

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

**ДИКИЙ Євген Олександрович**



УДК 574.587 (477.75)

**СУКЦЕСІЇ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ  
ШЕЛЬФУ ПІВДЕННО - СХІДНОГО КРИМУ**

**03.00Л7 - гідробіологія**

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеню  
кандидата біологічних наук

Київ 2007

Дисертацією є рукопис

Роботу виконано в Національному університеті "Києво - Могилянська академія"

**Науковий керівник:** доктор біологічних наук, професор, член - кор. НАН України

**ЗАЙКА Віктор Євгенович,**

Інститут біології південних морів НАН України,

провідний науковий співробітник

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

**ЩБРБАК Володимир Іванович,**

Інститут гідробіології НАН України,

провідний науковий співробітник

доктор біологічних наук, професор

**МІНІЧЕВА Галина Григорівна,**

Одеська філія Інституту біології південних морів НАН України,

заступник керівника з наукової роботи

Захист відбудеться «16\_» жовтня 2007 р. о 14\_ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.213.01 Інституту гідробіології НАН України за адресою: 04210, м. Київ, пр. Героїв Сталінграду, 12.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту гідробіології НАН України (04210 м. Київ, пр. Героїв Сталінграду, 12).

Автореферат розісланий «14» вересня 2007 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
кандидат біологічних наук



Гончаренко Н.І.

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Донна рослинність є ключовою ланкою екосистем континентального шельфу, важливим продуцентом органічної речовини та створює природне середовище існування для багатьох видів вищих трофічних рівнів. Зміни у структурі та функціонуванні донної рослинності, викликані природними факторами та особливо антропогенним тиском, відбиваються на всіх ланках морських екосистем. Протягом останніх десятиріч макрофітобентос Чорного моря зазнає значного антропогенного впливу, внаслідок якого спостерігаються структурні перебудови рослинних угруповань, змінюються їх видовий склад та продукційні показники, аж до повного зникнення корінних фітоценозів (Зайцев, Поликарпов, 2002, Евстигнеева, Николенко, 2003, Мильчакова, 2003). Фітобентос Чорного моря до початку інтенсивного антропогенного впливу було докладно вивчено та описано О.А. Калугіною-Гутник (1975). В подальшому опубліковано ряд праць, присвячених антропогенній деградації природних фітоценозів (Костенко, 2002, Маслов, 2002, Мильчакова, 2003, Миничева, 2006, Еременко, 2006). На жаль, в літературі досі майже відсутні дані довготривалих спостережень, виконаних в одній і тій же акваторії за однаковими мегамидами, що дозволили б відстежити характер сукцесійних процесів. Одним з місць, де можливий подібний порівняльний аналіз тривалих спостережень, є акваторія Карадазького природного заповідника НАН України та прилеглих районів, де дослідження донної рослинності розпочаті у 1970 р. і не переривались протягом 1980-х-1990-х рр. (Костенко, 2001). Інша особливість шельфу південно-східного Криму (ПСК), яка робить актуальним вивчення його донної рослинності, - наявність у одному кліматичному та гідрологічному регіоні ділянок із різко відмінним ступенем антропогенного навантаження: Феодосійська затока належить до акваторій із значним промисловим та рекреаційним навантаженням, бухти Коктебельська, Тиха та Провато і район Карадагу можуть бути схарактеризовані як акваторії із середнім ступенем забруднення, а акваторія півострову Меганом - як малотрансформована природна. Таким чином актуальність дослідження полягає у порівнянні сукцесійних процесів, що відбуваються у шельфових фітоценозах за умов різного ступеню антропогенного навантаження, визначенні загального напрямку сукцесійних процесів у регіоні протягом останніх десятиліть та встановленні екологічних чинників, які визначають хід сукцесій макрофітобентосу.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційна робота є складовою науково-дослідних тем Карадазького природного заповідника НАН України „Вивчення стану біорізноманіття і моніторинг наземних та водних екосистем Карадазького природного заповідника" (№010111006637) та „Вивчення стану біорізноманіття і моніторинг наземних та водних екосистем південно-східного Криму" (№010Ш006637).

**Об'єкт дослідження:** донна рослинність шельфу південно-східного Криму.

**Предмет дослідження:** закономірності сукцесій донної рослинності південно-східного Криму протягом останніх чотирьох десятиліть та її сучасний стан.

**Мета дослідження:** встановити закономірності сукцесій донних фітоценозів шельфу південно-східного Криму за природних умов та під впливом антропогенного навантаження!

**Завдання:**

- описати сучасний стан донної рослинності південно-східного Криму;
- визначити за доміантним принципом характер рослинних асоціацій, що формувалися у районі досліджень протягом останніх десятиліть, описати рослинні асоціації, нові для шельфу південно-східного Криму та побудувати схеми сукцесій протягом 1970-2006 рр.;
- дослідити характер вертикального розподілу біомаси фітобентосу та окремих домінуючих

видів макрофітів і зміни цього розподілу в ході сукцесії;

- дослідити зміни рослинного покриву в ході відновних післяштормових сукцесій;
- встановити характер залежності ходу сукцесій від глибини зростання фітоценозів;
- дослідити та описати зміни просторового розподілу рослинних асоціацій у районі досліджень;
- визначити екологічні фактори, які визначають хід сукцесій донної рослинності у регіоні.

**Методи дослідження:** при відборі та камеральній обробці проб використано загальноприйняті методи гідроботанічних досліджень (Калугіна-Гутник, 1969). Картографування донної рослинності виконане за методикою Н.С. Костенко (1988, 1989) та за допомогою пакету програм "ESRI ArcGIS 8.0". Статистична обробка здійснювалася загальноприйнятими методами у програмах "Microsoft Excel" та "STATISTICA 6.0".

**Наукова новизна отриманих результатів:** описано сучасний стан донної рослинності південно-східного Криму, проведено порівняння макрофітобентосу районів із різним ступенем антропогенного навантаження. Вперше описано зміни фітоценозів протягом 36 років та побудовано сукцесійні ряди. Вперше показано багаторічні зміни біомаси фітоценозів в цілому та внесок у ці зміни окремих видів - домінантів. Вперше показано зміни в ході сукцесії вертикального розподілу ряду видів та зміни біологічного різноманіття фітоценозів. Вперше побудовано сукцесійні ряди для вертикальних скельних субстратів. Вперше показано зміни просторового розподілу рослинних асоціацій та угруповань протягом двох десятиліть, описано 3 нові рослинні асоціації. Вперше показано залежність ходу сукцесійних процесів від глибини зростання. Доведено, що сукцесії фітобентосу південно-східного Криму мають характер алогенних деградаційних. Встановлено, що рушійними факторами сукцесій у районі досліджень виступають евтрофування середовища та зниження кількості доступної для макрофітів сонячної радіації. Складено анований список макрофітів південно-східного Криму, який включає водорості **185** видів із **3** відділів та **2** види квіткових рослин.

**Практичне значення одержаних результатів:** уточнені дані щодо флори та рослинності Карадзького природного заповідника використовуються при інвентаризації тваринного та рослинного світу заповідника та при поточних моніторингових дослідженнях. Дані щодо флори та рослинності бухти Лісья, бухти Тиха та акваторії півострову Меганом використано при розробці проекту створення об'єктів природно - заповідного фонду. Матеріали роботи використовуються у Національному університеті "Києво-Могилянська академія" при читанні навчальних курсів „Ботаніка. Частина I: водорості та іриби" та „Екологія моря з основами океанології", та при проведенні польової практики студентів 3 р.н. із спеціальності „Екологія".

**Особистий внесок здобувача:** здобувач самостійно обгрунтував тему, сформулював мету та завдання дослідження, підготував огляд літератури на тему дисертаційної роботи, освоїв необхідні методи досліджень, провів польові збори та камеральну обробку матеріалу, виконав статистичну обробку одержаних власних даних та порівняльний аналіз із даними попередніх років, узагальнив отримані результати та сформулював висновки дисертаційної роботи.

**Апробація роботи:** основні положення та результати роботи доповідались на IV, VI, VII Міжнародних симпозиумах „Екологічні проблеми Чорного моря" (Одеса, 2002, 2004, 2007), IV З'їзді Гідроекологічного товариства України (Крим, с. Курортне, 2005), Ювілейних читаннях, присвячених 90-річчю Карадзької біостанції та 25-річчю Карадзького природного заповідника НАН України (Крим, с. Курортне, 2004), конференції „Заповідники Криму; заповідна справа, біорізноманіття, екоосвіта" (Сімферополь, 2005), конференції молодих вчених „Наукові основи збереження біотичної різноманітності" (Львів, 2004), конференціях молодих вчених

„Біорізноманіття. Екологія. Еволюція. Адаптація" (Одеса, ОНУ ім. Мечникова, 2003, 2005, 2007), Міжнародній науковій конференції "Сучасні проблеми гідробіології: перспективи, шляхи та методи досліджень" (Херсон, 2006), II Міжнародній конференції «Сучасні проблеми екології Азово - Чорноморського регіону» (Керч, 2006), Міжнародній науковій конференції «Проблеми біологічної океанографії XXI століття» (Севастополь, 2006), Міжнародній конференції молодих учених - ботаніків «Актуальні проблеми ботаніки, екології та біотехнології» (Київ, 2006), наукових конференціях „Дні науки у НаУКМА" (Київ, НаУКМА, 2003, 2004, 2007), Науковій конференції «Ломоносовские чтения 2007» (Севастополь, 2007), засіданні Науково - технічної ради Карадзького природного заповідника НАН України, наукових семінарах кафедри екології НаУКМА та ІГБ НАНУ.

**Публікації:** основні положення дисертаційної роботи викладено у **23** публікаціях, з яких **8** у фахових періодичних виданнях, **2** у колективній монографії, **11** у збірках матеріалів конференцій та **2** у Літописі природи КаПРiЗ НАН України.

**Структура та обсяг роботи:** робота складається із вступу, 9 розділів, списку літературних джерел, який налічує **250** найменувань, та **3** додатків. Роботу викладено на **227** сторінках машинопису, включно із **20** таблицями та **48** рисунками.

## о с н о в н и й З М І С Т Р О Б О Т И

### Розділ 1. ВИВЧЕННЯ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ ПІВДЕННО-СХІДНОГО КРИМУ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Дослідження альгофлори та донної рослинності південно-східного Криму має понад столітню історію. Перший період можна схарактеризувати як етап **нерегулярних експедиційних зборів**. В районі Феодосії збори водоростей здійснювали Г. Шперк у 1869 р. та С.М.Переяславцева у 1878 р. (Переяславцева, 1910), В.Н.Сарандинакі у 1908 р. (Вороніхін, 1908, 1909). Смельяненком у 1910 р. були виконані перші альгологічні збори у районі Карадагу (Емельяненко, 1911). Докладніші дані щодо розподілу біоценозів у берегів Карадагу та перші відомості щодо акваторій мису Меганом були одержані А. Александровим у 1913 р. (Александров, 1913).

Наступний період вивчення фітобентосу регіону пов'язаний із діяльністю **Карадзької наукової станції**. На базі Станції працювали Н.В. Морозова-Водяницька (1936), В.Н. Генералова (1950), СІ. Треніна (1959). Етап досліджень, пов'язаний з цими науковцями, можна схарактеризувати як **флористичний**, основним його досягненням є досить повна **інвентаризація флори** макрофітів регіону. Для Феодосійської затоки вказано (разом із доповненнями 1980-х рр.) 108 видів водоростей-макрофітів із трьох відділів та 2 види квіткових рослин (Костенко, 1990), для Карадагу (з врахуванням флористичних знахідок та таксономічних ревізій 1980-х-1990-х рр.) - 182 види водоростей із трьох відділів та 1 вид квіткових рослин (Костенко, 1989, 1990), для бухти Лісьей - 52 види водоростей. Флористичний коефіцієнт Чені для Феодосійської затоки дорівнює 3,32, що відповідає району із середнім ступенем забруднення, для Карадагу - 3,04 (початкова стадія забруднення), для бухти Лісьей - 2,46 (чистий район) (Костенко, 1999).

Наступний етап досліджень пов'язаний в перш чергу із працями О.А. Калугіної-Гутник (1969, 1975, 1976, 1984, 1992). Цей етап може бути названий **фітоценологічним** і характеризується застосуванням **геоботанічних методів та методології** до вивчення донної рослинності. Дані Калугіної-Гутник для регіону було суттєво доповнено Н.С. Костенко (1988, 1989, 1990), яка здійснила докладну гідроботанічну зйомку району Карадагу, описала для району 16 рослинних асоціацій та угруповань, вперше розробила методiku та виконала крупномасштабне

**картографування** донної рослинності заповідника (1987, 1989).

Методологія гідробіотичних фітоценологічних досліджень залишається визначальною і на **сучасному етапі**, коли головним завданням став **моніторинг довготривалих змін** у структурі та функціонуванні фітоценозів, пов'язаних із глобальними антропогенними трансформаціями морського середовища (Миронов, 2002, Зайцев, Полицарпов, 2002, Мильчакова, 2003). Для подібних досліджень необхідні "полігони" із досить високим ступенем вивченості флори та рослинності та із рядами періодичних спостережень, виконаних за однотипною методикою. Саме таким "полігоном" став південно-східний Крим, і в першу чергу Карадазький природний заповідник. Перші дослідження сукцесійних змін у донних фітоценозах Карадагу здійснено Н.С. Костенко у середині 1990-х рр. (Костенко, 1998, 1999, 2001, 2002) та продовжено разом із С.О. Диким у 2001 - 2007 рр. Таким чином було накопичено значний масив даних щодо донних фітоценозів ПСК за період 1970 - 2007 рр., і з'явилася можливість узагальнити відомості про хід сукцесій макрофітобентосу за природних умов та при антропогенних трансформаціях, що і стало предметом даної роботи.

## Розділ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

**2.1 Характеристика району досліджень.** Південно-східний Крим в природно-географічному відношенні являє собою продовження Південного берегу Криму, однак має низку особливостей, пов'язаних із дещо більш суворими кліматичними умовами. Умовними межами району досліджень є, мис Меганом на Заході та мис Чауда на Сході. Вся акваторія, включно із бухтами, відкрита для вільного водообміну із прилеглими водами (як прибережними, так і з центральної частини Чорного моря) (Чекменева, Субботин, 2004). Гідрохімічний режим акваторій ПСК визначається в першу чергу взаємодією чорноморських водних мас із розпрісненими азоморськими водами (Чекменева, Субботин, 2004; Куфтаркова, Ковригина, Бобко, 2004). Більшість авторів характеризують акваторію Феодосійської затоки як сильно- або середньо забруднену (Костенко, 1987), акваторію Карадазького взмор'я дехто вважає відносно чистою (Куфтаркова, Ковригина, Бобко, 2004), але більшість авторів відносить до слабко- або середньозабруднених (Жерко та ін., 2002), акваторія мису Меганом відрізняється максимальною динамікою вод і відповідно найменшим впливом забруднювачів (Чекменева, Субботин, 2004).

**2.2 Матеріал та методики.** Для опису сучасного стану макрофітобентосу використовували кількісні проби, відібрані автором у 2002 - 2006 рр. Відбір проб макрофітобентосу проводили за загальноприйнятою методикою (Калугина, 1969) по мережі станцій на глибинах від 0,5 до 15 м. В районі Карадагу та бухти Лісьей у 2002 - 2004 рр. зібрано і оброблено **216 кількісних проб**, що характеризують макрофітобентос **44 станцій на 11 розрізах**, у 2006 р. відібрано **78 кількісних проб з 24 станцій на 6 розрізах**, у 2007 - у акваторії бухти Лісьей відібрано **142 кількісні проби з 36 станцій на 6 розрізах**; разом - **436 кількісних проб з 104 станцій на 23 розрізах**. У Феодосійській затоці у 2005 р. оброблено **40 кількісних проб із 10 станцій**. В акваторії півострова Меганом в 2005 - 2006 рр. оброблено **130 проб з 28 станцій на 5 розрізах**. В акваторії бухти Провато (смт. Орджонікідзе) у 2006 р. відібрано **24 кількісні проби з 6 станцій**. В акваторії бухти Тихої в 2006 р. відібрано **85 проб з 22 станцій на 4 розрізах**. В акваторії бухти Коктебельської (смт. Коктебель) в 2006 р. відібрано **35 кількісних проб з 19 станцій на 6 розрізах**. На скелі Золоті Ворота у 2002 та 2006 рр. оброблено **52 кількісні проби з 49 станцій на 8 вертикальних розрізах**.

Для порівняння використано опубліковані дані О.А. Калугіної-Гутник за 1970 та 1980 рр.

(Калугина-Гутник, 1976, 1984), І.К. Євстигнєєвої за 1991 р (Євстигнєєва, 2001) та люб'язно надані Н.С. Костенко неопубліковані дані - кількісні проби з розрізів, виконаних в районі Карадагу у 1970 - 2000 рр., у Феодосійській затоці у 1985 р., та у бухті Провато у 1995 р.

Для опису **просторового розподілу** донної рослинності використали складену автором у 2003 р. карту поширення рослинних асоціацій в акваторії Карадазького природного заповідника. Картографування проводилося за методикою, викладеною Н.С. Костенко (1987, 1989). Було закладено **53 гідробіотичні розрізи** та відібрано **257 якісних проб**. Карта донної рослинності складалася за допомогою програмного забезпечення ESRI "ArcGIS 8.0". Для з'ясування **змін**, що відбулися у просторовому розподілі фітоценозів, для порівняння було використано карту донної рослинності Карадазького заповідника, складену Н.С. Костенко у 1984 р. (Костенко, 1987, 1989).

Всього за період досліджень (2001 - 2007 рр.) автором було виконано **107** гідробіотичних розрізів, відібрано і оброблено **802** кількісні проби фітобентосу з **238** станцій та **311** якісних проб; для порівняння використано дані близько **1100** кількісних проб, виконаних у 1970 - 2000 рр.

**Ординація фітоценозів** виконувалась методом багатомірного скалювання у програмі "STATISTICA 6.0". Статистична обробка оригінальних та наданих для порівняння матеріалів та побудова графіків виконувалися за допомогою програми "Microsoft Excel".

## Розділ 3. СУЧАСНИЙ СТАН МАКРОФІТОБЕНТОСУ ПІВДЕННО-СХІДНОГО КРИМУ

**3.1 Феодосійська затока.** Показано, що сильно забруднена Феодосійська затока відрізняється найбільш мозаїчним характером розподілу фітоценозів із значними відхиленнями від типового для Чорного моря вертикально-поясного характеру поширення донної рослинності. У більшості місцезростають субдомінантами рослинних асоціацій виступають зелені та червоні мезосапробні водорості, хоч серед домінантів ще зберігаються олігосапробні види.

Найбільш забрудненою є акваторія, куди вливаються води р. Байбуга із неочищеними побутовими стоками. Корінний фітоценоз - зарості багаторічних водоростей на глибинах 2 - 4 м - представлений цистозірово-гелідієво-ульвовою асоціацією (не описана з інших районів Чорного моря). Асоціація цікава як приклад стійкого довгоживучого фітоценозу, що формується при середніх ступенях забруднення і характеризує проміжні стадії антропогенної деградаційної сукцесії, яка відбувається у корінному угрупованні олігосапробів під впливом евтрофікації.

Показано значне поширення у середньоглибинному поясі фітоценозу морських трав роду */testera* на піщаних ґрунтах. Раніше не описаною особливістю зостерової асоціації у Феодосійській затоці є те, що до глибини 6 м включно представлений лише низькорослий вид *Z. nollii*. На більших глибинах фітоценоз стає двохдомінантним, із збільшенням ролі *Z. marina*.

**3.2 Бухти Коктебельська, Тиха та Провато.** Донна рослинність бухти Коктебельська представлена переважно асоціацією *Cystoseira crinita* + *C. barbata* - *Cladostephus verticillatus* - *Corallina mediterranea*, яка займає пояс глибин від 0 до 3 м. Пояс глибин (3)5 - 10 м зайнятий цистозірово - філофоровою асоціацією. За наявності твердого субстрату глибини 10 - 15 м займає асоціація *Phyllophora nervosa*, глибини 7 - 15 м на м'яких ґрунтах займає асоціація морських трав *Zostera nollii* та *Z. marina*. В акваторії бухти Тиха цистозірова асоціація займає пояс глибин від 0 до 3 - 5 м, максимальна біомаса сконцентрована на глибині 1 м. Пояс глибин 5 — 10 м зайнятий цистозірово - філофоровою асоціацією. Глибини понад 10 м (до 15 м включно), займає асоціація *Phyllophora nervosa*, на глибині 7 - 8 м вузькою смугою зростає фітоценоз *Zostera nollii* + *Zostera marina*. В бухті Провато також представлені асоціації бурих багаторічників та морських трав роду *Zostera*. Через мале поширення твердих ґрунтів цистозірова асоціація займає глибини лише до 2 м,

максимальна біомаса на глибині 1 м. Глибини 10- 12 м займає асоціація *Zostera noltii*. В цілому донна рослинність бухти Коктебельської збереглася відносно непогано, враховуючи значний антропогенний тиск, який вона зазнає через інтенсивну рекреаційну діяльність. Однак ознаки антропогенної деградації корінних фітоценозів помітні, в першу чергу це стосується фітоценозів морських трав. Помітно деградувала рослинність бухти Провато. Ступінь збереження донної рослинності в бухті Тихій набагато кращий. Підтвердилось уявлення про бухту Тиху, як один із центрів збереження біологічного різноманіття у регіоні, видається доцільним встановлення заповідного режиму для охорони цього аквального комплексу. Однак у всіх названих акваторіях характер вертикального розподілу біомаси домінуючих видів макрофітобентосу (однорівнинна крива із максимумами на глибинах 0,5 - 1 м) та максимальні значення його біомаси (в більшості випадків значно менше за 4 кг/м<sup>2</sup>, і ніде не вище 5 кг/м<sup>2</sup>) свідчать про дію на донну рослинність несприятливих факторів.

3.3 *Район Карадагу.* У районі Карадагу зберігаються корінні рослинні асоціації. Найбільші відмінності як видового складу, так і біомаси спостерігаються між угрупованнями, що зростають на малих - середніх глибинах (0,5 - 5 м) та на глибоководних ділянках (10 - 15 м). У поясі малих та середніх глибин (0,5 -5 м, інколи до 10 м) переважають асоціації із домінуванням бурих багаторічників (в першу чергу *Cystoseira crinita* та *C. barbata*). Глибинна частина акваторії характеризується значним різноманіттям донних фітоценозів із переважанням полісіфонієво-занардінієвої асоціації та із значною участю *Phyllophora nervosa*. На глибинах 10 - 15 м домінують водорості, що входять до складу полісіфонієво - занардінієвого фітоценозу. Також представлені філофоровий, цистозірово-філофорово-ульвовий, філофорово-ульвовий та полісіфонієво-кладофоровий фітоценози.

Свідченням антропогенної евтрофікації акваторії Карадазького заповідника є знаходження мезосапробної зеленої водорості *Ulva rigida* біомасою до 1669 г/м<sup>2</sup>. Роль ульви у досліджуваній акваторії настільки значна, що сформувалися цистозірово-ульвовий, цистозірово-філофорово-ульвовий та філофорово-ульвовий фітоценози, раніше не відмічені у відносно чистому районі Карадагу (Костенко,2002). Свідченням зростання трофності акваторії також є вегетація на глибинах 10-15 м мезо- та полісапробних видів *Cladophora* та значення індексу сапробності, що сягає 2,0.

3.4 *Бухта Лісья.* В акваторії бухти переважають ті ж самі асоціації (цистозірова, цистозірово-філофорова та філофорова), що й в районі Карадагу, проте оліготрофні фітоценози збережені значно краще, а зелені мезосапробні водорості майже відсутні. Водночас характер вертикального розподілу біомаси фітобентосу у бухті такий же, як і на більшості акваторії ПСК.

3.5 *Півострів Меганом.* Найкращим збереженням корінних рослинних асоціацій із переважанням олігосапробів характеризується акваторія мису Меганом. На глибинах 0,5 - 3 м виявлено цистозірові та цистозірово-кладостефусові фітоценози (біомаса до 4,5 кг/м<sup>2</sup>). На глибині від 5 м домінує угруповання *Zostera noltii*. На глибинах 5-10 м зростають філофорові та нересві фітоценози. На глибині 1 м на траверсі урочища Бугаз зростає фітоценоз із домінуванням червоної водорості *Graleloupia dichotoma*. Доцільним видається встановлення заповідного режиму для збереження цього еталонного аквального комплексу.

#### Розділ 4. СУКЦЕСІЇ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ ФЕОДОСІЙСЬКОЇ ЗАТОКИ

За період 1985 - 2005 рр. мозаїчні ентороморфово-ульвові фітоценози у сел. Приморського змінилися на цистозірово-ульвові. Для них характерна сталість видового складу та біомаси, що

свідчить про адаптованість до умов середнього та сильного забруднення. Відбулося зміщення у прибережну зону фітоценозів *Nereia filiformis* - *Ulva rigida* з глибини 8 м на глибину 5 м, що є адаптацією донної рослинності до змін у середовищі, швидше за все до зниження освітленості.

Основні зміни донної рослинності Феодосійської затоки пов'язані з перебудовою структури зостерових фітоценозів. Виявлено заміну асоціацій багатолітньої морської трави *Zostera marina* змішаними фітоценозами *Z. marina* + *Z. noltii*, а також монодомінантним угрупуванням *Z. noltii*. Про пригнічений стан *Z. marina* у Феодосійській затоці свідчить зменшення висоти рослин більш ніж у 2 рази у порівнянні з 1985 р. Зміна зостерових асоціацій супроводжувалася загальним зниженням біомаси фітоценозів у 8,8 - 15,7 разів.

#### Розділ 5. СУКЦЕСІЇ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ У БУХТАХ КОКТЕБЕЛЬСЬКА ТА ПРОВАТО

5.1 *Бухта Коктебельська.* Порівняння даних гідроботанічних зйомок 1991 та 2006 рр. показало, що загальний характер розподілу донної рослинності у бухті не зазнав суттєвих змін. Водночас спостерігається зміна біомаси домінуючих та супутніх видів, в першу чергу зменшення біомаси *Cystoseira* на глибинах 5-10 м: на розрізі мис Хамелеон більш ніж вдвічі на глибині 5 м та в 13,2 рази на глибині 10 м, на західному березі бухти - майже вдвічі. Відбувається заміщення *Cystoseira* червоною глибоководною водорістю *Phyllophora nervosa*, біомаса якої зростає на глибині 10 м на розрізі мис Хамелеон у 5 разів, на глибині 5 м майже в шість разів, а на західній стороні бухти з 330 г/м<sup>2</sup> до 1380 г/м<sup>2</sup>. Зростання біомаси *Ph. nervosa* спостерігається також і на менших глибинах: на глибині 3 м на розрізі мис Хамелеон вона зростає у 33 рази. Спостерігається значне зростання біомаси сциофільних видів із другого та третього ярусів цистозірової асоціації. Так, біомаса *Cladostephus verticillatus* на розрізі мис Хамелеон зростає на глибині 1 м більш ніж в 2,5 рази, на глибині 5 м - більш ніж в 5 разів, на глибині 10 м - в 10 разів. Аналогічно змінюється біомаса *Corallina mediterranea*. Зростання біомаси сциофільних видів спостерігається також у західній частині бухти. На малих та середніх глибинах спостерігається збільшення біомаси видів епіфітної синузії, в першу чергу *Polysiphonia subulifera*: на глибині 1 м її біомаса зростає вдвічі на західному узбережжі, на мисі Хамелеон - втричі, на глибині 3 м її біомаса зростає на заході бухти в 4 рази, а на мисі Хамелеон - майже в 6 разів. На глибині 5 м розвиток *Polysiphonia subulifera* пригнічується і її біомаса зменшується майже вдвічі, на глибині 10 м біомаса виду падає у 62 рази. На західній стороні бухти у складі фітоценозу на глибинах 1 -5 м з'явилася мезосапробна червона водорість *Gelidium latifolium*. Вертикальний розподіл загальної біомаси донної рослинності та біомаси домінуючих видів у 1991 та 2006 рр. показано на рисі. Як видно, вже на початок 1990-х рр. крива розподілу загальної біомаси фітобентосу мала характер однорівнинної із максимумом на малих глибинах, що є однією з ознак початку антропогенної деградації фітоценозів. Розподіл біомаси у 2006 р. демонструє головні тенденції сукцесійних змін в акваторії Коктебельської бухти: швидку деградацію бурих багаторічників на середніх та великих глибинах, їх заміну червоною водорістю *Phyllophora nervosa*, та одночасне незначне зростання біомаси роду *Cystoseira* на малих глибинах і суттєве зростання на цих глибинах біомаси епіфітної синузії на *Cystoseira*.

5.2 *Бухта Провато.* Зміни, що відбулися з 1995 р. як у фітоценозі бурих багаторічників, так і у фітоценозі морських трав мають характер деградаційної сукцесії: загальна біомаса фітоценозів зменшилась на всіх глибинах, зокрема біомаса фітоценозу бурих водоростей зменшилась з 4732 г/м<sup>2</sup> до 3265 г/м<sup>2</sup>, в першу чергу за рахунок елімінації *Cystoseira crinita*. Фітоценоз морської трави *Zostera noltii* повністю зник у діапазоні глибин 3 - 9 м та 12 - 15 м; лише на глибині 10 м *Z. noltii* утворює фітоценоз із біомасою до 11,6 г/м<sup>2</sup>. Повністю зникла у"всьому діапазоні глибин *Chondria*

*Летизма*. Мезосапробна зелена водорість *Enlegetoerpa lingua* повністю зникла на глибинах від 3 м та більше, водночас на глибині 1 м її біомаса зростає в 10 разів. Інша зелена водорість - *Cladophora albicida* зменшила свою біомасу в усьому діапазоні глибин, при цьому зниження біомаси посилювалося пропорційно глибині зростання.

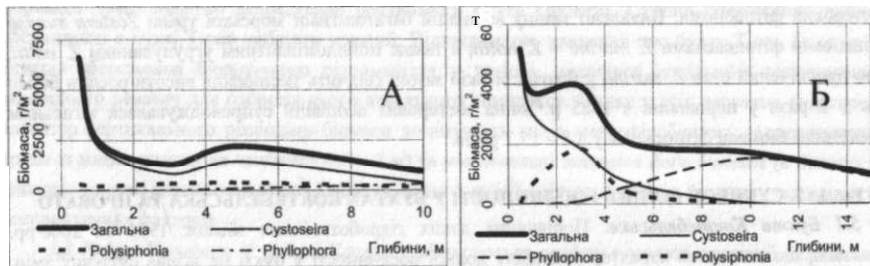


Рис. 1. Вертикальний розподіл загальної біомаси макрофітобентосу та домінуючих видів на розрізі мис Хамелеон у 1991 р. (А- Евстигнеева, 2001) та у 2006 р. (Б- власні дані).

#### Розділ 6. СУКЦЕСІЇ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ РАЙОНУ КАРАДАГУ

**6.1 Сукцесійні ряди фітоценозів.** Для побудови сукцесійних рядів і виявлення змін у кількісному розподілі макрофітів були використані дані з 220 станцій: 860 кількісних проб, виконаних на 11 гідроботанічних розрізах за період 1970-2006 рр. На основі цих даних побудовано схему сукцесійних змін донної рослинності протягом 36 років для шести стаціонарних гідроботанічних розрізів у районі Карадагу. Показано, що найбільшою стійкістю відрізняються цистозірові фітоценози середньо-глибинного поясу (3-5 м); на менших глибинах в ряді місцезростань вони замінені одноярусними фітоценозами з домінуванням однорічників та зелених мезосапробів; на великих глибинах цистозірові фітоценози майже повсюдно зникли, домінуюча роль перейшла до *Phyllophora nervosa* та *Viva rigida*. Узагальнену схему зміни домінуючих фітоценозів у районі Карадагу наведено на рис. 2.

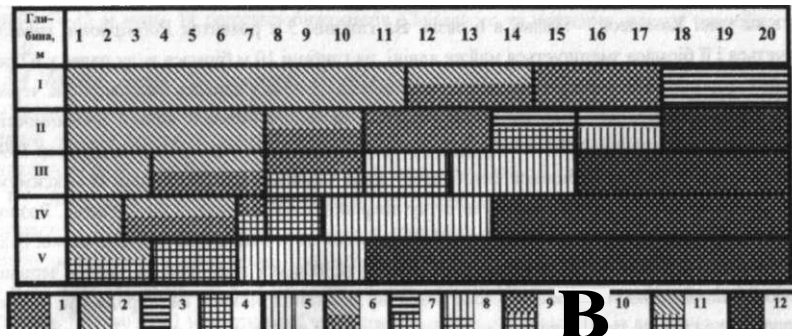


Рис. 2. Узагальнена схема зміни фітоценозів протягом 1970-х - 2000-х рр. I-V - послідовні стадії сукцесії. Фітоценози: 1-філофоровий, 2-цистозіровий, 3-полісіфонієво-занарднієвий, 4-ульвовий, 5-кладофоровий, 6-цистозірово-філофоровий, 7-полісіфонієво-занарднієво-ульвовий, 8-ульвово-кладофоровий; 9-філофорово-ульвовий; 10-полісіфонієво-занарднієво-ульвовий; 11-цистозірово-ульвовий; 12-рослинність відсутня.

Встановлено, що протягом всього періоду найчастіше зміни фітоценозів відбувалися у

глибоководному поясі (10-15 м), однак єдиної закономірності сукцесій не простежується; це свідчить про різноманіття екологічних факторів у даному біотопі. Полісіфонієво-занарднієва асоціація виявила здатність до відновлення після порушень, зокрема після тимчасової заміни зеленими водоростями; спостерігається тенденція витіснення цієї асоціації фітоценозами з домінуванням *Phyllophora nervosa*.

**6.2 Зміни біомаси фітобентосу та розподілу домінуючих видів.** Встановлено, що протягом всього періоду досліджень біомаса макрофітобентосу району Карадагу безперервно зменшувалася (рис. 3). Зменшення загальної біомаси відбувалось в першу чергу за рахунок зменшення біомаси бурих водоростей першого та другого ярусів (*Cystoseira crinita*, *C. barbata* та *Cladostephus verticillatus*) (рис.4). Водночас спостерігається збільшення у 2-4 рази порівняно із кінцем 1980-х рр. біомаси мезосапроба *Viva rigida*. У цього виду протягом 1990-х рр. змінився характер вертикального розподілу біомаси (рис. 5): вид зайняв малі глибини, де раніше не зустрічався, максимум біомаси тепер спостерігається на глибинах 1-2 м; водночас на глибинах 9 - 15 м біомаса дещо зменшилася. Аналогічні зміни поширення та розподілу біомаси спостерігаються для водоростей роду *Cladophora*. Суттєвих змін зазнав вертикальний розподіл біомаси *Phyllophora nervosa*: замість одного максимуму біомаси на глибинах 7-10 м вид поширився у мілководну зону з другим максимумом на глибині 2-3 м.



Рис. 3. Багаторічні зміни загальної біомаси фітобентосу Карадагу, г/м<sup>2</sup>



Рис. 4. Багаторічні зміни біомаси *Cystoseira spp.*, г/м<sup>2</sup>

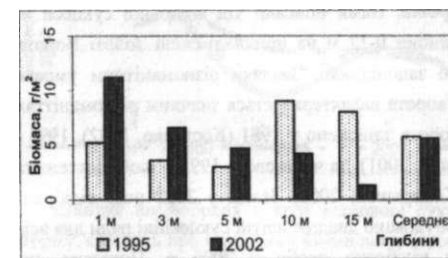


Рис. 5. Зміни біомаси *Ulva rigida* (г/м<sup>2</sup>), 1995 - 2002рр.

**6.3. Структурні зміни фітоценозів у ході сукцесії.** Ординацію рослинних угруповань методом багатомірного скалювання було виконано за допомогою програми "ЗТАКТИСА 6.0" на основі даних Н.С. Костенко про кількісний та якісний склад

фітобентосу 36 станцій (144 проби) району Карадагу у 1995 р. та аналогічних даних автора для тієї ж мережі станцій 2002-2004 рр. Результати ординації фітоценозів шельфу Карадагу представлені на рис. 6. Показано, що у 1995 р. мілководні та середньоглибинні рослинні угруповання (1-5 м) утворюють єдиний кластер, тоді як глибоководні угруповання відрізняються один від одного настільки ж сильно, як і від сукупності мілководних фітоценозів. У 2000-ні рр. фітоценози розпадаються на два чітко виражених кластери - мілководний та глибоководний. Хоча

глибоководні фітоценози як і раніше істотно відмінні один від одного, ніж мілководні, вони все ж утворюють виразну єдину групу. Порівняння змін у фітоценозах, що відбулися за досліджуваний період, показує, що ступінь трансформації фітоценозів закономірно зростає зі збільшенням глибини. На нашу думку, це свідчить про вплив на глибоководні фітоценози сильного лімітуючого фактора, спільного для всього глибоководного пояса й відмінного від лімітуючих факторів мілководної зони, дія якого підсилена за останні роки.

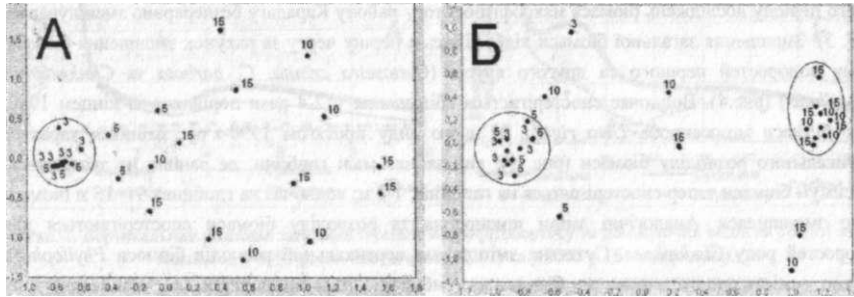


Рис. 6. Ординація донних фітоценозів району Карадагу: А- дані Н.С.Костенко (1995 р.), Б- власні дані (2002-2004 рр.)

**6.4 Зміни біологічного різноманіття.** Обчислено індекси біологічного різноманіття Шенона та побудовано ценограми для 25 станцій району Карадагу за даними 1995 р. та для 34 станцій за даними 2002-2004 рр. Показано, що індекс Шенона змінюється у широких межах (0, 1 - 2, 9) та проявляє тенденцію до збільшення із глибиною зростання фітоценозу. Показано, що із збільшенням глибини вирівняність складу фітоценозів зростає. На більшості станцій в ході сукцесій вирівняність складу фітоценозів зростає, в першу черг' рахунок зменшення домінування бурих багаторічних водоростей при збільшенні біомаси епіфітної синузії.

#### Розділ 7. ВІДНОВНІ СУКЦЕСІЇ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ НА СКЕЛЬНОМУ СУБСТРАТІ

**7.1 Відновна сукцесія на скелі Золоті Ворота.** Нами описано хід відновної сукцесії на вертикальних скельних субстратах у діапазоні глибин 0-12 м на прикладі скелі Золоті Ворота, розташованої у бухті Пограничній Карадзького заповідника. Завдяки різноманітним умовам освітленості та прибійності скеля - острів Золоті ворота характеризується значним різноманіттям фітоценозів. Детальні дослідження скелі Золоті ворота здійснено у 1981 (Костенко, 1982), 1993 — щоб оцінити наслідки руйнівного шторму (Костенко, 2001), та частково у 1998 - щоб відстежити початкові стадії відновної сукцесії (Костенко, Кондратов, 2001). Нами у 2002 році відібрано проби за тою ж сіткою станцій, що в 1981 році. Побудовано двадцятилітні сукцесійні ряди для всіх 8 експозицій скелі. На трьох розрізах також відібрано проби у 2006 р. Показано, що закономірності сукцесійних змін на твердому субстраті повністю збігаються із загальними тенденціями для даного району: деградація фітоценозів бурих багаторічників (зменшення біомаси *Cystoseira crinita*, *C. barbata* та *Cladostephus verticillatus* та їх повне зникнення на глибинах понад 6 м), зростання біомаси *Polysiphonia* і зелених водоростей родів *Cladophora* та *Ulva* (остання - у 37 разів) на ранніх етапах відновної сукцесії і наступна стабілізація їхньої біомаси на досягнутому рівні, поширення *Phyllophora nervosa* на малі глибини.

**7.2 Деградаційна та відновна сукцесія на розрізі "Скеля Кузьмичів Камінь".** На гідроботанічному розрізі «скеля Кузьмичів Камінь» (Карадзький природний заповідник) кількісні проби макрофітобентосу за стандартною методикою (Калугіна-Гутник, 1969), за сіткою глибин 0,5 м - 20 м відбиралися О.А. Калугіною-Гутник у 1970 та 1980 рр., Н.С. Костенко у 1983, 1984, 1986, 1988, 1990, 1993, 1994, 1995, 1997, 1999 рр., Є.О. Диким в 2001, 2002, 2003, 2006 рр. Вертикальний розподіл фітомаси для розрізу Кузьмичів камінь у 1970- 2006 рр. показаний на рис. 7. Для фітобентосу 1970-1980 рр. характерні високі значення біомаси (понад 5 кг/м<sup>2</sup>), розподіл її із максимумом в діапазоні глибин 3 - 5 м; нижня межа зростання цистозірових фітоценозів проходила на глибині 15 м, а нижня межа фіталі - на глибині 25 - 30 м. Ймовірно, саме в 1980 -х рр. процес антропогенної трансформації екосистеми чорноморського шельфу відбувався із значною швидкістю (Зайцев, 2002, 2006). Вже у 1986 та 1988 рр. біомаса фітобентосу розподілялася у вигляді одновершинної кривої із максимумом на глибині 1 м. Абсолютні значення біомаси зменшуються в усьому діапазоні глибин, за винятком глибини 1 м. Подібна зміна розподілу може бути пояснена дією сильного лімітуючого фактора - зниженням прозорості води. Зростання біомаси фітобентосу на малих глибинах може бути пояснене збільшенням кількості доступних біогенних речовин внаслідок антропогенної евтрофікації. На користь цього свідчить поява саме в середині 1980-х рр. мезосапробних зелених водоростей *Ulva rigida* та *Cladophora atbida*, які раніше в даному районі не реєструвалися. Зростання загальної біомаси на малих глибинах було також пов'язано зі збільшенням біомаси епіфітів на таломх *Cystoseira*, в першу чергу *Polysiphonia subulifera*. Зменшення біомаси *Cystoseira* та загальної біомаси фітоценозів продовжувалось і протягом 1990-х рр. Після повного знищення донної рослинності на розрізі внаслідок шторму восени 1992 р. розпочалася відновна сукцесія. В ході її відтворився характер розподілу біомаси, притаманний кінцю 1980-х рр.: у вигляді одновершинної кривої із максимумом на глибині 1 м. Швидкість відновлення на різних глибинах виявилася не однаковою, найповільніше відбувалися відновні процеси на глибині 3 м.

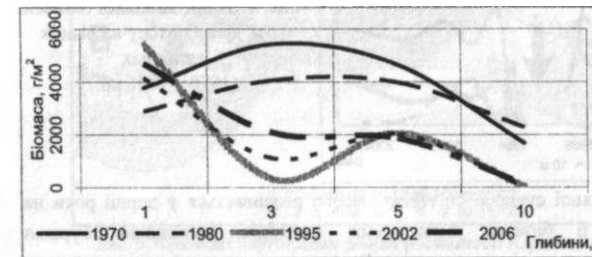


Рис. 7. Вертикальний розподіл біомаси макрофітобентосу у 1970 - 2006 рр.

Швидке відтворення в ході відновної сукцесії стану фітобентосу, який спостерігався до шторму, свідчить про незначний вплив локальних факторів на загальну направленість сукцесійних процесів. Порівняння загальних трендів зміни біомаси фітобентосу, (рис. 8), показує, що на глибинах 3 - 10 м основною тенденцією протягом всього досліджуваного періоду є зменшення фітомаси, і лише на глибині 1 м спостерігається протилежна тенденція. Зменшення біомаси на глибині 10 м почалося раніше, на глибині 5 м трохи пізніше, і на глибині 3 м - найпізніше. Це узгоджується із припущенням про лімітуючу дію зниження освітлення, яке посилювалось протягом досліджуваного періоду. На користь названого припущення свідчить також порівняння змін біомаси на різних глибинах в ході відновної сукцесії окремих видів макрофітів. Так, зміни

біомаси *SuzSheiga ciniia* та *C. barbata* практично збігаються із зміною загальної біомаси фітоценозу. Основною тенденцією є зменшення їхньої біомаси на глибинах 3 - 10 м та її незначне зростання на глибині 1 м. Зміни біомаси *Poizirbonia zubuli/ega* - виду, що робить головний внесок у біомасу епіфітної синузії на *Suzsheiga*, практично повторюють зміни біомаси *Suzsheiga*. Інакше відбуваються зміни біомаси тінювиривалих видів другого ярусу цистозірових фітоценозів. Домінуючий вид другого ярусу - *Staiobiermi ueHkIIIaIII* збільшує свою біомасу послідовно спершу на глибині 10 м, потім - 5 м, потім - 3 м та 1 м, при чому зростання його біомаси на кожній глибині відбувається одночасно з початком пригнічення *Suzsheigo*. Зростання біомаси *CluihierIuu ueIicIIIaIII* змінюється його наступним пригніченням, при чому це пригнічення також розпочинається спершу на глибині 10 м, пізніше на глибині 5 м і найпізніше - на глибинах 1 - 3 м. Аналогічно, але із затримкою в часі порівняно із *Clac/o^epиш- uerticiUatus*, змінюється біомаса домінанта третього ярусу цистозірових фітоценозів - сциофільної червоної водорості *Cocallna me^ieeganea*. Максимум біомаси цього виду послідовно формується спершу на глибині 10 м, потім на глибині 5 м, пізніше - на глибині 3 м, і лише протягом останніх років він формується на глибині 1 м. Тим часом на більших глибинах *Cocallna mecieieeganea* пригнічується, при цьому початок цього процесу спостерігається тим раніше, чим більша глибина зростання фітоценозу. Подібне послідовне зростання біомаси і наступне пригнічення росту спочатку видів другого ярусу, а потім - третього свідчить про зростання протягом досліджуваного періоду лімітуючої дії дефіциту сонячної радіації як головного рушійного фактора деградаційних сукцесій. Це підтверджує також зміна в ході сукцесії біомаси зелених мезосапробних водоростей *Uva uicia* та *Claiorboza albiia*. Поява *C. albiia* на даному розрізі вперше спостерігається у 1983 р. *V. uicia* також вперше з'являється на досліджуваному розрізі у 1983 р. на глибині 15 м, у 1990 р. вона вже знайдена на глибині 10 м.

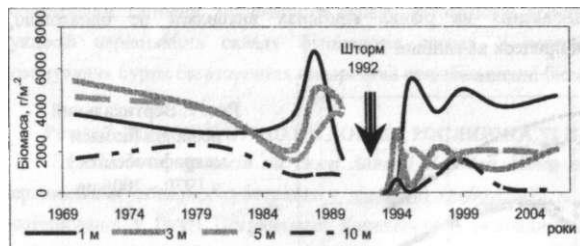


Рис. 8. Зміни загальної біомаси (г/м²) фітобентосу на різних глибинах (1970-2006 рр.)

В ході післяштормової відновної сукцесії *u. uicia* масово розвивається у перші роки на збільшеному субстраті, потім її біомаса зменшується внаслідок витіснення бурими багаторічниками, зарості яких поступово відновлювались. В цілому за весь період спостережень *u. uicia* збільшує свою біомасу і стає субдомінантом у цистозірових фітоценозах, що є свідченням продовження евтрофікації у регіоні. Однак максимум її біомаси послідовно формується спочатку на глибині 10 м, потім на цій глибині відбувається пригнічення *Uva uicia*, а максимум формується на глибині 5 м.

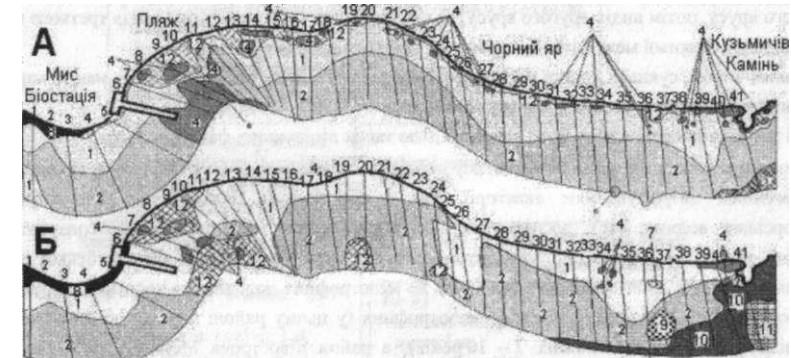
#### Розділ 8. ЗМІНИ ПРОСТОРОВОГО РОЗПОДІЛУ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ

Картографічну зйомку донної рослинності заповідника було вперше проведено у 1984 р., коли було складено геоботанічну карту М 1:5000 (Костенко, 1988). У 2003 р. зйомку було повторено, що дало можливість виявити зміни у поширенні асоціацій та угруповань донної

рослинності. Порівняння фрагментів карто-схеми поширення донної рослинності у 1984 та 2003 рр. показано на рис. 9.

При першому картографуванні було описано 16 рослинних асоціацій та угруповань (Костенко, 1988); до 2003 р. п'ять з них зникли. За два десятиліття у районі досліджень сформувалися три нові рослинні асоціації: цистозірово - філофорово - ульвова, філофорово - ульвова та стилофорово - кладофорова; в усіх нових асоціаціях субдомінантами виступають зелені мезосапробні водорості. Інша асоціація схожого типу - цистозірово - ульвова, яка раніше зустрічалася лише у забрудненій Феодосійській затоці, розширила свій ареат до району Карадагу. Всі названі асоціації характеризують початкові стадії алогенної сукцесії, яка відбувається у акваторіях із середнім ступенем забруднення.

Відбулося витіснення цистозірової асоціації цистозірово - філофоровою, яка раніше була поширена лише на середніх та великих глибинах. Поширення філофори на малі глибини та зникнення п'яти угруповань із домінуванням світлолюбних водоростей у глибоководній зоні Карадазького заповідника може свідчити про значне зменшення освітлення та зростання мутності води як про один з головних чинників алогенної сукцесії. У поширеному на піщаному ґрунті фітоценозі морських трав роду *Iolizea* відбулися значні негативні зміни: площі, зайняті асоціацією в районі Карадагу, зменшилися вдвічі, біомаса зостери зменшилась втричі. Спостерігається тенденція порушення поясного розподілу рослинних асоціацій і збільшення мозаїчності у їхньому розташуванні.



.....о а ю и а ш и ш и ш к а  
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12

Рис. 9. Фрагмент карти-схеми донної рослинності Карадазького природного заповідника.

А - зйомка 1984 р., Б - зйомка 2003 р. 1 - Асоціація *Cystoseira crinita* + *C. barbata* - *Cladostephus verticillatus* - *Cocallna mediterranea*; 2 - Асоціація *Cystoseira barbata* + *C. crinita* - *Phyllophora nervosa* - *Cladophora dalmatica*; 3 - Асоціація *Polysiphonia elongata* - *Zanardiniaprototypus*; 4 - Асоціація *DHophusfasciolaf. repens* + *Polysiphonia opaka* + *Ceramium ciliatum* + *Enteromorpha compressa*; 5 - Угрупування з *Viva rigida*; 6 - Угрупування з *Ectocarpus spp.*; 7 - Угрупування з *Padina pavonica*; 8 - Угрупування з *Viva rigida* + *Enteromorpha linza*; 9 - Угрупування з *Phyllophora nervosa* + *Viva rigida*; 10 - Асоціація з *Cystoseira crinita* + *Phyllophora nervosa* + *Viva rigida*; 11 - Асоціація *Stilophora rhizodes* - *Cladophora albidia*; 12 - Рослинність відсутня.

#### Розділ 9. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ СУКЦЕСІЙ МАКРОФІТОБЕНТОСУ ПІВДЕННО-СХІДНОГО КРИМУ

Дані щодо послідовності змін видового складу, біомаси, біологічної структури та



просторового розподілу донної рослинності південно-східного Криму, викладені у розділах 3-8, дозволяють встановити загальний хід сукцесійних процесів у досліджуваній акваторії та послідовність зміни лімітуючих факторів.

Головними закономірностями сукцесій у досліджуваній акваторії є:

- послідовне зменшення загальної біомаси фітоценозів протягом всього періоду спостережень на глибинах від 3 м та одночасне незначне збільшення біомаси фітоценозів на глибинах 1 - 2 м із зростанням ваги епіфітної синузії у загальній біомасі;
- зміна вертикального розподілу біомаси фітоценозів із формуванням максимуму біомаси на глибині 1 м (на відміну від характерного для періоду 1970-1980-х рр. розподілу із максимумами на глибинах 3 - 5 м);
- поширення у досліджуваній акваторії мезосапробних зелених та червоних водоростей, в першу чергу *Ulva rigida*, *Gelidium latifolium*, *Enteromorpha* spp., *Cladophora* spp. аж до набуття ними статусу співдомінантів у фітоценозах;
- зміна характеру вертикального розподілу домінуючих видів у фітоценозах: формуванням сциофільними видами максимумів біомаси у поясі малих та середніх глибин;
- зміна просторового розподілу рослинних асоціацій із поширенням на малих та середніх глибинах змішаних асоціацій із співдомінуванням світлолюбних та сциофільних видів (наприклад *Cystoseira barbata* + *G. crinita* - *Phytophora nervosa* - *Cladophora* spp.);
- послідовне зростання біомаси та наступне пригнічення розвитку спершу світлолюбних видів верхнього ярусу, потім видів другого ярусу, і в останню чергу - сциофільних видів третього ярусу;
- змищення нижньої межі фіталі з глибин 25 - 30 м до глибин 12 - 17 м.

Таким чином, сукцесії донної рослинності у досліджуваному регіоні в цілому мають характер деградаційних протягом всього досліджуваного періоду (1970 - 2006 рр).

Вказані закономірності можуть бути пояснені дією таких лімітуючих факторів:

- зростання вмісту біогенних елементів у досліджуваній акваторії (яке може бути викликано як антропогенним евтрофуванням акваторії, так і посиленням надходження високотрофних азотоморських водних мас); досліджувану акваторію в наш час слід охарактеризувати, як перехідну від оліготрофного до мезотрофного стану, при чому район Феодосійської затоки протягом більш ніж двох десятиліть належить до мезотрофних вод, значна частина Карадзького узбережжя також має бути віднесена до мезотрофних (у цьому районі перехід до мезотрофного стану відбувся протягом останніх 7 - 10 років), а район півострова Меганом та бухти Тиха перебуває у перехідному стані;
- послідовне зниження впродовж періоду спостережень кількості доступної для донних рослин фотосинтетичноактивної сонячної радіації; зниження прозорості води може бути викликано надмірним розвитком фітопланктону внаслідок евтрофікації, посиленням будівельних робіт на Кримському узбережжі, яке супроводжується посиленням змиву та виносу зважених часток з берега (Оскольская, 2001), масовим розвитком двох інвазійних видів реброплавів (*Mnemiopsis leidii* та *Beroe ovata*), нерест та масове відмирання яких супроводжується утворенням значної кількості органічної зависі, деградацією природних популяцій молюсків - фільтраторів (*Ostrea edulis*, *Mitilus galloprovincialis*) (Морозова, Смирнова, 2006), та іншими чинниками;
- додатковим фактором, що негативно впливає на донну рослинність досліджуваної акваторії є замулення донних ґрунтів на глибинах 9 - 20 м, яке спостерігається в районі Карадзького узбережжя і також може бути наслідком евтрофування.

Евтрофікація відмічається більшістю дослідників як головний фактор трансформації

екосистеми Чорного моря (Заика, 1992; Зайцев, 2001; Зайцев, 2006; Миничева, 2006 та ін.). Загальноприйнято пов'язувати евтрофікацію із діяльністю людини. Це є незаперечним для північно-західного шельфу Чорного моря, що ж стосується південно-східного Криму, то тут важко розрізнити антропогенну складову евтрофікації та вплив високотрофних азотоморських водних мас; швидше за все має місце сукупна дія обох цих чинників. Вплив евтрофікації на рослинні угруповання виявляється в першу чергу в зростанні загальної біомаси фітоценозу за рахунок збільшення внеску епіфітної синузії та стрімкого розвитку короткоциклічних видів із високою питомою площею поверхні, одночасно із поступовим пригніченням бурих багаторічників. Результатом названих процесів є формування фітоценозів із співдомінуванням мезосапробних червоних та зелених водоростей. Однак така дія евтрофікації спостерігається лише доти, доки роль головного лімітуючого фактору не переходить до прозорості води. Лімітування росту донної рослинності нестачею фотосинтетичноактивної радіації призводить до швидкої деградації донних фітоценозів - загального зменшення їхньої біомаси, підняття нижньої межі фіталі, зміни вертикального розподілу водоростей, послідовному пригніченню спершу світлолюбних видів верхнього ярусу, потім видів другого ярусу, і в останню чергу - сциофільних видів третього ярусу. Роль зниження освітленості як визначального фактора деградаційних сукцесій підтверджується російськими дослідниками, які вивчали донну рослинність узбережжя Північного Кавказу (Афанасьев, 2005, Вилкова, Юренко, 2006).

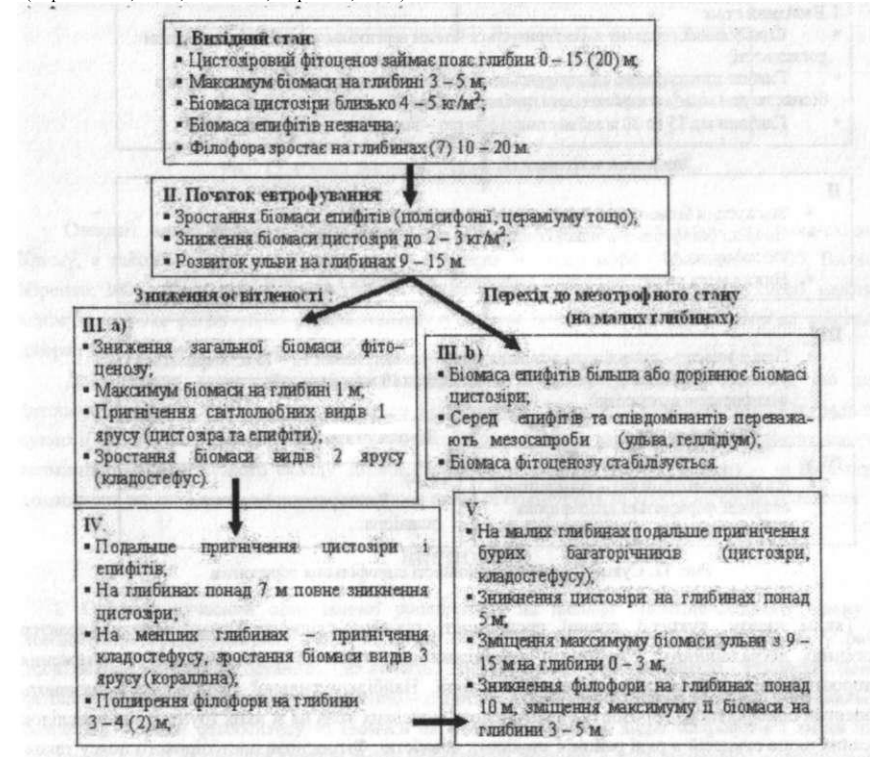


Рис. 10. Схема сукцесій фітоценозів твердих субстратів

Отримані нами дані дозволяють визначити стадії екзогенних деградаційних сукцесій донної рослинності південно-східного Криму. Доцільно окремо розглянути хід сукцесій у фітоценозах із домінуванням водоростей роду *Cystoseira* - домінуючих фітоценозах поясу малих та середніх глибин, у фітоценозах сциофільного горизонту із домінуванням червоних водоростей та у характерних для м'яких ґрунтів фітоценозах морських трав роду *Zostera*. Хід сукцесій у фітоценозах цистозірового поясу показаний на рис. 10. Сукцесії донної рослинності сциофільних горизонтів показана на рис. 11. Сукцесії у фітоценозі морських трав роду *Zostera* також мають деградаційний характер. В ході них відбувається послідовна заміна домінуючого виду *Zostera marina* більш дрібним та вузьколистим видом *Z. noltii*, починаючи з малих та середніх глибин, *Z. marina* зберігається лише на глибинах понад 8 - 9 м. Сукцесія супроводжується зниженням біомаси обох видів *Zostera* та супутнього виду *Chondria tenuissima*. Паралельно відбувається збільшення біомаси мезосапробної зеленої водорості *Cladophora albida*. Цей вид поступово набуває ролі домінанта, починаючи з великих глибин із наступним поширенням на середні глибини. Кінцевим результатом деградаційної сукцесії є повне зникнення фітоценозу морських трав і заміна його фітоценозом із домінуванням *Cladophora albida*, а на більш твердих ракушнякових ґрунтах у місцях із вищою прибійнністю - повне зникнення донної рослинності. Схематичне зображення сукцесій у фітоценозі морських трав показано на рис. 12.

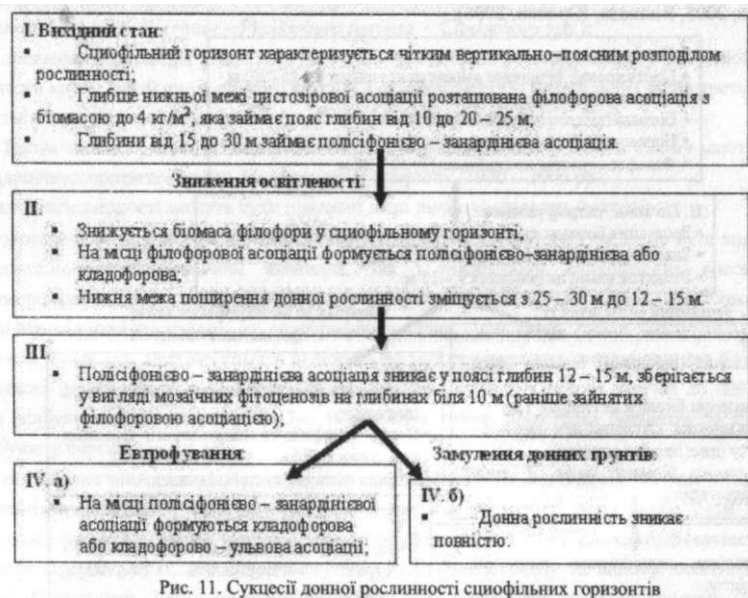


Рис. 11. Сукцесії донної рослинності сциофільних горизонтів

Таким чином, сукцесії донної рослинності південно-східного Криму мають характер алогенних деградаційних. Рушійними чинниками цих сукцесій є евтрофікація та зниження прозорості водних мас у досліджуваній акваторії. Найбільш сильної трансформації зазнають фітоценози сциофільного горизонту та фітоценози морських трав на м'яких ґрунтах, які внаслідок описаних вище сукцесій в ряді районів зникають повністю. Фітоценози цистозірового поясу також зазнають значних змін та суттєво скорочують площу свого поширення.

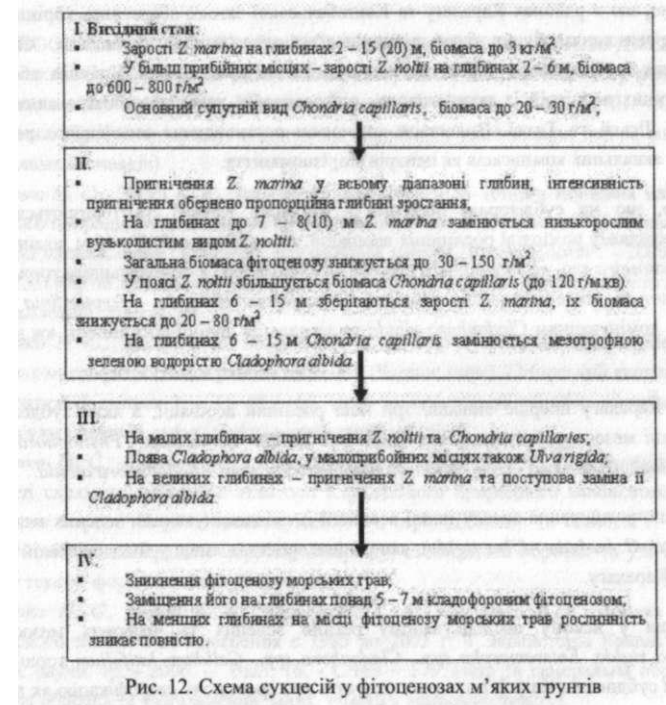


Рис. 12. Схема сукцесій у фітоценозах м'яких ґрунтів

Описані вище процеси відбуваються у всій досліджуваній акваторії південно-східного Криму, а також описані для Кавказького узбережжя Чорного моря (Афанасьєв, 2005, Вилкова, Юренко, 2006). Це свідчить, що екологічні чинники, якими викликані описані сукцесії, мають як мінімум широке регіональне розповсюдження, а роль локальних факторів, зокрема локальних джерел забруднення, є другорядною.

Дослідження ходу відновних післяштормових сукцесій (розділ 7) свідчить, що донні фітоценози мають здатність до швидкого відновлення, і що на сучасному етапі деградаційні сукцесії донної рослинності ще мають потенційно зворотній характер. Про це також свідчить незмінність флористичного складу донної рослинності досліджуваного регіону - за весь період досліджень жодний вид не зник, змінювалося лише їх поширення та кількісне співвідношення.

## ВИСНОВКИ

1. Описано сучасний стан донної рослинності на шельфі південно-східного Криму. За домінантним принципом визначено характер рослинних асоціацій, що формувалися у районі досліджень протягом останніх десятиліть. Встановлено закономірності сукцесій донних фітоценозів верхньої субліторалі південно - східного Криму. Досліджено характер вертикального розподілу біомаси фітобентосу та біомаси окремих домінуючих видів макрофітів і зміни цього розподілу в ході сукцесій. Описано зміни рослинного покриву в ході відновних післяштормових сукцесій.

- 2003 р.).- Одеса: вид-во ОНУ ім. Мечнікова, 2003. — С. 76. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
11. *Костенко Н. С., Евстигнеева И. А., Дикий Е. А.* Водоросли-макрофиты. Аннотированный список флоры и фауны Карадагского природного заповедника. / Сб. научн. тр., поев. 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. - Симферополь: СОНАТ, 2004. - С.275 - 307. (збір та камеральна обробка матеріалу, участь у написанні тексту).
12. *Костенко И. С., Дикий Е. А., Алексеева Н. А.* Донная растительность Юго-Восточного Крыма/ Сб. научн. тр., поев. 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. - Симферополь: СОНАТ, 2004.- С.66-84. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, участь у написанні тексту).
13. *Костенко Н. С., Дикий Е. А.* Макрофитобентос // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. - Т.ХІХ. 2002. - Симферополь: СОНАТ, 2004 - С.36 - 43. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, участь у написанні тексту).
14. *Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А.* Картирование донной растительности // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. - Т.ХХ. 2003. - Симферополь: СОНАТ, 2004 - С.56 - 61. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, участь у написанні тексту).
15. *Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А.* Картографический мониторинг донной растительности Карадагского природного заповедника НАН Украины (Крым) / Экологичні проблеми Чорного моря: Мат. 6-го Міжнар. симп. (11 - 12 листопада 2004 р., Одеса). - Одеса: ОЦНТЕІ, 2004. - С. 248-252 (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
16. *Костенко Н. С., Дикий Е. О., Заклецкий О. А., Марченко В. С.* Багатолітня динаміка структури фітоценозів на скелі Золоті Ворота (Крим, Карадаг) / Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация: Мат. II Междунар. конф. студентов, аспирантов, молодых ученых, поев. 140-летию Одесского нац. универс. им. Мечникова (Одеса, 28 березня - 01 квітня 2005 р.).- Одеса, вид-во ОНУ ім. Мечнікова, 2005. - С. 40. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
17. *Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А., Марченко В. С.* Изучение многолетней динамики донной растительности Карадагского природного заповедника НАН Украины / Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Мат. III научной конференции. Ч.I: география, заповедное дело, ботаника, лесоведение (Симферополь, 2005) Симферополь: КРА «Экология и мир», 2005. - С.198 - 204. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
18. *Костенко Н. С., Дикий Е. О., Заклецкий О. А., Марченко В. С.* Аквальні комплекси бухти Лісьей та півострова Меганом - перспективні об'єкти природно- заповідного фонду / Современные проблемы экологии Азово - Черноморского региона: материалы II международной конференции (Керчь, 26 - 27 июня 2006 г.). - Керчь: ЮгНИИРО, 2006. - С. 103-108. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
19. *Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А., Марченко В. С.* Донная растительность района Меганом / Современные проблемы гидробиологии: перспективы, пути и методы исследований: сбор. тр. междунар. науч. конф. (Херсон, 24 - 27 июля 2006 г.). - Херсон, 2006. - С. 95 - 98. (збір

- та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
20. *Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А.* Сукцессии цистозировых фитоценозов акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины / Проблемы биологической океанографии XXI века: тезисы докладов международной научной конференции, посвященной 135 - летию ИнБЮМ (19-21 сентября 2006 г., Севастополь, Украина). - Севастополь: ЭКОСИ - Гидрофизика, 2006. - С. 150. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, участь у написанні тексту).
21. *Дикий Е. О., Костенко Н. С., Заклецкий О. А., Марченко В. С.* Эколого-фітоценотичні характеристики просторового розподілу донної рослинності на шельфі Південно-Східного Криму / Экологичні проблеми Чорного моря: 36. науч. стат. до міжнар. наук.-практ. конф. (31 травня - 1 червня 2007 р., Одеса). - Одеса: ІНВАЦ, 2007. - С. 86-90. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
22. *Дикий Е.А., Заклецкий А.А.* Донная растительность бухты Тихой (Юго -Восточный Крым) / Мат. науч. конф. «Ломоносовские чтения» 2007 г. и междунар. науч. конф. Студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов - 2007» (Севастополь, 5-7 мая 2007 г.). - Севастополь: ЫПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2007. - С. 86 - 87. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
23. *Dyky E.A., Zakletsky A.A.* Bottom vegetation of Koktebel bay (present-day condition and protection) // Proceedings of the III International young scientists conference "Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution." (Odessa, 15-18 May, 2007). - Odessa: Pechatny Dom, 2007. - P. 110 - 111. (збір та камеральна обробка матеріалу, статистична обробка та узагальнення даних, написання тексту, формулювання висновків).
- Анотація**
- Дикий Є.О. Сукцесії донної рослинності шельфу південно-східного Криму.** Рукопис.  
Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук із спеціальності 03.00.17 - гідробиологія. - Інститут гідробиології ПАН України.
- Описано сучасний стан та зміни протягом 1970 - 2006 рр. донної рослинності шельфу південно-східного Криму. Побудовано сукцесійні ряди фітоценозів. Показано, що протягом всього періоду спостережень біомаса макрофітобентосу зменшувалася в першу чергу за рахунок деградації бурих багаторічників *Cystoseira crinita*, *C. barbota* та *Cladostephus verticillatus*, водночас спостерігається збільшення у 2-4 рази біомаси зелених водоростей *Viva rigida* та *Cladophora spp.* та їх поширення на малі глибини. Проведено картографування донної рослинності Карадазького заповідника, описано 20 рослинних асоціацій, показано зміни їх складу та просторового розподілу. Показано витіснення цистозірової асоціації цистозірово - філофоровою. Описано три нові рослинні асоціації, в яких співдомінантами виступають зелені мезосапробні водорості. Показано значне зменшення біомаси та площі зростання фітоценозу морських трав роду *Zostera*. В ході сукцесій відбулася заміна *Z. marina* вузьколистого формою *Z. nolii* на малих глибинах і утворення у межах єдиної зостерової асоціації двох монодомінантних глибинних поясів. Побудовано узагальнені схеми сукцесій цистозірових фітоценозів, фітоценозів сциофільного ярусу та фітоценозів м'яких ґрунтів у регіоні. Показано, що сукцесії донної рослинності південно-східного Криму мають характер алогенних деградаційних. Показано, що значне погіршення умов освітлення та евтрофікація акваторії є головними рушійними факторами сукцесій

макрофітобентосу. Наведено анований список макрофітів південно-східного Криму, який налічує 185 видів водоростей із 3 відділів та 2 види квіткових рослин.

**Ключові слова:** донна рослинність, макрофітобентос, водорості - макрофіти, аlogenні деградаційні сухцесії, евтрофування, Чорне море, південно-східний Крим.

#### Аннотация

**Дикий Е.А. Сукцессии донной растительности шельфа юго - восточного Крыма.** - Рукопись. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.17 - гидробиология. - Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, 2007.

Описаны современное состояние и сукцессии в течение 1970 - 2006 гг. донной растительности шельфа юго - восточного Крыма. Показано, что Феодосийский залив подвержен наибольшему антропогенному воздействию, полуостров Метаном характеризуется наилучшей сохранностью коренных олиготрофных фитоценозов, а фитоценозы района Карадага подверглись трансформации средней степени. Построены сукцессионные ряды фитоценозов для пологого профиля дна и для вертикальных скальных субстратов. Показано, что на протяжении изучаемого периода биомасса макрофитобентоса района Карадага уменьшалась, в первую очередь за счет деградации бурых многолетников *Cystoseira crinita*, *C. barbata* и *Cladostephus verticillatus*. В то же время наблюдается увеличение в 2-4 раза биомассы *Ulva rigida* и видов рода *Cladophora* и их распространение на малые глубины. Проведено картографирование донной растительности Карадагского заповедника, описано 20 растительных ассоциаций, произрастающих за период исследований в районе Карадага, показаны изменения их состава и пространственного распределения. Показано вытеснение цистозировой ассоциации цистозирово - филлофоровой, которая со средних и больших глубин распространилась в мелководный пояс. Показано, что за изученный период сформировались три новые растительные ассоциации: цистозирово - филлофорово - ульвовая, филлофорово - ульвовая и стилофорово - кладофоровая; во всех новых ассоциациях субдоминантами выступают зеленые мезосапробные водоросли; другая ассоциация похожего типа - цистозирово - ульвовая, которая раньше встречалась только в Феодосийском заливе, расширила свой ареал до района Карадага. Эти ассоциации являются начальными стадиями аллогенной сукцессии в акваториях с возрастающим эвтрофированием. Показано, что в фитоценозе морских трав рода *Zostera* произошли значительные негативные изменения: площади, занятые zostерой в районе Карадага, уменьшились вдвое, биомасса zostеры уменьшилась втрое в районе Карадага и вдесятеро в Феодосийском заливе. В ходе сукцессии произошла замена *Z. marina* новым доминантой - *Z. noltii* на малых глубинах и формирование в пределах единой zostеровой ассоциации двух монодоминантных глубинных поясов. Показано, что сукцессии в акватории Карадагского заповедника привели к нарушению поясного распределения растительных ассоциаций и увеличению мозаичности в их распределении. Приведены свидетельства того, что значительное ухудшение условий освещенности является одним из главных факторов аллогенной сукцессии. Приведен аннотированный список макрофитов юго - восточного Крыма, включающий 185 видов водоростей из 3 отделов и 2 вида цветковых растений.

**Ключевые слова:** донная растительность, макрофитобентос, водоросли - макрофиты, алогенные деградационные сукцессии, эвтрофирование, Черное море, юго - восточный Крым.

#### Annotation

**Eugen A. Dyky. The bottom vegetation succession of shelf of South-Eastern Crimea.** - Manuscript. The thesis for obtaining science degree of candidate of biological science on speciality 03.00.17 - hydrobiology. - Institut of Hydrobiology National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, 2006.

In the paper describes the recent state and succession of ground vegetation of South-Eastern Crimea shelf for the period of 1970-2006. Successional series of phytocenoses for a flat structure of a ground and for vertical rocky substrata are plotted. It is shown that during studied period the biomass of macrophytobenthos of Karadag area decreased, first of all, due to degradation of brown perennial *Cystoseira crinita*, *C. barbata* and *Cladostephus verticillatus*. At the same time, the 2-4 times increase of *Ulva rigida* biomass and species of *Cladophora* is observed as well as their distribution to small depths. The map of ground vegetation of Karadag reserve was plotted, 20 vegetative associations that had been growing during the period of research in Karadag area were described, and the changes of their structure and spatial distribution were shown. Replacement of *Cystoseira* association by association of *Cystoseira-Phyllophora* is shown; and three new vegetative associations: *Cystoseira-Phyllophora-Ulva*, *Phyllophora-Ulva* and *Stylophora-Cladophora*, the subdominants of which are green mesosaprobic algae are described. It is also shown significant reduce of vegetation area and phytocenosis biomass of *Zostera* sea grass. In the course of succession *Z. marina* at shallow depths was replaced by new dominant - *Z. noltii*; and two monopotent deep zones within the limits of *Zostera* association were formed. It is demonstrated that the successions of bottom vegetation of South-Eastern Crimea are allogenic degradation in their nature; and the main moving factors of successions are eutrophication of water areas and decrease of water masses transparency. The annotated list of algae-macrophyta of South-Eastern Crimea, which number's 185 algae species of three Division and 2 species of Angiosperms is given.

**Keywords:** bottom vegetation, macrophytobenthos, macroalgae, allogenic successions, eutrophication, Black Sea, South-Eastern Crimea.

Підписано до друку 14.09.2007 р. Формат 60 х90 1/8.  
Гарнітура Times New Roman.  
Папір офсетний № 1 без вмісту кислоти. Друк офсетний.  
Умови, друк. арк. 0,9. Облік.-вид. арк. 0,9.  
Наклад 100 пр. Зам. 07-35.

Університетське видавництво ПУЛЬСАРИ.  
Адреса видавництва:  
04071, Київ-71, вул. Межигірська, 7/16д.  
Тел. (044) 425-12-75, 425-04-88.  
e-mail: [mail@pulsary.com.ua](mailto:mail@pulsary.com.ua) <http://www.pulsary.com.ua>

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи  
до Державного реєстру видавців,  
виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції,  
серія ДК № 585 від 5. 09. 2001 р.