнические сооружения, помимо прямой защиты берегов, выполняют биопозитивную функцию, поскольку являются дополнительным субстратом для формирования обрастания, играют важную роль в восстановлении и расширении поселений моллюсков и водорослей, в возникновении дополнительных зон естественной фильтрации. Научно регламентированное создание таких сооружений, в частности, в Крыму — один из путей стабилизации биоразнообразия, повышения биопродуктивности и улучшения экологической обстановки прибрежных вод полуострова. Оно должно опираться на фундаментальные исследования структурно-функциональных характеристик и устойчивости фитокомпоненты сообществ обрастания в условиях прибрежной зоны моря. К сожалению, сведений, касающихся современного состояния и изменчивости биоразнообразия альгообрастания гидротехнических сооружений в Черном море, в научной литературе немного. К настоящему времени опубликованы работы, содержащие результаты сравнительно-динамического анализа состава и структуры фитоперифитона и фитобентоса некоторых черноморских бухт, в основном Севастопольского региона [3, 4, 11, 19].

Для расширения представлений о роли водорослей обрастания гидротехнических сооружений в поддержании естественного биоразнообразия и степени биопозитивности средств берегозащиты были проведены гидробиологические исследования на 31 станции, расположенных на севере, северо-западе, юго-западе, юге и юго-востоке Крыма.

Цель работы — исследование особенностей пространственной изменчивости видового и экологического составов макрофлоры обрастания гидротехнических сооружений (ГТС), а также встречаемости видов в различных районах крымского побережья Черного моря. Сопутствующей задачей исследования стало установление, в какой степени пространственная неоднородность распределения альгофлоры носит случайный характер или формируется под влиянием фактора географической локализации субстрата (гидротехническое сооружение) на морском побережье Крыма.

Методы и материалы

Летом 2017 года, в период массовой вегетации многих черноморских макроводорослей, пробы отбирали на 31 станции с бун в центральной части их на одной и той же боковой грани и на равном расстоянии от поверхности воды (до 0,2 м), в четырехкратной повторности с применением учетных площадок размером 25×25 см [9]. Схема расположения станций представлена на рис. 1. Общее количество собранных проб равно 124. При камеральной обработке материала определяли видовой состав макроводорослей с учетом последних номенклатурных изменений и на основе полученных данных — экологический [7, 10, 21]. Для описания видовой и экологической структуры фитоперифитона применяли коэффициенты флористического сходства Жаккара K_j (%) и встречаемости видов R (%), а также индекс доминирования D_i экологических групп (соотношение числа станций или районов, в которых экологическая группа доминирует по тому или иному признаку, к их общему числу) [2, 14, 22]. Исходя из значений R , виды распределяли по группам постоянства (постоянная, добавочная, случайная) и ценотической активности (неактивные, мало-, средне-, высоко- и особоактивные виды) [16, 18]. Данные по видовому составу применяли для оценки принадлежности морской флоры к той или иной географической зоне (коэффициент Фельдмана) и степени эвтрофирования водоема (индекс Чени) [17, 20].

Для описания изменчивости характеристик макрофитоперифитона (МФП) определяли лимиты, размах их вариации и среднее значение [12]. По величине коэффициента вариации (C_v , %) оценивали тип изменчивости признаков (верхне- и нижненормальный, значительный, большой, очень большой, аномально высокий) [6]. Статистическую обработку материала проводили с использованием пакета программ STATISTICA. 10 при уровне значимости $\alpha = 0,05$.

Для подтверждения влияния географической локализации субстрата (гидротехническое сооружение) на пространственную неоднородность таксономического состава МФП к данным о видовом разнообразии был применен параметрический метод двухфакторного дисперсионного анализа [15]. В роли второй факторной переменной выступала принадлежность видов



Рис. 1. Карта-схема расположения станций:

1 — поселок Портовое; 2 — поселок Межводное; 3 — Евпаторийский залив; 4 — поселок Новоефедоровка; 5 — поселок Песчаное; 6 — поселок Орловка; 7 — поселок Любимовка; 8 — бухта Голландия; 9 — Килен-бухта; 10 — бухта Аполлонова; 11 — мыс Николаевский; 12 — бухта Мартынова; 13 — бухта Карантинная; 14 — бухта Песчаная; 15 — бухта Круглая; 16 — бухта Камышовая; 17 — Золотой пляж; 18 — бухта Ласпи; 19 — поселок Форос; 20 — поселок Качивели; 21 — поселок Мисхор; 22 — мыс Мартыан; 23 — мыс Плака; 24 — поселок Малый Маяк; 25 — Профессорский уголок; 26 — город Алушта; 27 — поселок Малореченское; 28 — бухта Карадагская; 29 — поселок Орджоникидзе; 30 — Феодосийский залив; 31 — поселок Приморский

к отделам Rhodophyta, Ochrophyta, Chlorophyta. Структура факторной модели была схематично задана в виде: «Число видов» ~ «Район» + «Отдел» + «Район»: «Отдел», где последнее слагаемое отражает пересечение, или взаимодействие факторов.

Параметрический дисперсионный анализ применим к нормально распределенной переменной отклика, имеющей равные дисперсии внутри каждой из факторных групп. Поэтому предварительно была выполнена проверка этих свойств у выборки резульативного признака «Число видов» с использованием статистических критериев Левена (тест на однородность дисперсий выборок) и Шапиро–Уилка (тест на нормальность распределения остатков резульативного признака в факторных группах) [15]. В случае выявления нарушений указанных выше свойств в эмпирических выборках следует воспользоваться непараметрическими методами дисперсионного анализа. Однако эти методы двухфакторного анализа мало разработаны. В настоящей работе был принят за основу метод ART, основанный на применении F-критерия к выборкам, преобразованным путем их одновременного выравнивания и ранжирования [23]. Метод позволяет дать оценку

не только влияния факторов, но и их суммарного действия.

Результаты исследования и обсуждение

Общая эколого-таксономическая характеристика МФП гидротехнических сооружений.

В обрастании гидротехнических сооружений, размещенных в береговой зоне районов исследования, обнаружен 101 вид макроводорослей, которые относятся к 56 родам, 30 семействам, 22 порядкам отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och) и Rhodophyta (Rh). Среди отделов высоким видовым разнообразием выделяется Rh (52 % общего числа идентифицированных видов). За ним следует Ch (30 %). Доля видов Och в несколько раз ниже, однако разнообразие надвидовых таксонов позволяет этому отделу занимать вторую позицию. Видовая пропорция отделов в альгофлоре обрастания ГТС выглядит как 2 Ch : 1 Och : 3 Rh. Таксономические пропорции отделов не совпадают, за исключением соотношения семейств и порядков (1 : 1).

Коэффициент Фельдмана достигает 2,9, свидетельствуя тем самым о тепловодном характере исследованной альгофлоры. Индекс Чейни равен 4,6, что указывает на среднюю степень загрязнения окружающей водной среды. Этому соответствует и тот факт, что мезо- и олигосапробионты

обрастания обладают примерно равным средним числом видов (21 ± 9 и 29 ± 12). Кроме таких водорослей, среди обрастателей преобладают ведущие, однолетние и морские виды.

Встречаемость видов и пространственная изменчивость видового состава МФП. О степени качественного своеобразия фитообрастания ГТС у берегов Крыма можно судить на основе данных о встречаемости видов и взаимном подобии их комплексов в разных районах. Среди видов нет ни одного, встречаемость которого была бы максимальной. Тем не менее, можно выделить группу видов, анализируемый показатель которых хоть и не максимальный, но достаточно высокий, чтобы отнести их к постоянным элементам обрастания ГТС. Среди Ch к ним относятся *Ulva intestinalis*, *U. rigida*, *Cladophora albida*, *C. sericea*, среди Och – *Sphacelaria cirrosa*, *Carpodesmia crinita*, среди Rh – *Callithamnion corymbosum*, *Ceramium virgatum*, *C. diaphanum* (R больше 60 %). В соответствии с классификацией видов по показателю встречаемости идентифицированные виды относятся к трем группам: 15 видов (15 %) постоянной категории, 19 видов (19 %) добавочной и остальные 67 видов (66 %) — случайной. Случайные виды преобладают в каждом отделе, где их вклад оценивается 62–78 %. Существует мнение [13], что редкие и малочисленные виды важны для жизни биоценозов, так как формируют его видовое богатство, увеличивают разнообразие биоценологических связей и служат резервом для накопления и замещения доминантов, обеспечивая тем самым устойчивость сообщества в динамических

условиях. Среди Ch несколько больше постоянных видов, среди Rh — добавочных. У Och обе группы представлены равным числом видов.

Помимо прочего, показатель R позволяет в той или иной мере судить о ценотической активности видов в сообществах. В соответствии со шкалой [16] МФП в районе исследований состоит из особо-, высоко-, средне-, мало- и неактивных видов, среди которых количественно доминируют малоактивные виды с низким показателем встречаемости (менее 5 %). Виды других категорий уступают доминирующей, однако совокупный вклад неактивных и среднеактивных видов вдвое выше (рис. 2).

Таким образом, невысокий суммарный вклад видов постоянной и добавочной категорий, многочисленность случайных, мало-, средне- и неактивных видов свидетельствует о высоком качественном своеобразии МФП в районах исследования.

Несколько по-иному складывается ситуация, когда за основу принимаются данные о встречаемости видов, обобщенные для пяти районов. Во-первых, выделяется группа видов с максимальной встречаемостью, относящихся ко всем трем отделам. Среди зеленых водорослей вклад таких видов составляет 23 %, среди бурых и красных их в несколько раз меньше. Во-вторых, в отделах и во всем ценозе начинают превалировать постоянные виды, за которыми следуют случайные виды. У Och и Rh случайная и добавочная группы включают одинаковое число видов.

Таким образом, с учетом показателя встречаемости видов на станциях фитообрастания в основном состоит из случайных видов, то есть видов с низким уровнем R . Встречаемость же видов в пяти районах позволяет постоянным видам занять лидирующую позицию.

Общее число видов во флоре обрастания ГТС на разных станциях варьирует от 5 до 65, а между районами — от 23 на западном побережье и до 80 — на южном. Максимум абсолютного числа видов зарегистрирован на южной станции 22 (мыс Мартьян), минимум — на юго-западной станции 12 (бухта Мартынова). В распределении видов Ch наблюдается неравномерность. Крайние значения числа видов зеленых водорослей отличаются друг от друга во много раз, а их размах составляет 15 таксонов. По районам разно-

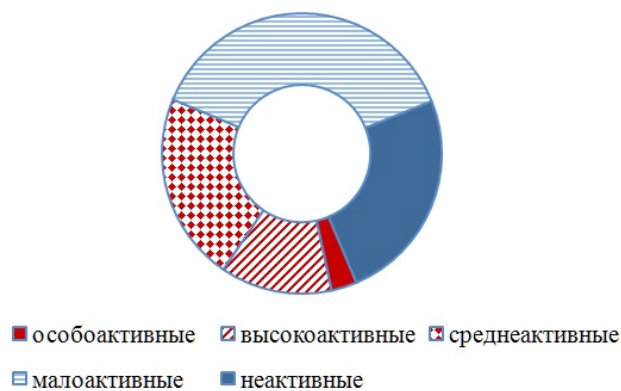


Рис. 2. Количественное соотношение групп активности перифитонных видов

образии Ch изменяется от 8 видов на западном побережье до 22 на юго-восточном. На долю видов этого отдела приходится от 23 до 41 % общего видового состава в соответствующем районе с максимумом на северо-западных станциях. Встречаемость зеленых водорослей на станциях равняется 100 %. Вклад видов Och в общее видовое разнообразие фитообрастания почти вдвое ниже, чем у Ch, причем на некоторых станциях они вовсе отсутствуют ($R = 81\%$). Их количество на станциях варьирует от 1 до 12 таксонов с максимумом на южной станции 22. Подобный размах крайних значений числа видов сближает Och с Ch. По районам бурые водоросли, подобно зеленым, распределяются неравномерно: их достаточно много на юго-западном и южном участках крымских берегов и крайне мало на северо-западном и западном. Видовое разнообразие Rh на станциях вдвое-втрое выше, чем у других отделов. В составе обрастания Rh единолично господствует на станции 21 (поселок Мисхор) и еще на четырех — синхронно с Ch или с Och. Общее число их видов колеблется от 1 на станции 12 до 37 — на станции 22, а по районам — от 13 на западе и до 48 — на юге. Размах крайних значений абсолютного числа видов Rh свидетель-

ствует о внушительности пространственных изменений видового состава этого отдела по сравнению с другими. Доля красных водорослей в МФП выше, чем у зеленых и бурых (52–60 %). Встречаемость видов Rh на станциях такая же, как у Ch.

В целом максимум видового разнообразия как самой альгофлоры, так и входящих в ее состав отделов приходится на станцию 22, близок к нему и уровень анализируемой характеристики на станции 18 (бухта Ласпи). Среди районов по разнообразию видового состава Och и Rh выделяется южный участок, а Ch — юго-восточный.

Данные, представленные в табл. 1, в первую очередь подтверждают ранее отмеченное лидирующее положение Rh на уровне средних значений абсолютного числа видов как для всех исследованных берегов, так и на их отдельных участках. Вторая позиция принадлежит видам Ch. Видовой состав этого отдела на западных станциях, а также Rh и всего фитообрастания — на западных и северо-западных варьирует в соответствии с «нормой» для биологических признаков ($C_v = 12\text{--}35\%$). На остальных участках у Ch и Rh и повсеместно у Och вариативность видового состава превышает эту «норму». Повышенный

Таблица 1

Абсолютное число перифитонных видов и его пространственная изменчивость

Показатель	Районы					
	Все побережье	северо-западный	западный	юго-западный	южный	юго-восточный
Chlorophyta						
Среднее / доля (%) в ценозе	7,4 ± 1,4 / 33	9,5 ± 6,9 / 42,0	5,5 ± 1,0 / 37,0	6,3 ± 1,8 / 37	6,4 ± 3,1 / 23	10,8 ± 4,6 / 37
C_v , %	55,0	52,0	12,9	55,6	69,6	48,3
Тип изменчивости	Значительная	Значительная	Нижняя норма	Значительная	Значительная	Значительная
Ochrophyta						
Среднее / доля (%) в ценозе	3,3 ± 1,1 / 14,0	1,0 ± 2,0 / 4,0	1,5 ± 1,0 / 10,0	2,2 ± 1,5 / 13	5,0 ± 2,2 / 18	4,8 ± 2,3 / 16
C_v , %	92,0	141,0	47,1	126,7	64,1	53,9
Тип изменчивости	Очень большая	Аномальная	Значительная	Аномальная	Значительная	Значительная
Rhodophyta						
Среднее / доля (%) в ценозе	12,1 ± 3,1 / 53,0	12,0 ± 2,0 / 53,0	8,0 ± 3,9 / 53,0	8,4 ± 4,1 / 50	16,6 ± 7,2 / 59	14,0 ± 8,4 / 47
C_v , %	73,0	11,8	35,4	92,5	63,1	68,3
Тип изменчивости	Большая	Нижняя норма	Верхняя норма	Очень большая	Большая	Большая
Фитоценоз						
Среднее	22,7 ± 5,0	22,5 ± 6,9	15,0 ± 3,9	16,9 ± 7,0	28,0 ± 12,3	29,6 ± 11,0
C_v , %	63,0	22,0	18,0	78,4	63,7	42,3
Тип изменчивости	Большая	Нижняя норма	Нижняя норма	Большая	Значительная	Верхняя норма

уровень изменчивости видового состава — особенность, отличающая обрастание берегозащитных сооружений от большинства фитоценозов, формирующихся на естественном субстрате в Черном море. Число видов в альгофлоре, среднее для пяти участков обследованных берегов, сохраняет за отделами позиции, описанные выше. Среднее число видов Ch, Rh и всего сообщества варьирует по районам не столь значительно («верхняя» норма), как у Och («большая» изменчивость).

Анализ матрицы значений коэффициента Жаккара показал высокую степень качественного своеобразия видового состава обрастания на разных участках крымских берегов. Доказательством этого являются широкие лимиты вариации значений коэффициента K_j для всего ценоза (27–71 %) и для таких отделов, как Och (7–64 %) и Rh (11–76 %), а также его низкое среднее значение, особенно у комплекса бурых водорослей (27 %). Среди отделов только Ch в разных районах проявляет более выраженное сходство своего состава (44 %). В западном районе, при сравнении с таковым на юго-западном, южном и юго-восточном участках, совпадает менее трети перифитонных видов, еще больше их выявляется при сопоставлении видов на трех последних из перечисленных участках.

Пространственная изменчивость экологического состава и доминирующих экогрупп МФП. МФП состоит из видов, входящих в состав 12 экологических групп из 13 известных для черноморского макрофитобентоса. Среди них отсутствуют представители пресноводно-солонатоводной группы — индикатора высокой степени распреснения морской среды. Представители всех идентифицированных групп входят в состав МФП каждого района, что обеспечивает полночленность экологического спектра ценоза.

В зависимости от встречаемости в Черном море перифитонные виды делятся на ведущие, сопутствующие и редкие. Ведущие виды преобладают и на их долю приходится от 50 до 65 % видового состава в каждом районе с максимумом на западе. Абсолютное число таких видов особенно велико на юге. Вторую позицию, как правило, занимают редкие виды с долей участия 26–32 %.

По срокам вегетации различают однолетние, многолетние и сезонные виды. У однолетних самый высокий индекс доминирования ($D_i = 100\%$). В разных районах эта группа представлена 13–33 видами с максимумом разнообразия на юго-западе, юге и юго-востоке. За ними следуют многолетние виды. Число сезонных видов варьирует широко, и одновременно с многолетниками наибольшее развитие они получают на юге. Есть участки, на которых сезонники лишь незначительно уступают многолетникам. Учитывая суммарный вклад однолетней и сезонной групп, можно утверждать, что основу МФП береговых сооружений в летний период составляют короткоживущие виды.

Экологический анализ видового состава водорослей обрастания ГТС, различающихся своей галобностью, показал, что они в основном являются морскими видами ($D_i = 80\%$) и наиболее разнообразно представлены на юго-западе и юге. На северо-западе их доминирование не столь ощутимо, особенно по отношению к солонатоводно-морским водорослям, на западе же они вовсе уступают этой группе роль лидера. Солонатоводная группа немногочисленна и характеризуется равномерностью количественного распределения.

К числу факторов, влияющих на динамику и распределение фитоценозов, относятся различные стоки, поступающие в море в результате хозяйственной деятельности человека. Степень и характер загрязнения в прибрежной зоне неодинаковы, неоднозначным является и его воздействие на видовой состав ценозов и количественное развитие сапробиологических группировок водорослей. Все известные в этом отношении группы обнаружены в каждом районе, но ведущую позицию среди них занимают олигосапробионты. Наряду с ними повсеместно активно развиваются и индикаторы средней степени загрязнения водной среды (мезосапробионты) с долей участия 30–41 %. Группа полисапробионтов, как правило, включает 6 видов. Они заметно уступают олиго- и мезосапробионтам по своему разнообразию и процентному содержанию в обрастании (7–17 %). Их вклад, совокупный с мезосапробионтами, чаще соответствует таковому у олигосапробионтов. Участие полисапробионтов особенно проявляется на северо-западном

и западном участках. Сопоставление с данными, приведенными в работе А. А. Калугиной-Гутник [10], показывает, что каждый третий вид этой сапробности, встречающийся в составе черноморского макрофитобентоса, присутствует и среди фитообрастателей ГТС. Несмотря на видовое доминирование олигосапробионтов, высокая встречаемость и общий вклад групп-индикаторов высокой и средней степени загрязнения среды хорошо сочетаются с уровнем индекса Чейни, рассчитанного для всего массива данных. Этот же индекс был применен к результатам исследований видового состава в каждом из пяти районов. Самые высокие значения его характерны для северо-западного и западного районов (более 6), что свидетельствует о высокой степени загрязнения водной среды. Здесь развивается незначительное число бурых водорослей, в большинстве своем требовательных к условиям обитания. В остальных районах индекс Чени вдвое ниже (4,5–6,0), что соответствует средней степени органического загрязнения окружающей водной среды. Таким образом, большая часть исследованной прибрежной акватории может считаться среднезагрязненной.

Пространственные вариации числа видов в группах по шкале Г. Н. Зайцева соответствуют разным типам (табл. 2).

Тип «большая вариабельность» характерен только сезонной группе, поскольку на северо-западе и западе она крайне немногочисленна, на

других же участках ее разнообразие в несколько раз выше. Почти без изменений остается видовая насыщенность полисапробной и солоноватоводной групп, в пределах «нормы» варьирует состав ведущей, однолетней, солоноватоводно-морской групп, у остальных групп такая «норма» превышена. В целом, за исключением сезонников, видовой состав экогрупп в обрастании ГТС до определенных пределов остается устойчивым в пространстве.

Исследование альгофлоры обрастания многочисленных береговых ГТС показало, что все экогруппы обладают 100 %-ной встречаемостью, что позволяет считать слагаемые ими спектры в каждом районе полночленными. Однако такое утверждение теряет силу при анализе экологического состава каждого из отделов в разных районах (табл. 3). Редукция экоспектра Ch проявляется на северо-западе и западе, у Rh она невелика и ограничивается отсутствием солоноватоводных видов. Еще более полночленным выглядит спектр групп у Och. На первых двух участках состав таких водорослей однороден, поскольку отдел представлен исключительно ведущими, многолетними, олигосапробными и морскими видами.

Альгофлора обрастания в каждом районе содержит в качестве доминантов примерно одни и те же экогруппы. Только на западе место лидера в галобной части занято солоноватоводно-морскими видами, а на юге синхронно господствуют

Таблица 2

Пространственная изменчивость видового состава экологических групп макрофитоперифитона

Экогруппа	Показатель вариабельности			
	min – max	$x \pm \sigma^*$	C_v^{**}	Характер и балл изменчивости
Редкая	3 – 22	15 ± 7	52	Значительная, 4 балла
Ведущая	15 – 43	29 ± 10	40	Верхненормальная, 3 балла
Сопутствующая	5 – 15	11 ± 4	46	Значительная, 4 балла
Однолетняя	13 – 33	27 ± 8	32	Верхненормальная, 3 балла
Многолетняя	6 – 26	17 ± 7	50	Значительная, 4 балла
Сезонная	2 – 21	11 ± 7	73	Большая, 5 баллов
Полисапробная	4 – 6	6 ± 1	16	Нижненормальная, 2 балла
Мезосапробная	7 – 29	21 ± 9	49	Значительная, 4 балла
Олигосапробная	12 – 45	27 ± 12	47	Значительная, 4 балла
Солоноватоводно-морская	12 – 26	18 ± 5	34	Верхненормальная, 3 балла
Морская	9 – 56	34 ± 18	59	Значительная, 4 балла
Солоноватоводная	2 (3)	$2 \pm 0,5$	23	Нижненормальная, 2 балла

* $x \pm \sigma$ — средняя с доверительным интервалом; ** C_v — коэффициент вариации.

Таблица 3

Доминирующие экологические группы и степень полночленности экоспектров макрофитоперифитона

Отдел	Северо-запад	Запад	Юго-запад	Юг	Юго-восток
Весь ценоз	<u>в-од-ол-м*</u> —	<u>в-од-ол-см</u> —	<u>в-од-ол-м</u> —	<u>в-од+мн-ол-м</u> —	<u>в-од-ол-м</u> —
Chlorophyta	<u>р-од-мез-см</u> сез	<u>в-од-пол+ол-см</u> мн-сез-м	<u>р-од-мез-м</u> —	<u>р-од-мез-см</u> —	<u>р-од-мез-см</u> —
Ochrophyta	<u>в-мн-ол-м</u> все остальные	<u>в-мн+сез-ол-м</u> все остальные	<u>в-сез-ол-м</u> од-пол-с	<u>в-мн+сез-ол-м</u> од-пол-с	<u>в-сез-ол-м</u> од-пол-с
Rhodophyta	<u>в-од-ол-м</u> с	<u>в-од+мн-ол-м</u> с	<u>в-од+мн-ол-м</u> с	<u>в-мн-ол-м</u> с	<u>в-од+мн-ол-м</u> с

*В числителе — группы-доминанты, в знаменателе — отсутствующие группы; в — ведущая, р — редкая, од — однолетняя, мн — многолетняя, сез — сезонная, ол — олигосапробная, мез — мезосапробная, пол — полисапробная, м — морская, см — солоноватоводно-морская, с — солоноватоводная.

одно- и многолетники. Особенностью доминантного комплекса Ch является превалирование такой комбинации групп, как редкая, однолетняя, мезосапробная и солоноватоводно-морская, что обеспечивает качественное своеобразие Ch среди других отделов. Комплекс базовых экогрупп у Och и Rh достаточно постоянен, поскольку вариативной остается только та его часть, которая сформирована водорослями с разной продолжительностью жизни.

Статистическая оценка пространственной неоднородности таксономического состава МФП. Установленные различия в характеристиках МФП разных районов могут носить неслучайный характер и являться следствием действия географического фактора, обуславливающего пространственную неоднородность обрастания. Такая постановка задачи вполне обоснована, поскольку известно [1, 5, 8], что западное, южное и восточное побережье Крыма существенно отличаются по условиям образования, развития и распространения ветровых волн, по гидродинамическим и морфолитодинамическим условиям вдольбереговой линии, гранулометрическому составу донного материала, по степени эвтрофирования водной среды и пр. Все это в совокупности формирует абиотические условия развития биоценозов, имеющие пространственную неоднородность. Логично ожидать подобной неоднородности в пространственном распределении характеристик МФП.

Вывод о значимости географического фактора может быть сделан только на основе соответствующей статистической оценки. Учитывая

разнообразие характеристик МФП и количество районов, наиболее подходящим статистическим методом для анализа представленных данных является факторный дисперсионный анализ [15].

Рисунок 3, а иллюстрирует качественную зависимость общего числа видов от географической локализации субстрата. Помимо предположительного влияния географического фактора, нельзя не учитывать и действие биотического фактора видового разнообразия в фитоценозе. Вследствие топического взаимодействия в фитоценозе видовая представленность таксонов высоких рангов отличается. Этот тезис подтверждается рис. 3, б, демонстрирующим различия видового разнообразия по трем отделам. Очевидно, биотический фактор должен рассматриваться в качестве второй независимой факторной переменной. В настоящей работе уровнями такой переменной были выбраны отделы Ch, Och, Rh, определяющие основу таксономического состава МФП. Факторный план в настоящем исследовании составляет 5×3, т. е. он включает 5 уровней первой переменной (Районы: NW, S, SE, SW, W) и 3 уровня второй (Отделы: Ch, Och, Rh).

Данные рис. 3, б свидетельствуют о том, что географический фактор почти одинаково проявляется в отношении отделов, за исключением южного района для Chlorophyta. В этой связи не стоит пренебрегать статистическим взаимодействием между факторными переменными.

Результаты стандартного дисперсионного анализа, основанного на расчете дисперсионного отношения факториальных и остаточной диспер-

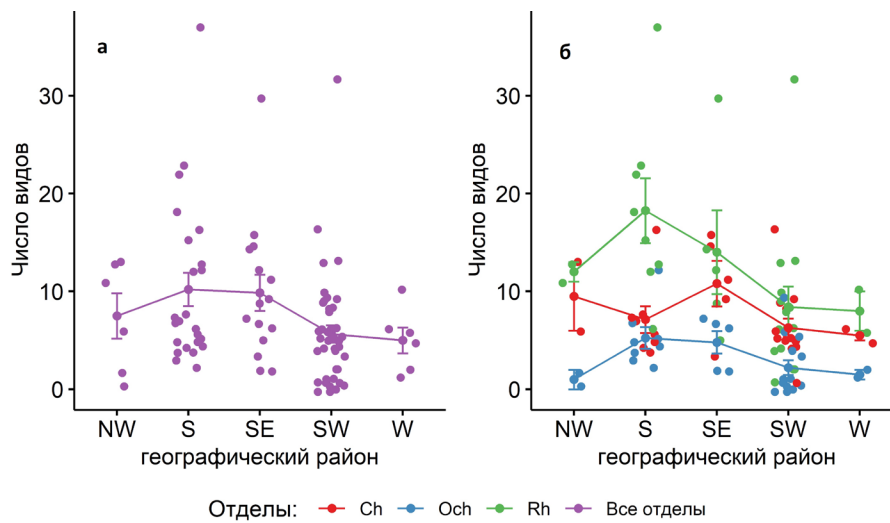


Рис. 3. Число видов и их среднегрупповое значение в зависимости от географического района

сий и подчиняющегося F-распределению Фишера, приведены в табл. 4.

Из табл. 4 следует, что влияние факторов «Район» и «Отдел» является значимым даже на уровне $\alpha = 1\%$, причем действие фактора отнесения видов к тем или иным таксонам («Отдел») в несколько раз более выражено по сравнению с влиянием географического фактора. Так, этот фактор формирует до 28 % общей дисперсии результативного признака, в то время как «Район» — немногим более 10 % дисперсии числа видов. Важным выводом выполненного анализа является отсутствие значимого взаимодействия факторов (Район : Отдел). Другими словами, каждый из факторов «Район» и «Отдел» влияет на результативный признак («Число видов») независимо, а сама факторная модель может быть упрощена до аддитивной: «Число видов» ~ «Район»+«Отдел».

В ходе исследований были проверены свойства выборки числа видов на нормальность распределения и равенство дисперсий внутри каж-

дой из факторных групп. Согласно критерию Левена, гипотеза об однородности дисперсий выборок числа видов в каждой из факторных групп не может быть отклонена даже на 10 %-ном уровне значимости. В соответствии с тестом Шапиро–Уилка, распределение остатков результативного признака в факторных группах значимо отклоняется от нормального закона (уровень значимости $\alpha = 1\%$), что вызывает необходимость применения непараметрического метода дисперсионного анализа — метод ART [23]. Согласно расчетам по данному методу получились аналогичные результаты: влияние факторов «Район» и «Отдел» оказалось значимым на уровне 1 %, а суммарное действие факторов «Район» : «Отдел» по-прежнему было незначимым.

Заключение

1. Летом в обрастании береговых гидротехнических сооружений обнаружен 101 вид черноморских макроводорослей трех отделов, половина которых принадлежит Rhodophyta.
2. Идентифицированные виды в зависимости от встре-

Таблица 4

Результаты параметрического двухфакторного дисперсионного анализа

Слагаемые факторной модели	Степень свободы, <i>n</i>	Дисперсия, <i>D</i>	Девиа́та, <i>D/n</i>	F-значение	Вероятность $P(F < F_{кр})$
Район	4	441,8	110,5	3,624	$9,23 \cdot 10^{-3}$
Отдел	2	1195,0	597,5	19,602	$1,27 \cdot 10^{-7}$
Район : Отдел	8	268,2	33,5	1,100	0,373
Остаточная	78	2377,6	30,5		

чаемости на гидротехнических сооружениях делятся на постоянные, добавочные и случайные. Небольшой суммарный вклад видов постоянной и добавочной категорий, многочисленность случайных видов, широкие лимиты вариации коэффициента Жаккара и его низкое среднее значение для всего ценоза и ведущих отделов свидетельствуют о высоком качественном своеобразии альгообрастания на станциях и в разных районах. 3. Число перифитонных видов в отделах подвержено варьированию как от станции к станции, так и между районами. Максимум абсолютного числа видов зарегистрирован на станции у мыса Мартьян, минимум — в бухте Мартынова. Среди районов по видовому разнообразию Ochrophyta и Rhodophyta выделяется южный участок, а Chlorophyta — юго-восточный. Среднее число видов Chlorophyta, Rhodophyta и всего сообщества меняется по районам не столь значительно («верхняя» норма), как у Ochrophyta («большая» изменчивость). 4. МФП южного участка вносит наибольший вклад в общее разнообразие надвидовых таксонов, а западного и, частично, северо-западного — наименьший. 5. МФП состоит из видов 12 экологических групп, спектры которых в каждом районе относятся к полночленным и имеют одинаковую комбинацию базовых компонентов. Число видов в экогруппах — признак, пространственно мало вариативный. 6. Виды ведущей группы преобладают в каждом районе с максимумом абсолютного числа видов на юге и относительного — на западе. Среди видов с разной продолжительностью вегетации однолетники обладают максимально высоким индексом доминирования, а их суммарный вклад с сезонниками позволяет считать, что основу МФП береговых сооружений в летний период составляют короткоживущие виды. 7. Фитоперифитонные виды преимущественно являются морскими и олигосапробными, что наиболее характерно для МФП на юго-западе и юге. Несмотря на видовое доминирование этих групп, высокая встречаемость и общий вклад групп-индикаторов высокой и средней степени загрязнения и распреснения среды хорошо сочетаются с уровнем индекса Чейни, что подчеркивает наметившуюся тенденцию изменения условий обитания водорослей. 8. Методом дисперсионного анализа доказана существенность независимого влияния

на результативный признак (число видов) таких факторов, как географическая локализация субстрата и принадлежность видов к конкретным отделам.

Благодарности

Работа выполнена по теме госзадания ФГБУН ИМБИ РАН «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса», номер госрегистрации АААА-А18-118021350003-6, частично при поддержке гранта РФФИ и г. Севастополя в рамках проекта № 18-45-920072.

Литература

1. Горячкин, Ю. Н. (ред.) (2015). Современное состояние береговой зоны Крыма. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 252 с.
2. Грейг-Смит, П. (1967). Количественная экология растений. М.: Мир, 358 с.
3. Евстигнеева, И. К. и Танковская, И. Н. (2019). Экологическое разнообразие и продукционная характеристика водорослей обрастания твердых субстратов и гидротехнического сооружения в Черном море (мыс Мартьян). Вестн. Удмурт. ун-та. Серия «Биология. Науки о Земле», Т. 29, № 3, сс. 346–352. DOI: 10.35634/2412-9518-2019-29-3-346-352.
4. Евстигнеева, И. К., Евстигнеев, В. П. и Танковская, И. Н. (2019). Структурно-функциональные особенности черноморского макрофитобентоса в районах с разным ветроволновым режимом. Вода и экология: проблемы и решения, № 2 (78), сс. 82–91. DOI: 10.23968/2305-3488.2019.24.2.82-91.
5. Евстигнеев, В. П., Наумова, В. А., Воскресенская, Е. Н., Евстигнеев, М. П. и Любарец, Е. П. (2017). Ветро-волновые условия прибрежной зоны Азово-Черноморского региона. Севастополь: ИПТС, 320 с.
6. Зайцев, Г. Н. (1990). Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 296 с.
7. Зинова, А. Д. (1967). Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.-Л.: Наука, 397 с.
8. Иванов, В. А. и Белокопытов, В. Н. (2011). Океанография Чёрного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 212 с.
9. Калугина-Гутник, А. А. (1969). Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники. Морские подводные исследования, сс. 105–113.
10. Калугина-Гутник, А. А. (1975). Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка, 247 с.
11. Капков, В. И., Шошина, Е. В. и Беленикина, О. А. (2016). Биоремедиация морских прибрежных экосистем: использование искусственных рифов. Вестн. МГТУ, Т. 19, № 1/2, сс. 286–295. DOI: 10.21443/1560-9278-2016-1/2-286-295.

12. Лакин, Г. Ф. (1990). Биометрия. 4-е изд. М.: Высшая школа, 352 с.
13. Одум, Ю. (1986). Экология. Т. 1. М.: Мир, 328 с.
14. Розенберг, Г. С. (ред.) (2005). Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: СамНЦ РАН, 404 с.
15. Юденков, В. А. (2013). Дисперсионный анализ. Минск: Бизнесофсет, 76 с.
16. Юрцев, Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 235 с.
17. Cheney, D. T. (1977). R+C/P – a new and improved ratio for comparing seaweed flora. *Journal of Phycology*, Vol. 13, Issue 2, p. 129.
18. Dajoz, R. (1972). Précis d'écologie. Paris: Dunod, 434 p.
19. Evstigneeva, I. K. and Tankovskaya, I. N. (2019). Structure and dynamics of macrophyte fouling of a hydraulic structure (Black sea). *Power Technology and Engineering*, Vol. 53, Issue 1, pp. 14–22. DOI: 10.1007/s10749-019-01027-7.
20. Feldmann, J. (1937). Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. Rouen: Imprimerie Wolf, 339 p.
21. Guiry, M. D. and Guiry, G. M. (2018). AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. [online] Available at: <http://www.algaebase.org> [Date accessed 15.12.2019].
22. Wilhm, J. L. (1968). Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, Vol. 49, Issue 1, pp. 153–156. DOI: 10.2307/1933573.
23. Wobbrock, J. O., Findlater, L., Gergle, D. and Higgins, J. J. (2011). The Aligned Rank Transform for nonparametric factorial analyses using only ANOVA procedures. In: CHI 2011 — 29th Annual CHI Conference on Human Factors in Computing Systems, Conference Proceedings and Extended Abstracts, May 7–12, 2011. New York: ACM Press, pp. 143–146. DOI: 10.1145/1978942.1978963.

References

1. Goryachkin, Yu. N. (ed.) (2015). Current state of the coastal zone of Crimea. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 252 p.
2. Greig-Smith, P. (1967). Quantitative plant ecology. Moscow: Mir, 358 p.
3. Evstigneeva, I. K. and Tankovskaya, I. N. (2019). Ecological diversity and production characteristics of fouling algae of solid substrates and waterworks in the Black Sea (Cape Martyan). *Bulletin of Udmurt University. Series Biology: Earth Sciences*, Vol. 29, No. 3, pp. 346–352. DOI: 10.35634/2412-9518-2019-29-3-346-352.
4. Evstigneeva, I. K., Evstigneev, V. P. and Tankovskaya, I. N. (2019). Structural and functional characteristics of the Black Sea macrophytobenthos in regions with different wind-wave conditions. *Water and Ecology*, Vol. 2 (78), pp. 82–91. DOI: 10.23968/2305-3488.2019.24.2.82-91.
5. Evstigneev, V. P., Naumova, V. A., Voskresenskaya, E. N., Evstigneev, M. P. and Lyubarets, E. P. (2017). Wind-wave conditions of the coastal zone of the Azov-Black Sea region. Sevastopol: Institute of Natural and Technical Systems, 320 p.
6. Zaytsev, G. N. (1990). Mathematics in experimental botany. Moscow: Nauka, 296 p.

7. Zinova, A. D. (1967). Guide for the identification of green, brown and red algae of the southern seas of the USSR. Moscow, Leningrad: Nauka, 397 p.
8. Ivanov, V. A. and Belokopytov, V. N. (2011). Oceanography of the Black Sea. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 212 p.
9. Kalugina-Gutnik, A. A. (1969). Studying bottom vegetation of the Black Sea using light diving equipment. *Marine Underwater Research*, pp. 105–113.
10. Kalugina-Gutnik, A. A. (1975). Phytobenthos of the Black Sea. Kiev: Naukova dumka, 247 p.
11. Kapkov, V. I., Shoshina, E. V. and Belenikina, O. A. (2016). Bioremediation of marine coastal ecosystems: using artificial reefs. *Vestnik of MSTU*, Vol. 19, No. 1/2, pp. 286–295. DOI: 10.21443/1560-9278-2016-1/2-286-295.
12. Lakin, G. F. (1990). Biometry. 4th edition. Moscow: Vysshaya Shkola, 352 p.
13. Odum, E. (1986). Ecology. Vol. 1. Moscow: Mir, 328 p.
14. Rozenberg, G. S. (ed.) (2005). Quantitative methods in ecology and hydrobiology. Tolyatti: Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 404 p.
15. Yudenkov, V. A. (2013). Analysis of variance. Minsk: Biznesofset, 76 p.
16. Yurtsev, B. A. (1968). Flora of Mts. Suntar-Chayata. The problems of the history of highland landscapes of the northeastern Siberia. Leningrad: Nauka, 235 p.
17. Cheney, D. T. (1977). R+C/P – a new and improved ratio for comparing seaweed flora. *Journal of Phycology*, Vol. 13, Issue 2, p. 129.
18. Dajoz, R. (1972). Précis d'écologie. Paris: Dunod, 434 p.
19. Evstigneeva, I. K. and Tankovskaya, I. N. (2019). Structure and dynamics of macrophyte fouling of a hydraulic structure (Black sea). *Power Technology and Engineering*, Vol. 53, Issue 1, pp. 14–22. DOI: 10.1007/s10749-019-01027-7.
20. Feldmann, J. (1937). Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. Rouen: Imprimerie Wolf, 339 p.
21. Guiry, M. D. and Guiry, G. M. (2018). AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. [online] Available at: <http://www.algaebase.org> [Date accessed 15.12.2019].
22. Wilhm, J. L. (1968). Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, Vol. 49, Issue 1, pp. 153–156. DOI: 10.2307/1933573.
23. Wobbrock, J. O., Findlater, L., Gergle, D. and Higgins, J. J. (2011). The Aligned Rank Transform for nonparametric factorial analyses using only ANOVA procedures. In: CHI 2011 — 29th Annual CHI Conference on Human Factors in Computing Systems, Conference Proceedings and Extended Abstracts, May 7–12, 2011. New York: ACM Press, pp. 143–146. DOI: 10.1145/1978942.1978963.

Авторы

Евстигнеева Ирина Константиновна, канд. биол. наук
Институт биологии южных морей имени
А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь, Россия
E-mail: ikevstigneeva@gmail.com

Танковская Ирина Николаевна

Институт биологии южных морей имени
А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь, Россия
E-mail: itankovskay@gmail.com

Евстигнеев Владислав Павлович, канд. физико-математических наук
Институт биологии южных морей имени
А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь, Россия
Севастопольский государственный университет,
г. Севастополь, Россия
E-mail: vald_e@rambler.ru

Authors

Evstigneeva Irina Konstantinovna, PhD in Biology
A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of
Russian Academy of Science, Sevastopol, Russia
E-mail: ikevstigneeva@gmail.com

Tankovskaya Irina Nikolaevna
A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of
Russian Academy of Science, Sevastopol, Russia
E-mail: itankovskay@gmail.com

Evstigneev Vladislav Pavlovich, PhD in Physical and
Mathematical Sciences
A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of
Russian Academy of Science, Sevastopol, Russia
Sevastopol State University, Sevastopol, Russia
E-mail: vald_e@rambler.ru