



УДК 582.26/27:576.2(262.5)

Н. С. Костенко¹, к. б. н., учен. секретарь, Е. А. Дикий², к. б. н., ст. преп., А. А. Заклецкий², аспирант

¹Карадагский природный заповедник Национальной академии наук Украины,
пос. Курортное, Феодосия, АР Крым

²Национальный университет «Киево-Могилянская академия», Киев, Украина

ТЕНДЕНЦИИ МНОГОЛЕТНИХ ИЗМЕНЕНИЙ ФИТОЦЕНОЗОВ «ЦИСТОЗИРОВОГО ПОЯСА» КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА (КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

Трансформация цистозировых фитоценозов района Карадага за период 1970 – 2006 гг. может быть охарактеризована преимущественно как аллогенная деградация. Факторами, угнетающе действующими на фитоценозы цистозиреры, вероятнее всего, являются эвтрофирование акваторий и снижение прозрачности водных масс. Результатом процессов трансформации является формирование на малых глубинах (1 – 2 м) устойчивых фитоценозов с доминированием бурых многолетников и значительной биомассой зелёных и красных мезосапробных водорослей, на глубинах от 3 м и более – формирование переходных растительных ассоциаций с содоминированием бурых многолетников и сциофильных красных водорослей, а в дальнейшем – полная деградация цистозировых фитоценозов.

Ключевые слова: донная растительность, цистозира, трансформация сообществ, эвтрофикация, прозрачность, освещённость, Крым, Чёрное море

Прибрежная зона Чёрного моря в последние десятилетия подверглась существенной трансформации, что, прежде всего, сказывается на бентосных водорослях, в связи с чем исследования процессов, происходящих в растительных сообществах, являются особо актуальными [1, 16]. Выявление тенденций долговременных изменений в сообществах макрофитобентоса требует полных данных о видовом составе и биомассе макрофитов, собранных по однотипной методике в течение длительного периода. Карадагский природный заповедник НАН Украины является одним из наиболее полно изученных участков крымского побережья [10] и потому был выбран для выяснения закономерностей долговременных процессов в сообществах макрофитобентоса юго-восточного Крыма. Существенно, что по состоянию на 1970-е годы акваторию Карадага можно было считать эталонной [13], однако к началу 2000-х годов количественные показатели её донной растительности приблизились к тако-

вым в антропогенно загрязнённой акватории Феодосийского залива [12].

В Чёрном море наиболее флористически богатыми являются растительные сообщества с доминированием бурых многолетних макрофитов, прежде всего, *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus verticillatus* – *Corallina mediterranea* и *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Phyllophora nervosa* – *Cladophora dalmatica*. Цистозировые фитоценозы оказались наиболее уязвимыми и подвергаются в течение последних десятилетий значительной трансформации, а в ряде регионов (северо-западная часть шельфа Чёрного моря) полностью исчезли. Основной тенденцией многолетних изменений цистозировых фитоценозов района Карадага является, как и для всего Крыма, уменьшение биомассы бурых многолетних макрофитов – *Cystoseira crinita*, *C. barbata*, *Cladostephus verticillatus* [13]. Отмечены также [14] тенденции замещения *Cystoseira* красной многолетней водорослью *Phyllo-*

phora nervosa, что сопровождалось одновременным расширением ареала в акватории заповедника зелёных мезосапробных водорослей *Ulva rigida*, *Cladophora* spp., *Enteromorpha* spp. Оказалось, что скорость деградиционных процессов в сообществах донной растительности пропорциональна глубине произрастания фитоценозов. Показано [13], что все названные закономерности носят не локальный характер, а типичны для всего Карадагского взморья. Для объяснения происходящих процессов и выявления обуславливающих их экологических факторов представляется целесообразным детально проанализировать ход изменения состояния ведущих компонентов цистозировых фитоценозов по показателям биомассы на репрезентативном гидробиотаническом разрезе.

Подобный анализ динамики фитоценозов на примере гидробиотанического разреза «скала Кузьмичёв Камень» и в то же время попытка обобщения всех опубликованных ранее данных по многолетним трансформациям фитоценозов «цистозирового пояса» района Карадага и стали целью настоящей статьи.

Материал и методы. Материалом для исследования послужили 296 количественных

проб макрофитобентоса, отобранные в 1970 – 2006 гг. с 74 станций в Карадагском природном заповеднике на гидробиотаническом разрезе «Кузьмичёв Камень» по общепринятой методике [6] на глубинах 0,5, 1, 3, 5, 10 и 15 м (в 1970 и 1980 гг. – А. А. Калугиной-Гутник, в 1983, 1984, 1986, 1988, 1990, 1993 – 1995, 1997 и 1999 гг. – Н. С. Костенко, в 2001 – 2003 и 2006 гг. – Е. А. Диким и А.А. Заклецким). Статистическая обработка данных осуществлялась в программе Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение. На протяжении последних десятилетий доминирующими ассоциациями в прибрежной зоне Карадагского заповедника являлись *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus verticillatus* – *Corallina mediterranea* и *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Phyllophora nervosa* – *Cladophora dalmatica*. Структура этих ассоциаций и их количественные характеристики подробно описаны в [7, 8, 10, 11]. Одним из показателей, отражающих различия в структуре макрофитобентоса, является вертикальное распределение биомассы. Такое распределение для разреза «Кузьмичёв камень» в 1970 – 1980 гг. показано на рис. 1.

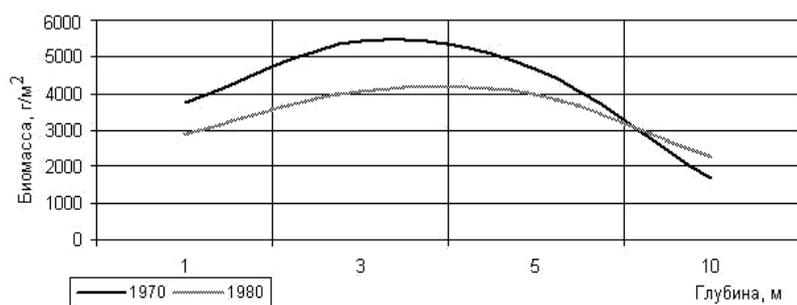


Рис. 1 Вертикальное распределение биомассы цистозировых фитоценозов (г м^{-2}) у Кузьмичёва Камня в 1970 – 1980 гг. (по [6, 7])

Fig. 1 Vertical distribution of biomass of *Cystoseira* phytoceenoses (gr m^{-2}) near the Kuzmichev Stone from 1970 to 1980 [6, 7]

Состояние фитобентоса у берегов Карадага в 1970 г. следует считать эталонным, поскольку в то время антропогенная трансформация экосистемы Чёрного моря лишь начиналась [4, 5]. Для фитобентоса того периода были характерны высокие значения биомассы (свыше 5 кг м^{-2}), распределение с максимумом в диапазоне глубин 3 – 5 м. Нижняя граница произрастания цистозировых фитоценозов

проходила на глубине 15 м, а нижняя граница фитали – на глубине 25 – 30 м.

В 1980 г. здесь сохраняется принципиально тот же характер распределения биомассы и ещё остаётся неизменной нижняя граница распространения цистозировых фитоценозов. Однако абсолютные значения биомассы, по сравнению с 1970 г., почти во всём диапазоне глубин заметно уменьшаются

и почти нигде не превышают 4 кг м^{-2} .

Вероятно, именно в 1980-е годы процесс антропогенной трансформации черноморского шельфа происходил со значительной

скоростью [4, 5]. Уже в 1986 и 1988 гг. распределение биомассы фитобентоса имело вид односторонней кривой с максимумом на глубине 1 м (рис. 2).

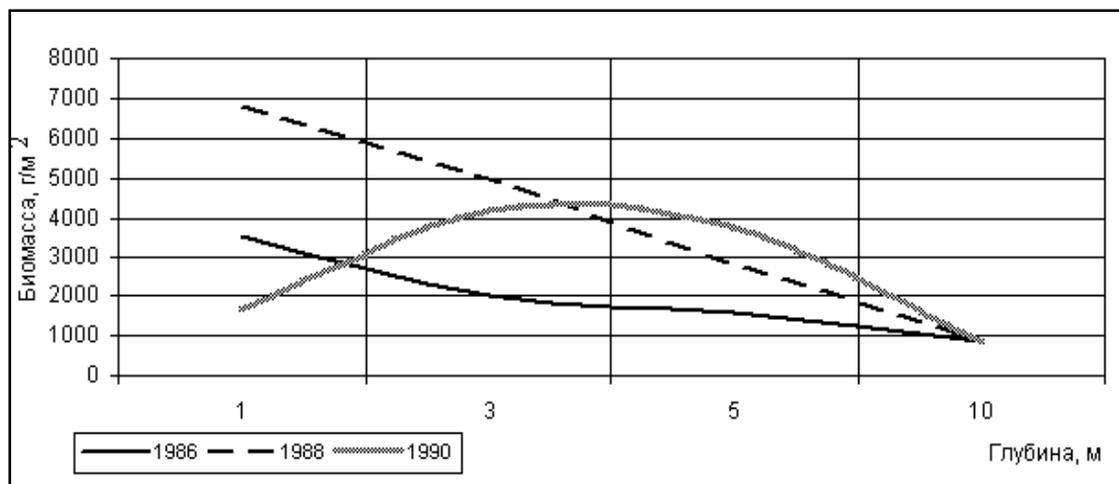


Рис. 2 Вертикальное распределение биомассы цистозировых фитоценозов (г м^{-2}) у «Кузьмичёва Камня» в 1986 – 1990 гг. (собств. данные)

Fig. 2 Vertical distribution of biomass of *Cystoseira* phytocenoses (gr м^{-2}) near «Kuzmichev Stone» from 1986 to 1990 (author's data)

Значения общей биомассы уменьшаются во всем диапазоне глубин, за исключением глубины 1 м, где в 1988 г. наблюдается рекордная за все годы наблюдений величина около 7 кг м^{-2} .

Подобное изменение распределения может объясняться действием сильного лимитирующего фактора – снижением прозрачности воды и, соответственно, уменьшением количества доступной для донной растительности солнечной радиации. Возрастание биомассы фитобентоса на малых глубинах может объясняться увеличением количества доступных биогенных веществ, вследствие антропогенной эвтрофикации прибрежной зоны. В пользу этого свидетельствует появление в составе фитоценозов у «Кузьмичёва Камня» в середине 1980-х годов мезосапробных зелёных водорослей *Ulva rigida* и *Cladophora albida*. Возрастание общей биомассы на малых глубинах было также связано с увеличением биомассы эпифи-

тов на талломах *Cystoseira*, в первую очередь, *Polysiphonia subulifera*.

Эвтрофирование акватории Карадагского заповедника в указанный период подтверждается также прямыми измерениями концентрации нитритов, нитратов и фосфатов [20].

В ноябре 1992 г. район скалы Кузьмичёв Камень подвергся воздействию экстремально сильного шторма, вследствие чего донная растительность на глубинах 0 – 10 м оказалась полностью уничтожена [9]. В ходе начавшейся восстановительной сукцессии в течение двух лет без особых изменений возобновился характер вертикального распределения биомассы, характерный для конца 1980-х годов (рис. 3) – в виде односторонней кривой с максимумом на глубине 1 м.

Скорость возобновления фитобентоса на разных глубинах оказалась неодинаковой, медленнее всего восстановительные процессы

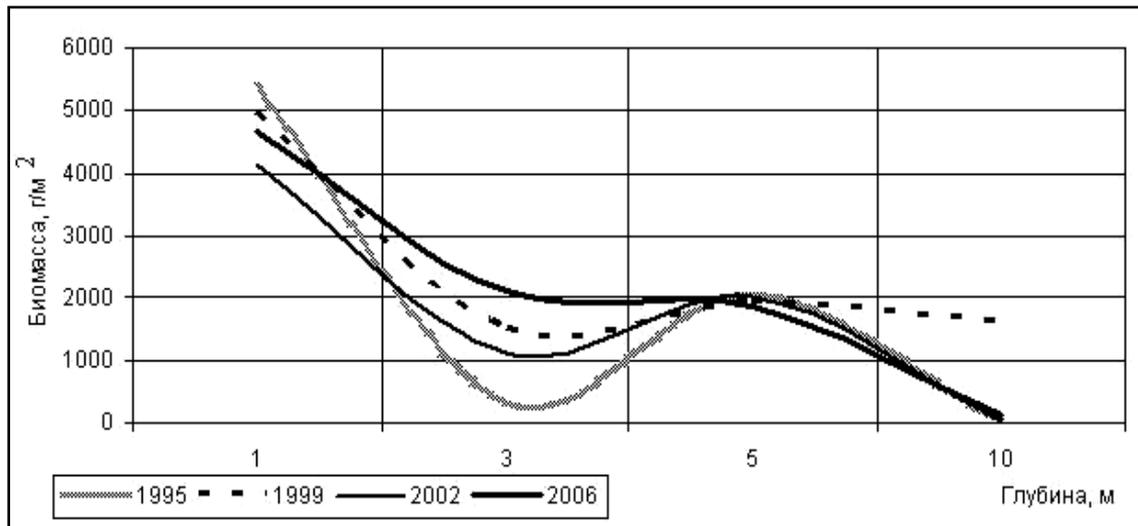


Рис.

3 Вертикальное распределение биомассы цистозировых фитоценозов (г м^{-2}) у Кузьмичёва Камня в 1995 – 2006 гг. (собств. данные)

Fig. 3 Vertical distribution of biomass of *Cystoseira* phytocenoses (gr m^{-2}) near the Kuzmichev Stone from 1995 to 2006 (author's data)

протекали на глубине 3 м, что, по-видимому, связано с неравномерным распределением на этой глубине твёрдых субстратов – отсутствием здесь сплошного скального пояса. Временное существенное возрастание биомассы на глубине 10 м, отмеченное в 1999 г., объясняется массовым развитием на освободившемся вследствие элиминации *Cystoseira* субстрате типичного ранее сукцессионного вида *Ulva rigida*.

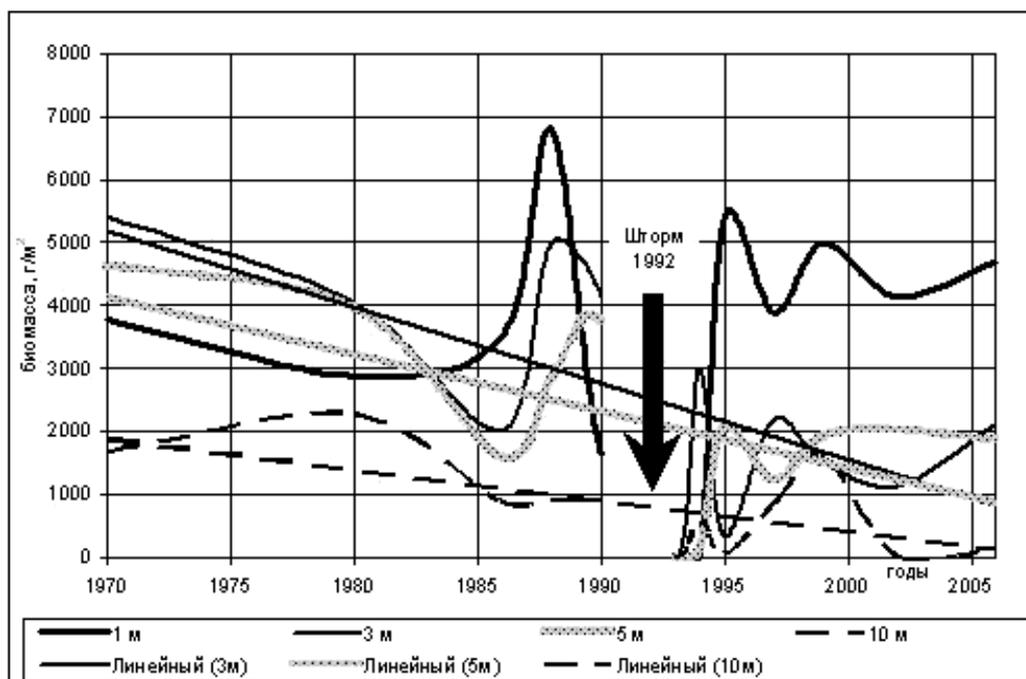
Быстрое восстановление в ходе сукцессии структуры фитоценозов, которое наблюдалось до катастрофического шторма 1992-го года, свидетельствует о незначительном влиянии локальных факторов на общую направленность процессов трансформации фитоценозов. Сравнение общих трендов изменения фитобентоса по глубинам (рис. 4) показывает, что на глубинах 3 – 10 м основной тенденцией на протяжении всего периода наблюдений является уменьшение биомассы макрофитов, и только для глубины 1 м наблюдается противоположная тенденция.

Сравнение угла наклонов трендов (рис. 4) показывает, что уменьшение биомассы ра-

нее всего началось на глубине 10 м, несколько позднее – на глубине 5 м, и, наконец, в последние годы – на глубине 3 м. Это хорошо согласуется с предположением о лимитирующем действии снижения освещённости и увеличения количества взвеси [3, 21], которое усиливалось на протяжении периода наблюдений.

В пользу этого предположения, по нашему мнению, свидетельствуют также результаты сравнения тенденций многолетнего изменения биомассы отдельных доминирующих видов фитоценозов. Так, динамика биомассы *Cystoseira crinita* и *C. barbata* практически совпадает с изменениями общей биомассы фитоценозов (коэффициент корреляции биомассы *Cystoseira* и общей фитомассы составляет + 0.96). Основной тенденцией трансформации цистозировых фитоценозов является уменьшение биомассы *Cystoseira* на глубинах 3 – 10 м и её возрастание на глубине 1 м (рис. 5).

Среди сопутствующих видов *Polysiphonia subulifera* вносит основной вклад в биомассу эпифиной синузидии и практически повторяет изменения биомассы *Cystoseira*.



$1\text{ м: } r^2 = 0,0207; r = 0,1439, p = 0,6729; y = -47178,9474 + 25,5949035 * x$
 $3\text{ м: } r^2 = 0,5414; r = -0,7358, p = 0,0098; y = 236676,611 - 117,431233 * x$
 $5\text{ м: } r^2 = 0,4767; r = -0,6904, p = 0,0187; y = 178637,109 - 88,5097208 * x$
 $10\text{ м: } r^2 = 0,4794; r = -0,6924, p = 0,0182; y = 96763,0449 - 48,1391931 * x$

Рис. 4 Изменения биомассы (г м^{-2}) цистозировых фитоценозов на разрезе «Кузьмичёв Камень» по глубинам (1970 – 2006 гг.) (по [6, 7] и оригинальным данным)

Fig. 4 Changes of biomass of *Cystoseira* phytocenoses (gr m^{-2}) near «Kuzmichev Stone» from 1970 to 2006 (by [6, 7] and author's data)

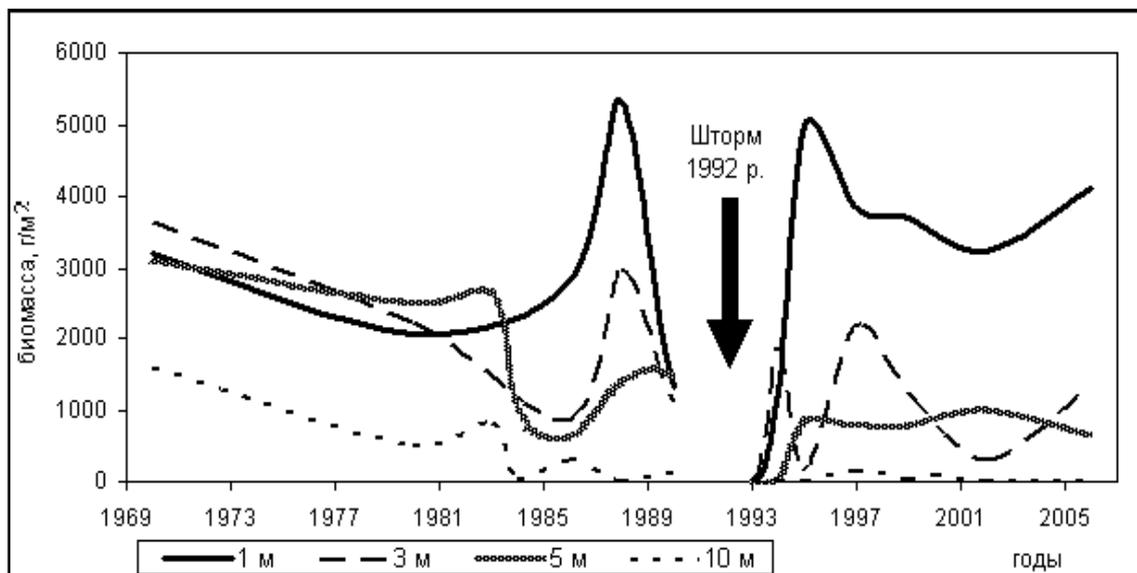


Рис. 5 Изменения биомассы (г м^{-2}) видов цистозеры (*Cystoseira crinita*, *C. barbata*) на разрезе «Кузьмичёв Камень» по глубинам в 1970 – 2006 гг. (по [6, 7] и оригинальным данным)

Fig. 5 Changes of total biomass of *Cystoseira crinita*, *C. barbata* (gr m^{-2}) near «Kuzmichev Stone» from 1970 to 2006 ([6, 7] and author's data)

Иначе происходили многолетние изменения биомассы теневыносливых видов второго яруса цистозировых фитоценозов. Биомасса доминирующего вида второго яруса – *Cladostephus verticillatus* последовательно воз-

растает вначале на глубине 10 м, позднее – на глубинах 1 и 3 м, причем возрастание его биомассы на каждой из глубин происходит тогда же, когда на этой глубине начинается угнетение *Cystoseira* (рис. 6).

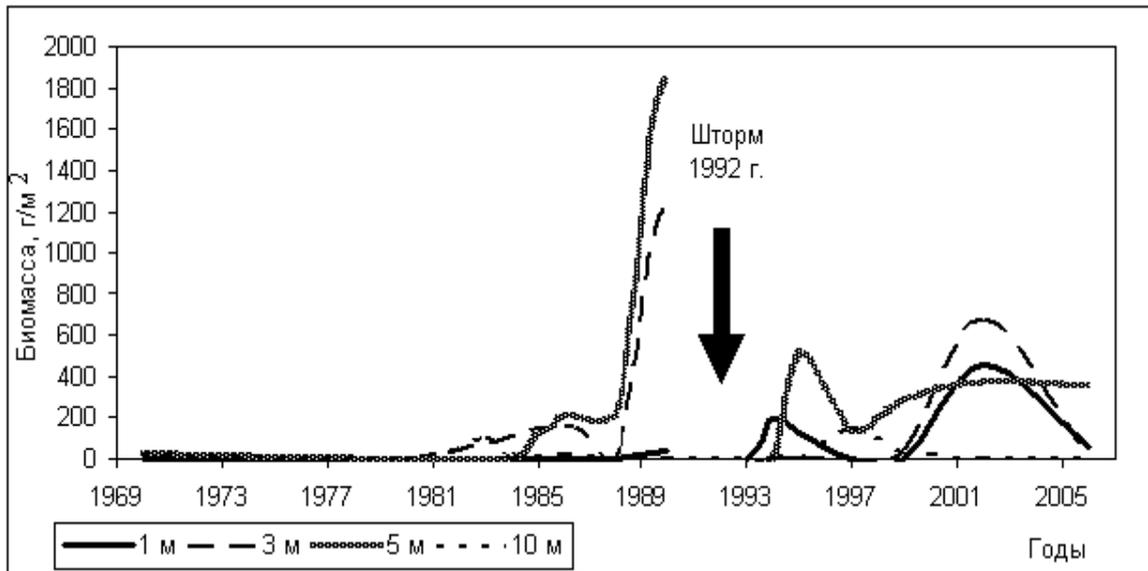


Рис. 6 Изменения биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) *Cladostephus verticillatus* на разрезе «Кузьмичёв Камень» по глубинам (1970 – 2006 гг.) (по [6, 7] и оригинальным данным)

Fig. 6 Changes of total biomass of *Cladostephus verticillatus* (gr/m^2) near «Kuzmichev Stone» from 1970 to 2006 ([6, 7] and author's data)

Хорошо видно, что возрастание биомассы *Cladostephus verticillatus* сменяется последующим угнетением, причём угнетение также первоначально начинается на глубине 10 м и лишь в последнее время – на глубинах 1 и 3 м.

Аналогично, но с задержкой во времени, по сравнению с *Cladostephus verticillatus*, изменяется биомасса доминанта третьего яруса цистозировых фитоценозов – тенелюбивой красной водоросли *Corallina mediterranea*. Максимум биомассы этого вида формируется последовательно сначала на глубине 10 м, затем на 5 м, а в самые последние годы он приурочен к глубинам 1 – 3 м. Одновременно на глубинах 10 и 5 м наблюдается угнетение *Corallina mediterranea*; при этом, чем больше

глубина произрастания, тем ранее начинается этот процесс.

Последовательное возрастание биомассы с последующим угнетением роста первоначально видов второго яруса, а затем – третьего, на наш взгляд, убедительно свидетельствует об усилении за период наблюдений дефицита солнечной радиации, как основного фактора, угнетающего фитоценозы цистозирового пояса и приводящего к их деградации.

Ключевое значение в изменениях растительных сообществ района Карадага таких факторов, как дефицит доступной солнечной радиации и чрезмерное поступление биогенных элементов, на наш взгляд, подтверждается также изменениями биомассы зелёных мезосапробных водорослей *Ulva rigida* и *Cladophora albida*.

Ulva rigida впервые отмечена на изучаемом разрезе в 1983 г. на глубине 15 м (рис. 7). Это совпадает с литературными данными о времени начала интенсивной антропогенной эвтрофикации данного региона [4, 10]. В первые годы в ходе послештормовой восстанови-

тельной сукцессии *U. rigida* массово развивается на освободившемся субстрате, что типично для этого эксплерентного вида, а затем она замещается бурыми многолетниками, заросли которых постепенно восстанавливались.

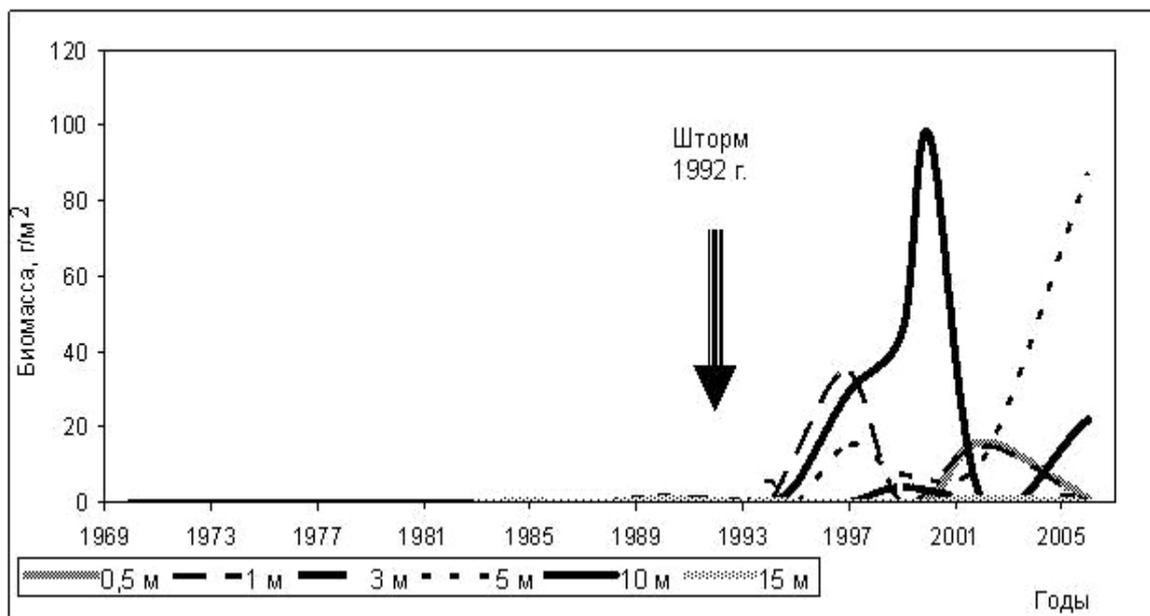


Рис. 7 Изменение биомассы (г м^{-2}) *Ulva rigida* на разрезе «Кузьмичёв Камень» по глубинам (1970 – 2006 гг.) (по [6, 7] и оригинальным данным)

Fig. 7 Changes of total biomass of *Ulva rigida* (gr m^{-2}) near «Kuzmichev Stone» from 1970 to 2006 (by [6, 7] and author's data)

В целом за период наблюдений биомасса *U. rigida* существенно увеличивается, вид становится субдоминантом в цистозировых фитоценозах, что свидетельствует о продолжающейся эвтрофикации исследуемой акватории. Однако максимум биомассы *U. rigida* формируется сначала на глубине 15 м, затем смещается на глубину 10 м, а в последние годы он приурочен к глубине 5 м с тенденцией смещения на ещё меньшие глубины. В 2000-е годы у Кузьмичёва Камня наблюдается формирование цистозирово-ульвовых фитоценозов (ассоциация *Cystoseira crinita* – *Ulva rigida*).

Состояние макрофитобентоса на следующем этапе описываемых трансформаций наглядно демонстрирует растительность скальных субстратов хорошо изученного гидробиота-

нического разреза в Карадагском заповеднике – скалы Золотые Ворота. Глубины от 0 до 2 м здесь занимает устойчивый на протяжении 1995 – 2006 гг. цистозирово-ульвовый фитоценоз, но глубже за период 2002 – 2006 гг. фитоценозы бурых многолетников полностью исчезли (неопубл. авторские данные).

Зелёная мезосапробная водоросль *Cladophora albida* впервые отмечена у Кузьмичёва Камня в 1983 г. Максимумы биомассы этого вида последовательно формируются на глубинах 15, 10 и 5 м, при этом наблюдаются два максимума: на начальных стадиях восстановительной послештормовой сукцессии, а затем в последние годы, одновременно со смещением биомассы *Ulva rigida* на малые глубины. Таким образом, параллельно с возрастанием общей биомассы зелёных мезосапробов,

произошло замещение ульвы кладофорой на глубинах свыше 5 м.

Описанная последовательность смены видового состава и биомассы фитоценозов цистозирового пояса акватории Карадагского заповедника согласуется с опубликованными ранее данными об изменении состава и биомассы фитоценозов на других разрезах в этом же районе [13] и изменении пространственного распределения растительных ассоциаций и группировок в акватории Карадагского заповедника [14]. Представленные нами и литературные данные [13, 14] позволяют установить общий ход трансформации фитоценозов «цистозирового пояса» в исследуемом регионе и высказать предположения о последовательной смене лимитирующих факторов, определяющих направленность многолетних изменений.

Главными закономерностями многолетних изменений цистозировых фитоценозов в районе Карадага являются:

- последовательное уменьшение в течение всего периода наблюдений общей биомассы макрофитобентоса на глубинах от 3 м и глубже, с одновременным возрастанием биомассы фитобентоса на глубинах 1 – 2 м (преимущественно за счёт увеличения биомассы эпифитной синузии);
- изменение характера вертикального распределения биомассы фитоценозов с формированием максимума биомассы на глубине 1 м (в отличие от характерного для 1970 – 1980-х годов распределения с максимумами на глубинах 3 – 5 м);
- распространение в исследуемой акватории мезосапробных зелёных и красных водорослей, в первую очередь, *Ulva rigida*, *Gelidium latifolium*, *Enteromorpha* spp., *Cladophora* spp., вплоть до занятия ими положения содоминантов в растительных сообществах;
- изменение характера вертикального распределения доминирующих видов в фитоценозах за счёт формирования сциофильными

видами максимумов биомассы на малых и средних глубинах, ранее занятых светолюбивыми видами;

- изменение пространственного распределения растительных ассоциаций с распространением на малых и средних глубинах переходных ассоциаций с содоминированием светолюбивых и сциофильных видов (например, ассоциации *Cystoseira crinita* – *C. barbata* – *Phyllophora nervosa* – *Cladophora* spp.) [14];
- последовательное возрастание биомассы и последующее угнетение развития вначале светолюбивых видов верхнего яруса, затем видов второго яруса, и в последнюю очередь – сциофильных видов третьего яруса.

Описанные закономерности, на наш взгляд, можно объяснить действием следующих лимитирующих факторов:

- возрастание содержания биогенных элементов в исследуемой акватории [20], которую в настоящее время следует отнести к мезотрофным водам [14, 21]; переход от олиготрофного к мезотрофному состоянию происходил в течение последних 7 – 10 лет;
- последовательное снижение в течение периода наблюдений количества доступной для донной растительности солнечной радиации.

Большинство исследователей рассматривает эвтрофикацию в качестве главного фактора трансформации экосистемы Чёрного моря [1, 3, 4, 5, 19]. Её общепринято связывают с деятельностью человека, что неоспоримо для северо-западной части моря. Однако у юго-восточного Крыма разделить антропогенную составляющую эвтрофикации и влияние высокотрофных азовоморских водных масс сложно [15]. Вероятнее всего, здесь наблюдается совместное действие обоих источников. Влияние эвтрофикации на растительные сообщества на первом этапе проявляется в возрастании общей биомассы фитоценоза преимущественно за счёт увеличения вклада эпифитной синузии и

стремительного развития короткоциклических видов с высокой удельной поверхностью; на втором этапе происходит постепенное угнетение бурых многолетников. Результатом названных процессов является формирование фитоценозов с содоминированием мезосапробных красных и зелёных водорослей.

Однако, по нашему мнению, такое действие эвтрофикации определяет направленность трансформации растительных сообществ до тех пор, пока в изучаемом диапазоне глубин роль главного лимитирующего фактора не переходит к освещённости. Лимитирование роста макрофитов недостатком солнечной радиации приводит к быстрой деградации донных фитоценозов «цистозирового пояса»: общему уменьшению их биомассы, смещению нижней границы фитали, изменению вертикального распределения водорослей, последовательному угнетению вначале светлюбивых видов верхнего яруса, потом видов второго яруса, и, в последнюю очередь, сциофильных видов третьего яруса. Роль снижения освещённости, как определяющего фактора деградационных трансформаций фитоценозов бурых многолетников, подтверждается исследованиями донной растительности у побережья Северного Кавказа [1, 2]. Согласно [1], основной тенденцией изменений цистозировых фитоценозов у кавказских берегов является поднятие цистозирной на глубины 1 – 3 м и их замена на больших глубинах сциофильными видами, что авторы напрямую связывают со снижением освещённости. Для ряда участков побережья Крыма, в частности Южного берега, в середине 1990-х годов описаны тенденции, весьма сходные с выявленными нами на Карадаге: снижение биомассы бурых многолетников и поднятие нижней границы распространения цистозировых фитоценозов [17, 18]. Описанные в [17, 18] изменения, на наш взгляд, наилучшим образом согласуются с предположением о лимитирующей роли освещённости. Снижение прозрачности воды может быть вызвано уси-

лением развития фитопланктона вследствие эвтрофикации, возрастанием выноса взвешенных частиц с берегов в результате интенсивного строительства в регионе [21], а также деградацией поселений моллюсков-фильтраторов [20] и массовым развитием двух интродуцированных видов гребневиков [1]. Дополнительные свидетельства определяющей роли снижения освещённости, которое авторы связывают с увеличением количества взвешенных частиц в воде, в формировании современного облика фитобентоса района Карадага получены при исследовании структурно-функциональных показателей водорослей-макрофитов у м. Толстый (Мальчин) [3] и морфофизиологических характеристик талломов цистозирной из Карадагской бухты [21].

В целом, ход трансформации фитоценозов «цистозирового пояса» и граничащего с ним пояса сциофильной растительности у берегов Карадага можно представить в виде схемы (рис. 8), где сверху вниз показаны последовательные стадии трансформации фитоценозов на обобщенном профиле дна. Размер схематического обозначения каждого из видов водорослей пропорционален его биомассе на соответствующей глубине (глубины указаны под линией профиля дна).

Выводы. Трансформация цистозировых и граничащих с ними фитоценозов района Карадага на протяжении 1970 – 2006 гг. в целом должны быть охарактеризована преимущественно как аллогенная деградация. Ведущими факторами трансформации фитоценозов, по-видимому, являются эвтрофирование акваторий и снижение прозрачности водных масс. Конечным результатом описываемых процессов на малых глубинах (1 – 2 м) является формирование устойчивых фитоценозов с содоминированием бурых многолетников с зелёными и красными мезосапробными водорослями (например, ассоциация *Cystoseira crinita* – *Ulva rigida*). На глубинах 3 м и более происходит формирование переходных растительных

ассоциаций с содоминированием бурых многолетников и сциофильных красных водорослей (*Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Phyllophora nervosa* – *Cladophora dalmatica*), а в дальнейшем – полная деградация цистозировых фитоценозов с замещением их сциофильными фитоценозами с доминированием *Cladophora dalmatica*, либо же с полным исчезновением донной растительности. В то же время изуче-

ние послештормовых восстановительных сукцессий показывает, что цистозировые фитоценозы способны к быстрому восстановлению; вследствие этого в случае улучшения экологической обстановки в регионе деградация растительных сообществ цистозирового пояса на данном этапе является потенциально обратимой.

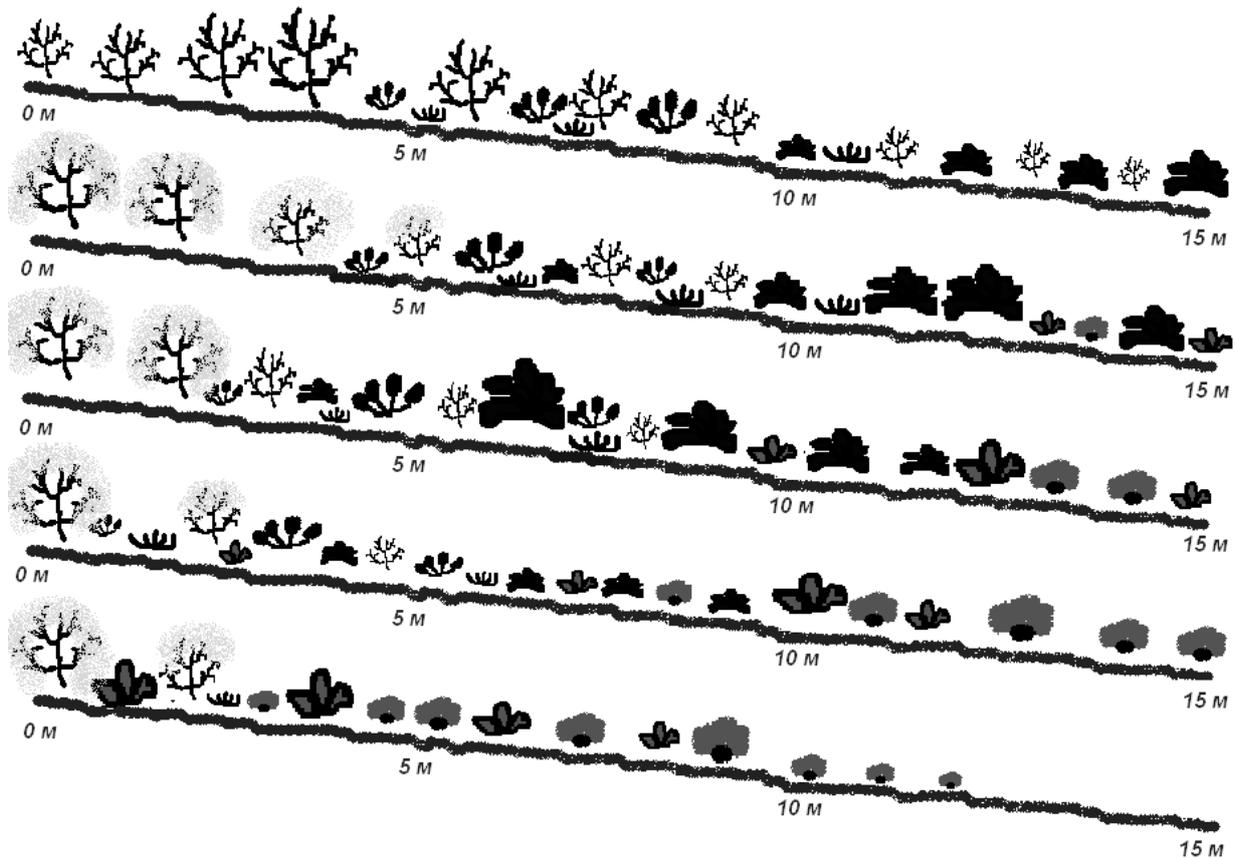


Рис. 8 Обобщённая схема многолетних изменений фитоценозов «цистозирового пояса» и граничащего с ним пояса сциофильной растительности района Карадага

Fig. 8 Generalized scheme of long-term changes in phytocenoses of “Cystoseira belt” and adjacent scyophilic vegetation belt of the of the Karadag sea area

1. Афанасьев Д. Ф. Макрофитобентос российского сектора Чёрного моря // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 19 - 25.
2. Вилкова О. Ю., Юренко Ю. И. Современное состояние и причины сокращения запаса цистозир у российских берегов Чёрного моря // Проблемы биологической океанографии XXI века: тез. докл. Междунар. научн. конф., посв. 135-летию ИнБЮМ (19 – 21 сентября 2006 г. Севастополь, Украина). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – С. 52.
3. Воронина И. В. Структурно-функциональные показатели водорослей-макрофитов из акватории мыса Толстый (Западный Крым) // Экология: проблемы и решения – молодёжное видение. – Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2004. – С. 27 – 33.
4. Зайцев Ю. П. Самое синее в мире. – Нью-Йорк: UN Publ., 1998. – 142 с.
5. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Чёрного моря. – Стамбул, 2006. – 205 с.

6. *Калугина А. А.* Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легко-водолазной техники / Морские подводные исследования. – М.: Наука, 1969. – С. 105 – 124
7. *Калугина-Гутник А. А.* Донная растительность района Карадага и ее изменения за последние 20 лет // Биология моря. – 1976. - Вып. 36. – С. 3 – 17.
8. *Калугина-Гутник А. А.* Изменения донной растительности района Карадага за период 1970 - 1980 гг. / Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Чёрного моря. - Краснодар: Изд-во Кубанского ун-та, 1984. - С. 85 - 96.
9. *Клюкин А. А., Костенко Н. С.* Воздействие экстремальных штормов на рельеф и прибрежные сообщества эпибентоса Крыма // Гидробиологические исследования в заповедниках. Проблемы заповедного дела. – 1996. – Вып. 8. – С. 140 – 150.
10. *Костенко Н. С.* Изучение фитобентоса Карадагского природного заповедника / Карадаг. История, биология, археология: Сборник научных трудов, посвящённый 85-летию Карадагской научной станции. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С.135 –142.
11. *Костенко Н. С.* Тенденции развития донной растительности Карадагского природного заповедника НАН Украины в условиях антропогенного воздействия // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Тематический сборник научных трудов. – 2002. – Вып. 12. – С. 133 – 137.
12. *Костенко Н. С., Дикий Е. А., Алексеева Н. А.* Донная растительность Юго-Восточного Крыма / Сб. научн. тр., посвящённых 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 66 – 84.
13. *Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А., Марченко В. С.* Многолетние изменения в сообществах макрофитобентоса района Карадага (Чёрное море) // Морск. экол. журн.. – 2005. – Отд. вып. 1. – С. 48 – 60.
14. *Костенко Н. С., Дикий Е. О., Заклецкий О. А.* Просторовий розподіл та зміни донної рослинності Карадазького природного заповідника // Український ботанічний журнал. – 2006 р. – 63, № 2., – С. 243 – 251.
15. *Куфтаркова Е. А., Ковригина Н. П., Бобко Н. И.* Гидрохимическая характеристика вод Судакско-Карадагского взморья / Сб. научн. тр., посвящённых 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 10 – 14.
16. *Мильчакова Н. А.* Макрофитобентос / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 152 – 208.
17. *Мильчакова Н. А., Евстигнеева И. К., Рябушко Л. И.* и др. Антропогенные изменения донной растительности Чёрного моря // Проблеми ботаніки і мікології на порозі третього тисячоліття: мат. Х з'їзду Українськ. ботан. тов-ва. – Київ – Полтава, 1997. – С. 71.
18. *Мильчакова Н.А., Мирнова Н.В.* Многолетние сукцессии цистозировых фитоценозов нижней сублиторали Чёрного моря в условиях антропогенного воздействия // Альгология. – 1999. - 9, №2. – С. 87-88.
19. *Миничева Г. Г.* Макрофитобентос: параметры поверхности макрофитов / Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. – К.: Наук. думка. – 2006. – С. 214 – 223.
20. *Морозова А. Л., Смирнова Ю. Д.* Трансформация природных экосистем Карадагского заповедника // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна: мат. II междунар. конф., (26 – 27 июня 2006 г., Керчь). – Керчь: Изд. центр ЮгНИРО, 2006, - С.17 – 24.
21. *Оскольская О. И., Торская А. В.* Некоторые морфофизиологические характеристики *Cystoseira barbata* Ag. из бухты Карадагской (юго-восточный Крым) // Тернопільський держ. пед. університет. Наук. зап. Серія: біологія. Спец. випуск: Гідроекологія. – 2001. - № 3 (14). – С. 146 – 147.

Поступила 20 ноября 2006 г.
После переработки 07 июня 2008 г.

Тенденції багатолітніх змін фитоценозів «цистозірового поясу» Карадазького природного заповідника (Крим, Чорне море). Н. С. Костенко, Є. О. Дикий, О. А. Заклецький. Показано, що трансформації цистозірових фитоценозів району Карадагу в період 1970 – 2006 рр. переважно мають характер алогенної деградації. Рушійними факторами трансформації рослинних угруповань є евтрофування акваторії та зниження прозорості водної маси. Результатом описаних процесів є формування на малих глибинах (1—2 м) стійких фитоценозів зі співдомінуванням бурих багаторічників та зелених і червоних мезосапробних водоростей, а на

глибинах 3 м та більше формування перехідних рослинних асоціацій зі співдомінуванням бурих багаторічників та сциофільних червоних водоростей, а в подальшому - повна деградація цистозірових фітоценозів.

Ключові слова: донна рослинність, макрофітобентос, цистозіра, трансформації фітоценозів, евтрофування, прозорість, освітленість, Крим, Чорне море.

Long-term changes in *Cystoseira* phytocenosis of Karadag Natural Reserve (Crimea, Black Sea). N. Kostenko, E. Dyky, A. Zaklezky. The long-term changes in *Cystoseira* phytocenoses of Karadag region from 1970 to 2006 should be characterized for the most part as exogenic degradation. Eutrophication of water areas and decrease of water masses transparency are the main factors of this transformation. The described processes are resulted in mesotrophic phytocenoses formation with co-dominance of brown algae with green and red mesosaprobic algae at shallow depth (1 – 2 m); intermediate vegetation associations with co-dominance of brown algae and red sciophylic algae at the depth of 3 m and more; and further complete degradation of *Cystoseira* phytocenoses.

Keywords: bottom vegetation, macrophytobenthos, *Cystoseira*, long-term changes, eutrophication, water transparency, illumination, Crimea, Black Sea.