



УДК 574.5/6(262.5):581.9

**Н. С. Костенко<sup>1</sup>**, канд. биол. наук, учен. секр., **Е. А. Дикий<sup>2</sup>**, ст. преп.,  
**А. А. Заклецкий<sup>2</sup>**, аспирант, **В. С. Марченко<sup>2</sup>**, аспирант

<sup>1</sup>Карадагский природный заповедник Национальной академии наук Украины, пос. Курортное,  
АР Крым, Украина

<sup>2</sup>Национальный университет «Киево-Могилянская академия», г. Киев

### МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СООБЩЕСТВАХ МАКРОФИТОБЕНТОСА РАЙОНА КАРАДАГА (КРЫМ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

*Описаны изменения сообществ макрофитобентоса района Карадага (Крым, Черное море) за период 1970 – 2005 гг.: смена видов-доминантов в фитоценозах, изменения общей биомассы растительности и биомассы ведущих видов. Приведены сукцессионные схемы. Проведена ординация растительных сообществ. Показаны отличия сукцессионных процессов в мелководной и глубоководной зонах шельфа.*

**Ключевые слова:** макрофитобентос, донная растительность, сообщества, сукцессии, многолетние изменения, фитоценозы, шельф, Карадаг, Черное море

Макрофитобентос является одним из основных компонентов прибрежных экосистем открытых морских побережий, заливов и бухт и играет важнейшую роль в их функционировании. Его изучение у юго-восточных берегов Крыма имеет более чем вековую историю. В районе Феодосии сборы водорослей проводили Г. Шперк в 1869 г., С. М. Переяславцева в 1878 г. [7], а в 1908 г. сборы – В. Н. Сарандинаки. Еще до организации Карадагской научной станции были начаты альгологические исследования непосредственно в районе побережья Карадага: в 1910 г. Киевское Общество Любителей Природы командировало П. Г. Емельяненко с целью выяснения вопроса о распределении флоры и фауны вдоль крымских берегов. Во введении к своей работе П. Г. Емельяненко выражает благодарность «прив.-доц. Московского унив. Т. И. Вяземскому, давшему мне приют в своем имении на берегу Карадага и способствовавшему моим исследо-

ваниям» [7]. В 1913 г. А. Александров посетил имение «Карадаг» доктора Т. И. Вяземского; в результате этой экспедиции были получены данные о распределении биоценозов, не потерявшие своей актуальности и сегодня. [7]. Значительный вклад в изучение альгофлоры района Карадага внесли Н. В. Морозова-Водяницкая, В. Н. Генералова, Е. И. Тренина [7], А. А. Калугина-Гутник [2 - 4], Н. С. Костенко [6 - 8], Н. С. Костенко, Е. А. Дикий [9]. Благодаря этим исследованиям, акватория Карадагского природного заповедника (809 га) является одним из наиболее хорошо изученных районов Черного моря. Видовой состав водорослей Карадагского природного заповедника достаточно полно охарактеризован в работах А. А. Калугиной-Гутник [3, 4], Н. С. Костенко [5, 6]. Морская флора заповедника насчитывает 182 вида водорослей-макрофитов и 1 вид сосудистых растений. Общее количество порядков зеленых, бурых и красных во-

дорослей у Карадага составляет 23, количество семейств – 46. Из них зеленые водоросли представлены 6 порядками и 9 семействами, бурые соответственно 10 и 19, красные – 7 и 18. Среди зеленых водорослей Карадага наиболее многочисленны представители сем. *Ulvaceae*, из которых 7 видов относятся к *Enteromorpha*, и сем. *Cladophoraceae*, включающего 6 видов *Chaetomorpha* и 9 *Cladophora*. Среди бурых водорослей, насчитывающих самое большое количество семейств, в наибольшей степени богаты видами роды *Ectocarpus* (5 видов), *Feldmannia* и *Entonema* (по 3 вида), *Cystoseira* (2). Большинство родов представлено 1 – 2 видами. Среди красных водорослей по количеству видов преобладают роды *Kylinia* (6 видов), *Ceramium* (11), *Polysiphonia* (9) и *Laurencia* (6). Остальные роды, так же, как и среди бурых водорослей, представлены 1 – 3 видами.

Прибрежная зона моря в последние десятилетия систематически подвергается загрязнению, что, прежде всего, сказывается на бентосных водорослях. При избытке загрязняющих веществ естественные процессы самоочищения могут не справляться с нагрузкой, что приводит к нарушению функционирования морских сообществ, вплоть до их гибели. Поэтому исследование трансформации сообществ макрофитобентоса в настоящее время становятся особенно актуальными [11]. Особо важным представляется отслеживание тенденций

долговременных сукцессионных изменений в сообществах макрофитобентоса: изменений видового состава, показателей продукции и биомассы, количественного соотношения различных видов в фитоценозе и т.д. Однако подобное исследование возможно только там, где в распоряжении исследователей есть достаточно полные данные о видовом составе и биомассе макрофитобентоса, собранные по однотипной методике в течение длительного периода; к сожалению, подобных долговременных полигонов на шельфе Черного моря очень немногочисленны. Карадагский заповедник является одним из наиболее полно изученных участков Крымского побережья, а благодаря заповедному статусу, считается эталонной акваторией Черного моря. По этой причине он был выбран нами для выяснения закономерностей долговременных процессов в сообществах макрофитобентоса данного региона.

**Материал и методы.** Материалом исследования послужили количественные пробы макрофитобентоса, собранные по методике [1]. Отбор проб осуществлялся водолазами при помощи рамки площадью 0.25 м<sup>2</sup> в четырехкратной повторности на глубинах 0.5, 1, 3, 5, 10, 15 и 20 м. Пробы отбирались на постоянных гидробиотанических разрезах вдоль побережья заповедника и прилегающих районов от мыса Мальчин (Коктебельская бухта) до бухты Лисьей (рис. 1).

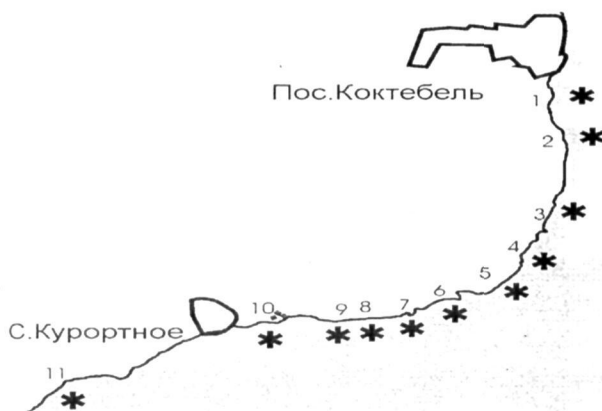


Рис. 1 Схема гидробиотанических разрезов в районе Карадага: 1) мыс Тупой, 2) бухта Лягушачья, 3) бухта Сердоликовая, 4) грот Ревущий, 5) грот Мышиная щель, 6) бухта Пограничная, 7) скала Иван Разбойник, 8) скала Кузьмичев камень, 9) Черный овраг, 10) мыс Биостанции, 11) Лисья бухта  
 Fig. 1. Scheme of hydrobotanic sections in the Karadag area: 1) cape Tupoy, 2) Bay Lyagushach'ya, 3) Serdolikovaya Bay, 4) Revushchiy grotto, 5) Myshinaya shchel' grotto, 6) Pogranichnaya Bay, 7) Ivan-Razboynik rock, 8) Kuz'michev kamen' rock, 9) Cherny ovrag, 10) Biostation cape, 11) Lis'ya bay

В каждой пробе определялись видовой состав макрофитов, количество и биомасса каждого вида. Первые 4 гидробиотанических разреза были заложены А. А. Калугиной-Гутник в 1970 г. и повторены в 1980 г. В 1983–84 гг., в связи с созданием заповедника, Н. С. Костенко была проведена детальная съемка макрофитобентоса и заложены 4 новых разреза. На отдельных разрезах пробы брались регулярно на протяжении 1980–1990-х годов. В 1995 г. Н. С. Костенко была полностью повторена гидробиотаническая съемка 1970, 1980 и 1984 гг., а затем она повторена авторами настоящей работы в 2002–2004 гг., тогда же были заложены 3 дополнительных разреза. Таким образом, для построения сукцессионных схем и выявления изменений в количест-

венном распределении макробентофитов были использованы данные 196 станций (784 количественных пробы), выполненных на 11 гидробиотанических разрезах за период 1970–2004 гг. Статистическая обработка данных осуществлялась при помощи программы Microsoft Excel. Сообщества выделялись по принятому в геоботанике доминантному принципу. Ординация растительных сообществ методом многомерного скалирования осуществлялась при помощи программы Statistic 6.0.

**Результаты и обсуждение.** Одним из интегральных показателей состояния донной растительности может служить распределение общей биомассы фитобентоса на глубинах 1–10 м (табл. 1, рис. 2).

Табл. 1 Многолетние изменения общей биомассы фитобентоса ( $г/м^2$ ) на глубинах 1–10 м  
Table 1 Long-term variations of total biomass of phytobenthos ( $г/м^2$ ) at a depth of 1–10 m

Район	1970 г.	1980 г.	1995 г.	2002 г.
Мыс Биостанция	3953.0	2890.0	3330.0	1696.7
Черный овраг	нет данных	нет данных	нет данных	1209.4
Кузьмичев камень	2850.0	3107.0	1958.0	1487.0
Бухта Сердоликовая	3073.0	1289.0	1905.0	600.7
Бухта Лягушачья	н.д.	н.д.	2080.0	653.4
Среднее	3292.0	2428.6	2318.0	1129.5

Примечание: За 1970-е и 1980-е годы использованы данные [3, 4]

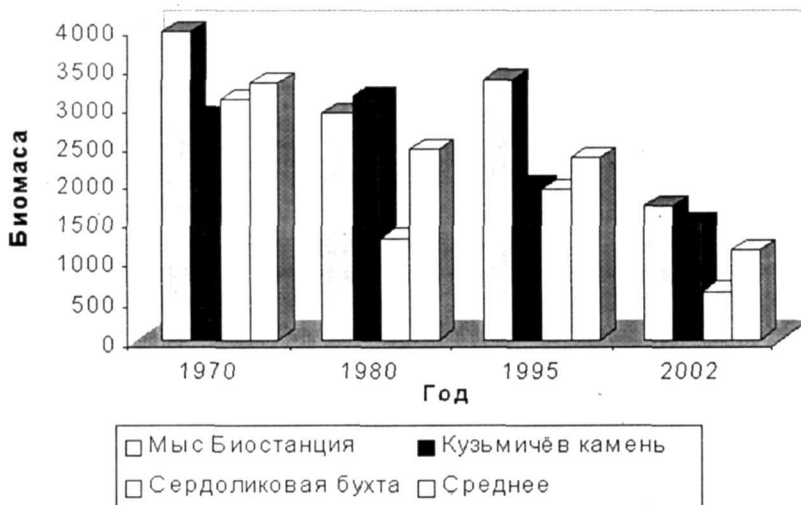


Рис. 2 Многолетние изменения биомассы фитобентоса ( $г/м^2$ )  
Fig. 2 Long-term variations of phytobenthos biomass ( $г/м^2$ )

Из табл. 1 следует, что на разрезах, выбранных для целей мониторинга, общая биомасса фитобентоса у мыса Биостанции с 1970 по 2002 гг. уменьшилась в 2.3 раза, в Сердоликовой бухте – в 5. На всей акватории заповедника с 1970 по 2002 гг. произошло уменьше-

ние биомассы макрофитов в 2.9 раза.

Основной вклад в динамику донной растительности вносят два вида цистозир. Характер многолетних изменений цистозир у Карадага показан в табл.2.

Табл. 2 Изменения биомассы (г/м<sup>2</sup>) видов цистозир по годам и глубинам в акватории Карадагского природного заповедника

Table 2 Variations of *Cystoseira* species biomass (g/m<sup>2</sup>) according to years and depths in water area of Karadag natural reserve

Глубины, м	Годы	Район исследования			
		Мыс Биостанции	Кузьмичев камень	Бухта Сердоликовая	Бухта Лягушачья
1	1970	2584.0	3204.0	3809.0	394.0
	1995	4080.0	1039.0	2157.0	2400.0
	2002	2044.0	3233.0	1289.0	н.д.
3	1970	5351.0	3649.0	1911.0	1658.0
	1995	2620.0	135.0	2857.0	2599.0
	2002	1938.0	73.0	469.0	1203.0
5	1970	2372.0	3132.0	2512.0	3359.0
	1995	887.0	1300.0	1201.0	1948.0
	2002	600.0	1012.0	05	388.1
10	1970	1214.0	1594.0	нет данных	532.0
	1995	0	0	0	0
	2002	199.0	0	2.25	0.13
15	1970	н.д.	-	нет данных	нет данных
	1995	57.0	-	6.4	0
	2002	10.0	-	0	0.3

У мыса Биостанции с 1970 по 2002 гг. биомасса цистозир на глубине 1 м уменьшилась незначительно (в 1.2 раза), на глубине 3 м – в 2.7 раза, на 5 м – в 3.9, а на глубине 10 м – в 6 раз. У Кузьмичева камня наиболее существенные изменения произошли на глубине 5 м – здесь биомасса цистозир с 1970 по 2002 гг. уменьшилась в 3 раза, на глубине 10 м после 1992 г. (экстремальный шторм) цистозира здесь уже не произрастала. Наиболее уязвимой в отношении изменений фитобентоса оказалась Сердоликовая бухта. Здесь на глубине 1 м с 1970 по 2002 гг. биомасса цистозир уменьшилась в 2.9 раза, на 3 м – в 4 раза, на глубине 5 м после 1995 г. цистозира исчезла. В бухте Лягушачьей на глубине 1 м наряду с цистозировыми фитоценозами произрастают дилофу-

совые (в их состав входит олигосапробный вид *Padina pavonica*), что обуславливает мозаичность донной растительности и широкий предел колебаний биомассы. На глубине 3 м произошло уменьшение биомассы цистозир в 1.3 раза, а на 5 м – в 8.6. На глубинах 10 и 15 м количественное участие цистозир менее 1 г/м<sup>2</sup>.

Обобщенные для глубин 1 – 10 м данные по изменению биомассы цистозир на глубинах 1 – 10 м приведены в табл.3 и на рис. 3. Из приведенных данных видно, что на всех глубинах прибрежного пояса отмечается уменьшение биомассы цистозир (кроме района Кузьмичева камня, где в 2002 г., по сравнению с 1995 г., за 10-летний период восстановительной сукцессии после шторма биомасса цистозир возросла в 2 раза).

Табл. 3 Изменения средней биомассы ( $г/м^2$ ) *Cystoseira crinita* на глубинах 1 – 10 м в акватории Карадагского заповедника

Table 3 Variations of *Cystoseira crinita* medial biomass ( $г/м^2$ ) in depth 1 – 10 m in water area of Karadag natural reserve

Район исследования	1970 г.	1980 г.	1995 г.	2002 г.
Мыс Биостанции	2997.0	1681.0	1343.0	1195.0
Кузьмичев камень	2905.0	1544.0	673.0	1439.3
Бухта Сердоликовая	2585.0	769.0	1049.0	440.0
Бухта Лягушачья	1706.0	нет данных	2174.0	530.4

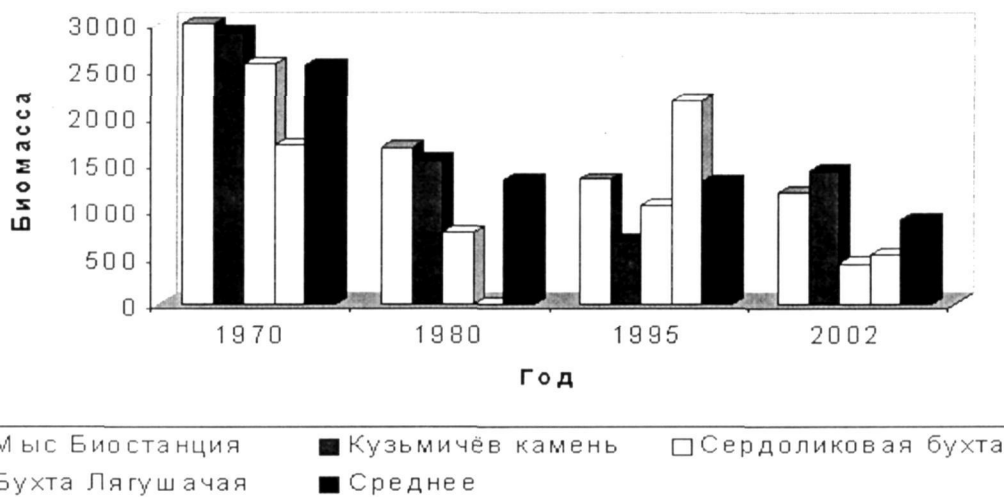


Рис. 3 Изменение средней биомассы *Cystoseira* sp. ( $г/м^2$ )  
Fig. 3. Variation of *Cystoseira* species average biomass ( $г/м^2$ )

На глубинах свыше 3 м произрастает багрянка филлофора (*Phyllophora nervosa*), входящая в состав цистозирово-филлофоровой и полисифониево-занардиниевой ассоциации. Табл. 4 дает представление об изменении биомассы филлофоры с 1970 по 2002 гг.

Динамику этого многолетнего вида наиболее полно можно проследить у мыса Биостанции. С 1970 по 2002 гг. на глубине 3 м биомасса филлофоры уменьшилась в 7 раз, на 5 м – в 300, на 10 м – в 77. На глубине 15 м близкие значения биомасс филлофоры были зарегистрированы в 1995 и 2002 гг.

У Кузьмичева камня на глубине 5 м произошло уменьшение биомассы филлофоры в 17.7 раза. На глубине 10 и 15 м в 2002 г. филлофора не произрастала. В Сердоликовой бухте в 2002 г. филлофора не зарегистрирована. На глубине 10 м биомасса филлофоры с 1995 по 2002 гг. уменьшилась в 3 раза, а на 52

глубине 15 м в 2002 г. вид не был зарегистрирован. В Лягушачьей бухте на глубинах 3 и 5 м в 2002 г. филлофора не произрастала, однако на глубине 10 м ее биомасса возросла, по сравнению с 1995 г., в 1.6 раза.

Сравнение средних данных по биомассе филлофоры на глубинах 1 – 10 м показывает, что с 1970 по 2002 гг. у мыса биостанции произошло её уменьшение в 72 раза, у Кузьмичева камня – в 11. В Сердоликовой бухте отмечены межгодовые колебания, а в Лягушачьей бухте биомасса филлофоры возросла в 2 раза.

В 1995 г. в заповедной акватории повсеместно было отмечено появление ульвы (*Ulva rigida*) – мезосапробной зеленой водоросли. Табл. 5 иллюстрирует распределение биомасса этого вида в сравниваемые годы.

Табл. 4 Изменение биомассы ( $г/м^2$ ) *Phyllophora nervosa* в акватории Карадагского природного заповедника с 1970 по 2002 гг.

Table 4 Variations of *Phyllophora nervosa* biomass ( $g/m^2$ ) in water area of Karadag natural reserve since 1970 till 2002

Глубины, м	Годы	Район исследования			
		Мыс Биостанции	Кузьмичев камень	Бухта Сердоликовая	Бухта Лягушачья
3	1970	85	32	-	21
	1980	62			
	1995	43	0	0	0
	2002	12	0	80	0
5	1970	664	318	47	381
	1980	127	нет данных	нет данных	нет данных
	1995	318	0	21	108
	2002	8.2	18	0	0
10	1970	18	65	-	-
	1980	271		нет данных	нет данных
	1995	21	0	41	249
	2002	24		3	415
15	1995	10	0	6	0
	2002	7	0	0	9
Среднее	1970	869	208	94	201
	1980	205	706	189	нет данных
	1995	127	0	31	178
	2002	12.8	18	41.5	41.5

Максимальная биомасса ульвы ( $1669 г/м^2$ ) зарегистрирована у м. Биостанции на глубине 0.5 м в 2002 г., где представлены мозаичные цистозирово-ульвовые фитоценозы. На глубине 1 м в 1995 г. в составе сообщества ульва не была отмечена, а в 2002 г. ее биомасса составила  $46.5 г/м^2$ , на глубинах 3, 10 и 15 м произошло уменьшение биомассы ульвы по сравнению с 1995 г. У Кузьмичева камня ульва присутствовала в фитоценозе в 2002 г. на глубине 0.5 м ( $16 г/м^2$ ), на глубине 1 м ее биомасса по сравнению с 1995 г. уменьшилась в 1.5 раза, на 5 м зарегистрировано появление ульвы в 2002 г., на 10 м ее биомасса уменьшилась в 9.6 раза. В Сердоликовой бухте биомасса ульвы была минимальной на глубинах 5 и 10 м и составила в 2002 г.  $0.5 г/м^2$ . В целом для акватории заповедника на глубине 1 м наблюдается возрастание биомассы ульвы в 4 раза, на глубине 3 м – в 2.9, на 5 м – в 2.7, на 10 м – в

1.8 и на глубине 15 м – уменьшение в 2.7 раза (рис. 4). На изученных разрезах биомасса ульвы с 1995 по 2002 гг. возросла в 2.2 раза (с 8.3 до  $18.8 г/м^2$ ), в основном за счет района мыса Биостанции, находящегося в неблагоприятных экологических условиях.

Пространственно-временное распределение фитоценозов в акватории Карадага показано в табл. 6. Как следует из приведенной схемы, наибольшие изменения в структуре донных фитоценозов за период 1970 – 2002 гг. произошли на глубине 1 м у мыса Биостанции, где цистозировый фитоценоз был трансформирован в цистозирово-ульвовый.

Наиболее существенные изменения фитобентоса для акватории в целом отмечены на глубине 10 м, где произошла смена цистозирово-филлофоровых фитоценозов филлофорово-ульвовыми (мыс Биостанции, Черный овраг, Кузьмичев камень).

Табл. 5 Изменение биомассы (г/м<sup>2</sup>) *Ulva rigida* в 1995 и 2002 гг.  
Table 5. Variations of *Ulva rigida* biomass (g/m<sup>2</sup>) in 1995 and 2002

Район	Глубины, м										
	1		3		5		10		15		20
	1995	2002	1995	2002	1995	2002	1995	2002	1995	2002	1995
Мыс Биостанции	0	46.5	16.1	8.1	9.7	12.2	22.5	1.5	28.3	4.0	2.0
Черный овраг	н.д.*	0	н.д.	18.3	н.д.	0	н.д.	16.0	н.д.	0	н.д.
Кузьмичев камень	25.9	8.6	0	н.д.	0	11.0	4.8	0.1	0	0	0
Бухта Пограничная	0	н.д.	1.0	н.д.	0.05	н.д.	14.8	0.5	11.2	0.5	0.5
Бухта Сердоликовая	0	0	1.0	0	0.5	0.2	2.2	0.1	0.6	0	0
Бухта Лягушачья ск. Иван-Разбойник	0.1	0	0	0	4.6	0	0.5	0.1	0.3	0	0.7
Мышинная щель							н.д.	5.0	н.д.	4.4	0
Ревущий грот								10.25	н.д.	3.1	
мыс Тупой								3.0	н.д.	1.1	
								6.1	н.д.	0	
Среднее	13.0	27.5	6.0	13.2	3.7	7.8	8.9	3.7	10.0	2.3	

Условные обозначения: н.д.\* - нет данных

В восточной части заповедной акватории (бухты Пограничная, Сердоликовая, Лягушачья) на глубине 10 м цистозировые фитоценозы сменились филлофоровыми. За период с 1970 по 2000 гг. наблюдалось постепенное снижение биомассы двух видов цистозир (*Cystoseira crinita* и *C. barbata*) в районе Кузьмичева камня до 22 раз (с 1594 г/м<sup>2</sup> в 1970 г. до 72.9 г/м<sup>2</sup> в 2000 г.), и освободившийся биотоп был заселен филлофорой, биомасса которой возрастала с 65 г/м<sup>2</sup> в 1970 г. до 714.6 г/м<sup>2</sup> в 2000 г. Особенно быстро исчезновение цистозир происходило в период восстановительной сукцессии с 1997 по 2000 гг. в районе Кузьмичева камня на глубине 10 м. Во вновь сформировавшемся фитоценозе появилась ульва. Однако следует отметить, что в открытой части заповедника у Ревущего грота на глубине 10 м в 2002 г. отмечены высокие зна-

чения биомасс олигосапробных видов *Codium vermilara* и *Nereia filiformis*, что свидетельствует о положительных тенденциях в развитии донных фитоценозов.

На глубине 15 м после шторма 1992 г. в районе Кузьмичева камня в период восстановительной сукцессии последовательно были представлены эктокарпусовые, керамиевые и полисифониево-эктокарпусовые фитоценозы. В Пограничной бухте ульвовый фитоценоз, отмеченный в 1998 г., сменился в 2000 г. полисифониево-занардиниевым, ранее характерным для этого биотопа.

На глубине 20 м наблюдается тенденция к смене полисифониево-занардиниевых фитоценозов филлофоровыми. Характерно высокое видовое разнообразие: здесь представлены водоросли, произрастающие в разных ассоциациях.





Продолж. табл. 6  
Table 6 (Contd)

глубина	фитоценоз/годы	1970	1980	1984	1990	1992	1993	1994	1995	1997	1999-2000	2002
1 м	Пограничная бухта								цистозировый	▲	дилофусовый	
3-5 м												
10 м			филофоровый			цистозировый	▲		цистозировый	▲	филофоровый	
15 м			нерейво-занардиневый		▲	шторм		полисифониево занардиневый	ульвовый	▲	толисифолиев занардиневый	
20 м			полисифониево занардиневый				▲	полисифониево занардиневый	филофорово цистозировый			
1 м	Сердоликская б-та											
3-5 м												
10 м			цистозиро во-филлофоровый				▲		филофоровый	▲		филофоровый
15 м							▲		полисифониево занардиневый	▲		полисифониево-кладофоровый
20 м									филофоровый			
1 м	бухта Лагушачья								цистозировый	▲		дилосуфовый
3-5 м												
10 м							▲		филофоровый	▲		филофоровый
15 м							▲		полисифониево занардиневый	▲		полисифониево занардиневый
20 м									филофоро-занардиневый			

Наибольшую устойчивость проявили цистозировые фитоценозы средних глубин (3 - 5 м), сохраняющие доминирующее положение в течение всего исследуемого периода; на малых глубинах (1 м) они в ряде случаев заменяются сообществами однолетников (*Dilophus fasciola*) либо сообществами с преобладанием зеленых водорослей. На больших глубинах они почти повсеместно вытеснены.

Наибольшую лабильность проявили глубоководные фитоценозы (10 - 15 м), где наблюдаются многочисленные замещения доминантов без какой-либо однозначной закономерности, что свидетельствует о многочисленности лимитирующих факторов в данном диа-

пазоне глубин (освещенность, трофность, субстрат и т.д.). Из всех глубоководных фитоценозов наиболее устойчивым является полисифониево-занардиниевый.

Ординация растительных сообществ методом многомерного скалирования позволяет объективно оценить степень сходства и различия фитоценозов между собой по видовому составу и биомассе видов. Результаты ординации фитоценозов шельфа Карадага и окрестностей по данным 1995 г. представлены на рис. 5, а по данным 2002 - 2004 гг. – на рис. 6.

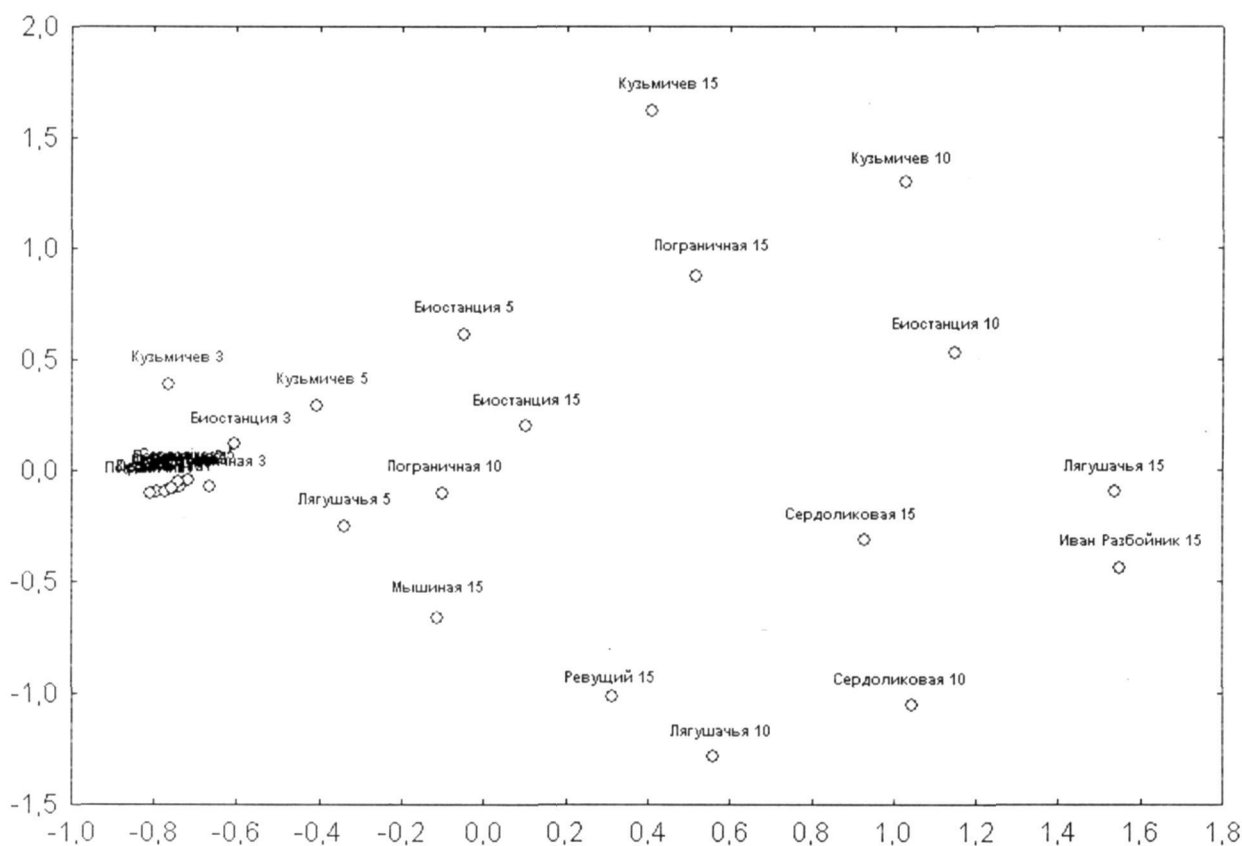


Рис. 5 Результаты ординации фитоценозов шельфа Карадага и окрестностей по данным 1995 г.  
 Fig. 5. Results of ordination of Karadag shelf phytocenosis and outskirts according to 1995 data



выпадают из мелководного кластера и занимают промежуточное положение между мелко- и глубоководными фитоценозами.

Сравнение изменений в фитоценозах, произошедших за исследуемый период, показывает, что степень трансформации фитоценозов закономерно возрастает с увеличением глубины. Наиболее сходны между собой сообщества девятилетних и двухтысячных годов на глубине 1 м, мало отличаются фитоценозы с глубины 3 м, существенно возрастают отличия на глубине 5 м, наиболее изменены сообщества на глубинах 10 и 15 м. Это также позволяет предположить воздействие на глубинные фитоценозы некоего лимитирующего фактора, действие которого существенно усилилось за последнее десятилетие.

**Выводы.** Изучение многолетних изменений донных фитоценозов района Карадага

подтвердило представления о том, что для побережья Крыма основной тенденцией является антропогенная деградация коренных цистозировых фитоценозов, прежде всего уменьшение биомассы цистозир. Одновременно выявлен ряд интересных тенденций, не описанных ранее. Прежде всего, показана зависимость степени и характера сукцессионных процессов от глубины произрастания сообщества. Существенные отличия тенденций изменения фитоценозов мелководья («цистозировый пояс») и глубоководного пояса пока не могут быть интерпретированы однозначно из-за отсутствия сравнимого материала из других районов Черного моря и должны стать предметом дополнительных исследований.

1. *Калугина А. А.* Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. - М.: Наука, 1969. - 105 с.
2. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос южного побережья Крыма и его фитогеографический состав // Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. - Изд-во Ростовского университета, 1973. - С. 50 - 68.
3. *Калугина\_Гутник А. А.* Донная растительность района Карадага и ее изменения за последние 20 лет // Биология моря. - 1976. - Вып. 36. - С. 3 - 17.
4. *Калугина-Гутник А. А.* Изменения донной растительности района Карадага за период 1970-1980 гг. // Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Черного моря. - Краснодар: Изд-во Кубанского ун-та, 1984. - С. 85 - 96.
5. *Костенко Н. С.* Фитобентос // Природа Карадага. - Киев: Наукова думка, 1989. - С. 163 - 176.
6. *Костенко Н. С.* Макрофитобентос // Карадагский природный заповедник. Летопись природы, 1997 / НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика. - Карадаг, 1998. - С. 9 - 12.
7. *Костенко Н. С.* Изучение фитобентоса Карадагского природного заповедника // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской научной станции. - Симферополь: Изд-во СОНАТ, 2001. - С. 135 - 142.
8. *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. - Симферополь, 2002. - Вып. 12. - С. 133 - 137.
9. *Костенко Н. С., Дикий Е. А.* Изменение донной растительности акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины за период 1970-2002 гг. // Екологічні проблеми Чорного моря: Мат. до 4-го Міжнар. Симп., 31 жовтня-1 листопада 2002 р., Одеса. - Одеса: ОЦНТЕІ, 2002. - С. 103 - 108.
10. *Маслов И. И.* Фитобентос прибрежного аквального комплекса у мыса Ай-Тодор (Черное море) // Альгология. - 2001. - 11, № 2. - С. 194 - 200.
11. *Мильчакова Н. А.* Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. - С. 152 - 208.

Поступила 15 декабря 2005 г.

**Багаторічні зміни в угрупованнях макрофітобентосу району Карадагу (Крим, Чорне море). Н. С. Костенко, Є. О. Дикий, О. А. Заклецький, В. С. Марченко.** Наведено опис змін в угрупованнях макрофітобентосу району Карадагу (Крим, Чорне море) за період 1970 - 2005 рр. Описано зміну видів-домінантів у фітоценозах, зміни загальної біомаси рослинності та біомаси домінуючих видів. Наведено сукцесійні схеми. Здійснено ординацію рослинних спільнот. Показано відмінності сукцесійних процесів у мілководній та глибоководній частинах шельфу.

**Ключові слова:** макрофітобентос, донна рослинність, угруповання, сукцесії, багаторічні зміни, фітоценози, шельф, Карадаг, Чорне море

**Long-term changes in macrophytobentos communities in the area of Karadag (Crimea, the Black Sea). N. S. Kostenko, E. A. Dykiy, A. A. Zakletsky, V. S. Marchenko.** The description of the changes in the macrophytobentos communities from the Karadag area (Crimea, the Black Sea) in the period of 1970 – 2005 is given. The changes of the dominant species in the phytocenoses, alterations of the general vegetation's biomass and the biomass of the leading species are described. The succession schemes are described. The ordination of the vegetative communities is carried out. The difference between the succession processes in the shallow-water and deep-water zones of the shelf is shown.

**Key words:** macrophytobentos, bottom-dwelling vegetation, communities, successions, long-term changes, phytocenosis, shelf, Karadag, Black Sea