

СУКЦЕСІЙНІ ЗМІНИ ДОННОЇ РОСЛИННОСТІ СКЕЛЬНИХ СУБСТРАТІВ АКВАТОРІЇ КАРАДАЗЬКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА НАН УКРАЇНИ (КРИМ, ЧОРНЕ МОРЕ)

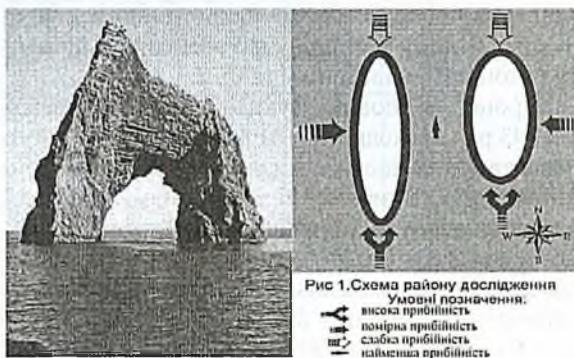
Простежено зміну якісного та кількісного складу водоростей-макрофітів на твердому субстраті скелі Золоті ворота (Крим, Карадаг) на глибинах від 0 до 15 м за період 1981–2002 рр. Встановлено хід відновної післяштормової сукцесії протягом 10 років. Показано закономірну зміну домінантів у фітоценозах, пов'язану зі зростанням трюфності середовища.

Ключові слова: Крим, Карадаг, водорості, макрофіти, фітобентос, біомаса, сукцесія, евтрофікація.

Протягом останніх десятиліть у Чорному морі спостерігаються антропогенні зміни донної рослинності. У масштабах всього моря відбувається деградація заростей цистозіри та інших олігосапробних видів водоростей. У Карадазькому природному заповіднику на основі багатолітніх досліджень макрофітобентосу виявлено головні тенденції розвитку донної рослинності цього регіону [10]. Особливе місце посідають дослідження рослинності скельних субстратів, де спостерігається компактне розташування фітоценозів, їх зміна за градієнтом глибини та освітлення. Макрофітобентос скельних субстратів є достатньо чутливим до антропогенних впливів [4]. Вивчення рослинності скельних субстратів у районі Карадагу проводилося Н. В. Морозовою-Водяницькою [12], В. Н. Генераловою [1], А. А. Калугіною-Гутник [5]. Детальні дослідження на прикладі скелі-острова Золоті ворота здійснено 1981 р. [7], 1993 р. – щоб оцінити наслідки руйнівного шторму [6] та 1998 р. – щоб встановити характер відновної сукцесії [11]. Мета нашого дослідження полягала в оцінці змін, що відбулися у структурі підводних фітоценозів на скелі Золоті ворота за 20-річний період (1981–2002).

Район дослідження

Скеля Золоті ворота розташована в акваторії Карадазького природного заповідника на відстані 85 метрів від берега Пограничної бухти, має вулканічне походження і складається із двох занурених у воду опор та надводної арки, що їх з'єднує (рис. 1). Таким чином, скеля має 6 сторін, що виходять до відкритого моря, та 2 сторони, що виходять до внутрішньої протоки між опорами. Глибина протоки – 8 м, глибини під опорами з боку відкритого моря – від 9 до 12 м. Умови зростання на різних сторонах Золотих воріт відрізняються за ступенем прибійності (рис. 1), при однаковому субстраті та складі води для південної експозиції характерна висока



прибійність, для східної та західної – помірно-висока, північної – слабка, для протоки всередині арки характерна найменша прибійність [3].

Матеріали та методи

На стандартних глибинах 0, 2, 6, 9, 12, 15 метрів за допомогою рамки площею 0,1 м² з мішком із мельничного газу було проведено відбір водоростей. Проби відбиралися на всіх 8 сторонах скелі. У 1998 та 2002 рр. вивчення структури та динаміки макрофітобентосу проводили по тій же мережі станцій, що і 1981 р. [7]. У 2002 р. ці зразки було оброблено. Для кожного виду визначалася біомаса з точністю до 1 г. Обробка даних здійснювалася за допомогою програми MS Excel.

Результати та обговорення

Завдяки різноманітним умовам освітленості та прибійності скелю-острів Золоті ворота характеризує багатий набір фітоценозів. На скелі представлено широкий видовий склад водоростей, який нараховує 58 таксонів (7 видів зелених, 10 бурих та 41 червоних) – майже 30 % всієї альгофлори заповідника. Серед них зустрічаються і рідкісні види водоростей, які були знайдені у різні роки Н. В. Морозовою-Водяницькою [12], В. Н. Генераловою [1], А. А. Калугіною-Гутник [5]. Список видів було доповнено дослідженнями Н. С. Костенко у 1981 та 1998 рр. та Є. О. Дикого у 2002 р.

Ще у 1981 р. підводну частину острівної скелі-арки Золоті ворота покривав густий шар макрофітів [7]. Дані з фітобентосу, що відносяться до 1981 р., є еталонними, оскільки відображають структуру фітоценозів на початковому етапі функціонування заповідника. Штормові хвилі

1992 р. видалили водорості та мідії, що росли там. Влітку 1993 р. підводна частина ще не була заселена мешканцями (табл. 1), проте маленькі рештки мідійних поселень все ж таки збереглися. Загальна біомаса макрофітобентосу за період 1981–2002 рр. представлена в табл. 1.

Таблиця 1. Біомаса макрофітобентосу на скелі Золоті Ворота (1981–2002)

Глибина, м	Експозиція	Біомаса водоростей у 1981 р., кг/м ²	Біомаса водоростей у 1993 р., кг/м ²	Біомаса водоростей у 1998 р., кг/м ²	Біомаса водоростей у 2002 р., кг/м ²
0–12	Південна	1,6	0	0,49	0,824
0–15	Західна	0,57	0	1,77	0,6
0–9	Східна	1,32	0	2,57	1,0
0–6	Північна	0,9	0	1,9	0,2
0–9	Внутрішні (протока)	0,27	0	–	0,46

Зіставлення даних 1981, 1998 та 2002 рр. дає уявлення про просторово-часову динаміку фітоценозів. Схему розподілу фітоценозів за роками та глибинами наведено у табл. 2.

Процес відновної сукцесії, що відбувався з 1993 р., проходив в умовах антропогенного навантаження, що має місце в прибережній зоні заповідника. У зв'язку зі зростанням трофності середовища було порушено структуру фітоценозів на скелі Золоті ворота. У 1998 р., порівняно з 1981 р., загальна біомаса фітобентосу у помірно-прибійному біотопі збільшилася у 1,9–3 рази і в слабко-прибійному – у 2 рази. У 2002 р. загальна біомаса фітобентосу в обох цих біотопах набула значень, близьких до показників 1981 р. Це може свідчити про завершення відновної сукцесії і встановлення рівноважного стану, в нормі характерного для даного біоценозу. Одночасно відбулася структурна перебудова фітоценозів. Це відобразилося перш за все у зниженні видового біорозмаїття і зміні видів домінантів.

На вертикальній поверхні скель спостерігається поясний розподіл рослинності. У 1981 р. до домінуючих на скелі Золоті ворота належали такі фітоценози: лауренцієвий (глибина 0 м), цистозіровий (глибина 0–2 м), апоглосумовий (глибина 0–2 м), кораліновий (глибина 6–15 м), філофоровий (глибина 6–12 м), кладостефусовий (глибина 2–9 м) (див. табл. 2). У 1993 р. після руйнівного шторму (15.11.1992) водоростей на скелі не було на всіх глибинах, пізніше розпочався процес відновної сукцесії. У 1998 р. під час сукцесії частково відновилися зарості цистозіри на глибинах 0–2 м на освітлених експозиціях зі східного та північного боків арки.

На глибині 6 м на місці коралінових фітоценозів, що зростали у 1981 р., до 1998 р. сформувалися фітоценози із домінуванням *Polysiphonia elongata*: полісифонієво-ульвовий, полісифонієво-апоглосумовий, полісифонієво-лауренцієво-ульвовий, а також цистозірово-ульвовий фітоценоз із домінуванням *Cystoseira crinita* на східно-му боці арки.

На глибині 9 м на місці коралінового фітоценозу сформувався полісифонієво-ульвовий, а на місці філофорово-коралінового – філофорово-

ульвовий. Кодієво-філофоровий фітоценоз до 1998 р. був замінений ульвовим.

На глибині 12 м кораліновий та кодієво-філофоровий фітоценози замінені філофорово-ульвовими. На глибині 15 м кораліновий фітоценоз так само замінено філофорово-ульвовим.

Зйомка 2002 р., яка в точності повторила зйомку 1981 р., показала, що лауренцієвий фітоценоз, що зростав на урізі води з північного боку західної арки, повністю відновився.

На місці цистозірового фітоценозу, поміченого у 1981 р. на урізі води з південного боку західної арки, до 2002 р. сформувався цистозірово-філофоровий. Такий фітоценоз є нетиповим для малих глибин, тим більше на освітленій стороні. Можливо, його поява пов'язана зі збільшенням у воді вмісту зважених часток, що викликало зменшення освітлення.

Цистозірові фітоценози біля урізу води із західного та східного боків до 2002 р. відновилися. Цистозіровий фітоценоз на північній експозиції східної арки до 2002 р. змінився на полісифонієво-апоглосумовий.

На східній експозиції на глибинах 0–2 м цистозірові фітоценози замінено цистозірово-ульвовими, які тепер домінують на глибині 2 м. Апоглосумові фітоценози на глибині 2 м замінені полісифонієво-ульвово-апоглосумовими на затіненій північній експозиції західної арки та на цистозірово-ульвовий та лауренцієво-церамієвомий.

Кладостефусові фітоценози на глибині 2 м були до 2002 р. замінені цистозірово-апоглосумовими на південній експозиції східної арки та полісифонієво-ульвово-апоглосумовими у протокі між опорами.

Філофорові фітоценози, що росли на глибині 6 м, до 2002 р. були замінені полісифонієво-ульвовим, полісифонієво-кораліновим та цистозірово-ульвово-кораліновим. Після 1998 р. на глибині 6 м полісифонієво-ульвовий фітоценоз трансформувався у цистозірово-ульвовий, полісифонієво-апоглосумовий – у полісифонієво-ульвовий, полісифонієво-лауренцієво-ульвовий – у ульвово-апоглосумовий, цистозірово-ульвовий – на філофорово-ульвовий.

Таблиця 2. Розподіл фітоценозів на скелі Золоті ворота за роками та глибинами

Глибина, м	Роки	Е К С П О З И Ц І Я (Експозиція – Опора)									
		Північ-Захід	Півден.-Захід	Захід-Захід	Схід-Захід (протока)	Північ-Схід	Південь-Схід	Захід-Схід (протока)	Схід-Схід		
0	1981	лауренцієвий	цистозіровий	цистозіровий	цистозіровий	цистозіровий	цистозіровий	апоглюсумовий	лауренцієво-апоглюсумовий		
	1998			церамієвий					цистозіровий		
	2002	лауренцієвий	цистозірово-філофоровий	цистозіровий	цистозіровий	полісифонієво-апоглюсумовий	цистозірово-лауренцієвий	полісифонієво-ульово-апоглюсумовий	цистозірово-ульовий		
2	1981	апоглюсумовий	цистозіровий	цистозіровий	апоглюсумовий	апоглюсумовий	кладостефусовий	кладостефусовий	цистозіровий		
	1998			цистозірово-ульовий		цистозіровий			цистозіровий		
	2002	полісифонієво-ульово-апоглюсумовий	цистозірово-ульовий	полісифонієво-лауренцієво-ульовий	цистозірово-ульовий	лауренцієво-церамієвий	цистозірово-апоглюсумовий	полісифонієво-ульово-апоглюсумовий	цистозірово-ульовий		
6	1981	філофоровий	кораліновий	кораліновий	кораліновий	кладостефусовий	філофоровий	філофоровий	кораліновий		
	1998		полісифонієво-ульовий	полісифонієво-апоглюсумовий		полісифонієво-лауренцієво-ульовий			цистозірово-ульовий		
	2002	полісифонієво-ульовий	цистозірово-ульовий	полісифонієво-кодівсво-ульовий	ульово-кораліновий	ульово-апоглюсумовий	цистозірово-ульово-кораліновий	полісифонієво-кораліновий	філофорово-ульовий		
9	1981	рослинність відсутня	кодівсво-філофоровий	кораліновий	кораліновий		кораліновий	кладостефусовий	філофорово-кораліновий		
	1998		ульовий	полісифонієво-ульовий					філофорово-ульовий		
	2002	полісифонієво-ульовий	ульовий	ульовий	філофорово-ульовий		філофорово-ульовий	ульовий	філофорово-ульовий		
12	1981		кодівсво-філофоровий	кораліновий			філофоровий				
	1998		філофорово-ульовий	філофорово-ульовий							
	2002		філофорово-ульовий	філофорово-ульовий			філофорово-ульовий				
15	1981			кораліновий							
	1998			філофорово-ульовий							
	2002			замулення							

На глибині 9 м, як у 1998 р., так і у 2002 р., зростали ульвові фітоценози. В ульвовій трансформувалися полісифонієво-ульвовий, так і кладостефусовий фітоценози. Філофорово-ульвовий фітоценоз із 1998 р. до 2002 р. не змінився. Коралінові фітоценози, що існували на цій глибині у 1981 р., до 2002 р. замінені філофорово-ульвовими.

На глибині 12 м, як у 1998 р., так і 2002 р., зростали філофорово-ульвові фітоценози.

Таким чином, відновлення донної рослинності на скелі Золоті ворота після руйнівного шторму 1992 р. відбувалося у змінених умовах, тому при відновленні рослинного покриву не відбулося відтворення більшості фітоценозів, а сформувалися нові, краще адаптовані до нових характеристик середовища.

Особливо цікаво простежити розподіл водоростей та структуру фітоценозів на окремих експозиціях, оскільки вони відбивають вплив різноманітних умов зростання на процес відновної сукцесії.

На західній стороні західної арки на урізі води (0 м) у 1981 р. зростав цистозірово-лауренцієвий фітоценоз. Загальна біомаса становила 673 г/м². У 1998 р. в цьому самому біоценозі спостерігався лише монодомінантний керамієвий фітоценоз з біомасою 1500 г/м², що характерно для мезотрофного середовища. У 2002 р. відновився цистозіровий фітоценоз, що ріс тут раніше. На глибині 2 м структура цистозірового фітоценозу дещо змінилася. З 1981 р. по 1998 р. частка домінуючого роду *Cystoseira* зменшилася з 50 % до 37 %. Зі складу спільноти випали олігосапробні види родів *Cladostephus*, *Corallina* та *Lomentaria*. Друге місце за біомасою посіли *Laurencia* (39,4 %); з'явилася багрянкя *Polysiphonia elongata*. У 1998 р. на цій глибині ріс цистозірово-ульвовий фітоценоз, що у 2002 р. був замінений на полісифонієво-лауренцієво-ульвовий.

На глибинах 6–15 м у 1981 р. спостерігався так званий кораліновий пояс. Згодом з коралінової спільноти випали олігосапробні види *Laurencia*, *Ceramium*, *Cladophora*, *Cladostephus*, тобто відбулася перебудова структури, що відповідала евтрофному середовищу. У 1998 р. на глибині 6 м з'явився полісифонієво-апогосумовий фітоценоз. У 2002 р. тут було зареєстровано полісифонієво-кодієво-ульвовий фітоценоз.

На глибині 9 м у 1981 р. *Corallina* становила 81,5 % біомаси спільноти. У 2002 р. її роль знизилася до 15,6 %. Домінантними стали зелені мезосапробні водорості *Ulva rigida* (54,6 % за біомасою), з'явилися *Cladophora albida* та *Polysiphonia elongata*. Полісифонієво-ульвовий фітоценоз змінився на ульвовий.

На глибині 12 м на місці коралінового фітоценозу 1981 р. у 1998 р. зростав філофорово-ульво-

вий. Його біомаса зросла з 357 г/м² у 1981 р. до 3814 г/м² у 1998 р. Відбулася зміна видового складу водоростей. З біотопу зникли *Corallina*, *Polysiphonia subulifera*, *Ceramium*. Структуру спільноти визначала *Phyllophora nervosa*, *Polysiphonia elongata*, *Cladophora*. У 2002 р. на цій глибині спостерігався філофорово-ульвовий фітоценоз.

На глибині 15 м у 1981 р. кількісна участь кораліни становила 92,7 %, а у 1998 р. вона впала до 2,4 %. Біомаса філофорово-ульвового фітоценозу, що з'явився на цій глибині, досягла 2028 г/м². У 2002 р. у зв'язку з інтенсивним замулюванням водорості на цій глибині вже не росли.

На південній стороні західної арки у 1981 р. на глибині 0 м ріс цистозіровий фітоценоз, а в 2002 р. — цистозірово-філофоровий. На глибині 2 м у 1981 р. ріс цистозіровий фітоценоз, а у 2002 р. — цистозірово-ульвовий. У 1998 р. зйомки на цих глибинах не проводилися (лише на станціях 6, 9, 12 м). У 1981 р. на глибині 6 м домінантом спільноти була *Corallina* (53,8 %), на другому місці — *Ulva rigida* (17,7 %). У 1998 р. переважали *Ulva rigida* (39,5 %), *Laurencia* (27,6 %) та *Polysiphonia elongata* (25,9 %). Кораліновий фітоценоз після 1981 р. трансформувався у полісифонієво-ульвовий. Біомаса при цьому зросла у 3 рази (з 353 г/м² до 985 г/м² у 1998 р.). У 2002 р. на цій глибині зростав цистозірово-ульвовий фітоценоз.

На глибині 9 м у 1981 р. розташовувався олігосапробний кодієво-філофоровий фітоценоз. Під час обстеження субліторалі у 1995 р. *Codium vermilara* у заповіднику практично не зустрічався. Цього виду не було і на Золотих воротах у 1998 р. Із спільноти також випали *Cladostephus verticillatus*, *Polysiphonia elongata*, роди *Gelidium*, *Corallina*, *Laurencia*, *Cystoseira*, що пов'язано з підвищенням евтрофуванням середовища. До 1998 р. в цьому біотопі сформувався ульвовий фітоценоз із включенням у нього видів родів *Ectocarpus* та *Cladophora*, що є індикаторами органічного забруднення. Слід зазначити, що у 1981 р. *Ulva* на глибині 9 м не зустрічалася. У 2002 р. на цій глибині спостерігався яскраво виражений ульвовий фітоценоз.

На глибині 12 м у 1981 р. ріс той самий, що і на глибині 9 м, кодієво-філофоровий фітоценоз. У 1998 р. тут вже була представлена філофорово-ульвова спільнота, в якій було зареєстровано найбільшу для Золотих воріт біомасу *Ectocarpus* — 68,3 г/м². Слід зазначити, що ще у 30 pp. XX ст. [12] *Ectocarpus* у районі Золотих воріт не зустрічався. Але *Ectocarpus confervoides* згадується у списку В. Генералової [1]. У 2002 р. на цій глибині зберігався філофорово-ульвовий фітоценоз.

На південному боці східної арки на глибині 0 м помітно зменшилася кількість цистозіри, цистозірову асоціацію заміщено лауренцієво-цистозіровою; на глибині 2 м повністю зникли олігосапробні бурі водорості *Cladostephus verticillatus*, кладостефусо-апоглосумова асоціація заміщена апоглосумово-цистозіровою. На глибині 6 м філофорова асоціація заміщена кораліново-гелідіумовою. Філофорова асоціація повністю відновилася на глибині 12 м і вперше сформувалася на глибині 9 м.

Північна сторона звернена до Погранічної бухти. На *північній стороні західної арки* на глибині 0 м, як у 1981 р., так і у 2002 р., спостерігався фітоценоз з очевидним домінуванням *Laurencia*. На глибині 2 м апоглосумовий фітоценоз 1981 р. замінився на полісифонієво-апоглосумово-ульвовий. На глибині 6 м філофоровий фітоценоз змінився з 1981 р. на полісифонієво-ульвовий фітоценоз, який сягнув глибини 9 м.

На *північній стороні східної арки* у 1981 р. на глибині 0 м було розташовано цистозіровий фітоценоз, а у 2002 р. на цьому місці вже ріс полісифонієво-апоглосумовий фітоценоз.

У 1981 р. на глибині 2 м ріс апоглосумовий фітоценоз з невеликим набором видів, а у 1998 р. тут ріс цистозіровий фітоценоз, у складі якого були *Polysiphonia elongata* та *Ulva rigida*. Порівняно з 1981 р. біомаса зросла вдвічі (з 850 до 1998,9 г/м²). Дослідження 2002 р. виявили на цій станції лауренцієво-церамієвий фітоценоз.

На глибині 6 м у 1981 р. ріс кладостефусовий фітоценоз. У 1998 р. роль домінанта змінилася і стала належати роду *Laurencia* (34 %) та *Polysiphonia elongata* (22,6 %), тобто сформувався полісифонієво-лауренцієво-ульвовий фітоценоз з біомасою 1816,5 г/м², що у 2 рази перевищує кількісні показники спільноти у 1981 р. Вищезгаданий фітоценоз до 2002 р. трансформувався в ульвово-апоглосумовий, що свідчить про зростання трофності середовища.

Східна сторона східної арки Золотих воріт звернена до відкритої та глибокої частини акваторії. На цій експозиції на глибині 0 м у 1981 р. ріс лауренцієво-апоглосумовий фітоценоз з біомасою 390 г/м². У 1998 р. тут сформувався цистозіровий фітоценоз з приблизно однаковими долями участі цераміуму (48,5 %) і цистозіри (47,8 %). У 2002 р. ми тут зареєстрували вже цистозірово-ульвовий фітоценоз.

На глибині 2 м в цистозіровому фітоценозі з 1981 по 1998 рр. зменшилася кількість супутніх видів. При цьому біомаса цистозіри зросла у 7,6 раза. Загальна біомаса фітоценозу змінилася з 445 г/м² у 1981 р. до 3520 г/м² у 1998 р. У 2002 р. цистозірова асоціація трансформувалася у цистозірово-ульвову.

На глибині 9 м у 1981 р. ріс філофоро-кораліновий фітоценоз. Однак згодом кораліну перемістила на третій план *Ulva rigida*, яка у 1998 р. становила 13,6 % від загальної біомаси. Кількісна участь філофори за 17 років суттєво зросла з 46,8 % до 84,4 %, у той же час видове різноманіття фітоценозу зменшилося, хоча біомаса змінилася незначно – з 3504 г/м² у 1981 р. до 3673 г/м² у 1998 р. У 2002 р. філофорово-ульвовий фітоценоз розширив свій ареал до глибини 8 м. Таким чином, філофора витісняє цистозіру і на глибинах 6–8 м формується стійка філофорово-ульвова спільнота.

Протока між арками відрізняється своєрідним гідрологічним режимом та підвищеним затіненням. На *східній стороні протоки* на глибинах 0 та 2 м не відбулося зміни домінантів, хоч на глибині 2 м цистозіровий фітоценоз замінився на цистозірово-ульвовий; при цьому загальна біомаса фітоценозу зросла у 3–4 рази. На глибині 6 м лауренцієво-кораліновий фітоценоз замінено кораліново-ульвовим, а на глибині 9 м утворився філофоровий фітоценоз із біомасою в десятки разів більшою, ніж до шторму. На західній стороні протоки відбулася заміна майже всіх оліготрофних фітоценозів на угруповання з явним домінуванням *Ulva rigida*; так само майже всюди загальна біомаса спільноти помітно зросла.

Підсумовуючи дані щодо характеру змін, що відбулися протягом цих років, слід підкреслити, що за післяштормовий період (1993–2002) у верхній частині субліторалі (на глибині 0–6 м) Золотих воріт відновилися зарості цистозіри. У 1981 р. максимальна біомаса цистозіри сягала 4400 г/м² і була сконцентрована на глибині 1 м на схилі західної експозиції, нижня межа поширення виду доходила до глибини 9 м, в той час як у 1998 р. ця межа сягала лише 6 м і до 2004 р. не поглибилася. Максимальна біомаса у 2002 р. становила 1620 г/м² на глибині 2 м, тобто біомаса цього виду помітно зменшилася порівняно із доштормовою.

У 1981 р. глибини 2–15 м були ареалом росту червоної водорості кораліни з проєктивним покриттям 80–100 %. Максимальна біомаса кораліни на глибині 9 м на схилі східної експозиції у 1981 р. сягала 1650 г/м². У 2002 р. її біомаса зменшилася у десятки, а іноді й у сотні разів; її максимум становив 250 г/м² на глибині 6 м.

У 1998 р. домінуюче становище у біотопі кораліни зайняли *Ulva rigida*, *Polysiphonia elongata*, *Cladostephus verticillatus*. Поява ульви у таких кількостях пов'язана з хронічною антропогенною евтрофікацією. Хоча у 1930-ті рр. ульва поблизу Золотих воріт не зустрічалася [12], проте у 1950-ті рр. ульва вже з'явилася в цьому районі [1], а у 1992 р. А. А. Калугіна-Гутнік [5] зазначала, що ульву можна спостері-

гати тут цілий рік на вертикальних скелях на глибині 0–10 м. У 1981 р. на Золотих воротах максимальна біомаса ульви була близько 50 г/м², а у 1998 р., на глибині 12 м західної експозиції вона становила 1097 г/м². За період 1981–1998 рр. на західному схилі середня за глибинами біомаса ульви зросла у 37,7 раза (з 11,5 до 433,9 г/м²), що є переконливим свідченням зростання трофності середовища. У 2002 р. ульва зустрічалася у всіх тих біотопах, де її було знайдено у 1998 р. Значення її біомаси у 2002 р. залишалося на рівні 1998 р., тобто можна стверджувати, що цей вид досягнув стабільного положення у біотопі.

У зв'язку зі зміною структури фітоценозів та зростанням евтрофікації відбулося збільшення кількості багрянки *Polysiphonia elongata*. Ареалом поширення цієї водорості у 1981 р. були глибини від 2 до 9 м. У 1998 р. *Polysiphonia elongata* зустрічалася у діапазоні глибин 2–15 м. З 1981 по 1998 рр. на окремих горизонтах біомаса полісифонії зросла у 2–10 разів. Як у 1981, так і у 1998 р., екологічний оптимум цієї водорості відповідав глибині 6 м північної експозиції скелі (яка часто перебуває в тіні берегових скель, тобто характеризується низькими значеннями освітленості). У 2002 р. цей вид також зустрічався на глибинах від 0 до 9 м.

Червоні олігосапробні водорості *Lomentaria clavullosa* у 1981 р. зустрічалися на глибині 0–2 м на всіх експозиціях скелі Золоті ворота. Максимальні значення її біомаси сягали 40 г/м². У 1998 та 2002 рр. вид не було зареєстровано, тобто в процесі відновної сукцесії він повністю вивав з фітоценозу.

Червоний олігосапробний вид *Laurencia obtusa* зустрічався біля скелі Золоті ворота ще у 30-ті роки ХХ ст. [12]. Зокрема, В. Н. Генералова зазначала, що *Laurencia obtusa* входить до складу цистозірно-лауренцієвих фітоценозів Карадагу [2]. Максимальна біомаса *Laurencia obtusa* у 1981 р. біля західної експозиції становила 280 г/м² на глибині 0 м, а у 1998 р. на цій же ділянці скелі, тільки на глибині 2 м, біомаса досягала 680 г/м². У 2002 р. *Laurencia* зустрічалася в діапазоні глибин від 0 до 6 м із максимальною біомасою 300 г/м², тобто можна стверджувати, що ці водорості відновили своє становище у біоценозі.

Серед бурих водоростей олігосапробний вид *Cladotephus verticillatus* у 1981 р. зустрічався на глибинах 0–9 м. Максимальна біомаса виду становила 704,3 г/м² на глибині 2 м біля північної експозиції. У 1998 р. на глибині 6 м біомаса цього виду сягала 205 г/м², а з глибини 2 м північної та східної експозиції, 6 м західної та 9 м південних та східних схилів арки ця водорість зникла. У 2002 р. кладостефус помічено на глибинах від

0 до 9 м, однак він зустрічається лише на трьох експозиціях, і біомаса його ніде не перевищує 100 г/м². У цілому значення цього виду дуже зменшилося.

Червоні водорості *Phyllophora nervosa* характерні для середніх та великих глибин Чорного моря. У 1981 р. вони зустрічалися на Золотих воротах на глибинах від 6 до 15 м із максимальною біомасою г/м². У 1998 та 2002 рр. вони зустрічалися на всіх експозиціях із максимальною біомасою 3100 та 2300 г/м² відповідно. При цьому помітно змінилося її поширення на глибині – *Phyllophora nervosa* зникла на деяких максимальних глибинах, де відбулося повне замулення скельного субстрату, і поширилася значно ближче до поверхні. У 2002 р. її вперше було знайдено на глибині 0 м (біомаса сягала 700 г/м²), а максимум біомаси спостерігався на глибині 2 м. Така зміна просторового розподілу філофори свідчить про суттєве погіршення умов освітлення, оскільки вона є сціофільним видом.

Індикатором змін трофності середовища є не тільки полісапробна водорість *Ulva rigida*, а й *Cladophora albida*. У 30-ті роки ХХ ст. цей вид зеленої водорості не було зареєстровано біля скелі Золоті ворота [12]. На початку 50-х років В. Н. Генералова [1] писала про декілька видів кладофор у цьому районі, зокрема про те, що рідкісний вид *Cladophora vadorum* росте тільки на скелі Золоті ворота [5]. У 1981 р. максимальна біомаса кладофори (11 г/м²) була зафіксована біля західної експозиції на глибині 6 м. У 1998 р. на глибині 9 м на цій же експозиції біомаса кладофори становила вже 44 г/м². Цей вид опанував глибини 6–12 м південної стінки арки та 9–15 м західної експозиції. У 2002 р. *Cladophora* зустрічалася на всіх без винятку експозиціях, біомаса її сягала 50 г/м². Можна стверджувати, що цей вид став постійним компонентом досліджуваного біоценозу, а його біомаса стабілізувалася.

Показником органічного забруднення вод також є елімінація олігосапробного виду зелених сифонових водоростей *Codium vermillara*. Ще у 1984 р. ці водорості були поширені на глибинах 15–20 м, а вже у 1994 р. в цьому діапазоні глибин її вже не зустрічали [9]. У 2002 р., після перерви в 19 років, кодіум було знову знайдено на Золотих воротах, що свідчить про процеси самоочищення у досліджуваній акваторії, однак масовим цей вид так і не став.

Аналіз даних щодо складу наскельних фітоценозів Золотих воріт до шторму та після 10 років відновної сукцесії свідчить, що під час повторного заселення субстрату відбулися заміни попередніх домінантів новими, краще

адаптованими до підвищеного вмісту біогенних речовин та зниженого освітлення. Продовження евтрофікації заповідної акваторії є негативним процесом, внаслідок чого шельф Карадагу втрачає свою біорізноманітність.

У відборі проб фітобентосу брав участь во-
долаз В. В. Тимчишин, у їх камеральній обробці брали участь студенти кафедри екології та кафедри біології НаУКМА. Всім їм автори вдячні за безкорисливу допомогу в дослідженні.

1. Генералова В. Н. Водоросли Чёрного моря района Карадагской Биологической Станции // Труды Карадагской Биологической Станции. – 1950. – Т. 10. – С. 106–148.
2. Евстигнеева Н. К. Сезонная морфодинамика слоевищ некоторых видов лаурениции, структура их популяций и сообществ в Чёрном море / Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1986. – 25 с.
3. Запка В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря. – К.: Наукова думка, 1990. – 208 с.
4. Зайцев Ю. П. Морские гидробиологические исследования Национальной академии наук Украины в 90-е годы XX столетия. Шельф и приморские водоёмы Чёрного моря // Гидробиологический журнал. – 1998. – Т. 34. – № 6. – С. 3–21.
5. Калужина-Гуцник А. А. Водоросли-макрофиты // Флора и фауна заповедников. Водоросли, грибы, мохообразные Карадагского заповедника. – М., 1992. – С. 19–35.
6. Клюкин А. А., Костенко Н. С. Воздействие экстремальных штормов на рельеф и прибрежные сообщества эубентоса Крыма // Гидробиологические исследования в заповедниках. Проблемы заповедного дела. – М., 1996. – Т. 8. – С. 140–150.
7. Костенко Н. С. Стисекологічні ряди фітоценозов субліторалі скали Золоті ворота Карадага (Чорне море) // Біологія шельфових екосистем Мірового океана. Тезиси доповідей Другої всеукраїнської конференції по морській біології. – Владивосток, 1982. – Т. 1. – С. 33–34.
8. Костенко Н. С. Многолетние антропогенные изменения макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающей акватории // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других природных территорий Украины, изучение и охрана: Материалы научно-практической конференции, посвящённой 75-летию Крымского заповедника. – Алушта, 1998. – С. 51–53.
9. Костенко Н. С. Природные и антропогенные изменения донной растительности района Карадага за последние 25 лет // Роль охороняемых природных территорий у збереженні біорізноманіття: Матеріали конференції, присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника, Канів, 8–10 вересня 1998 р. – Канів, 1998. – С. 70–71.
10. Костенко Н. С. Состояние макрофитобентоса на скале Золотые ворота // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XV, 1998 г. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 24–36.
11. Костенко Н. С., Кондрашов М. В. Особенности восстановительной сукцессии акватории Карадагского природного заповедника после воздействия экстремальных штормов // Актуальные вопросы развития инновационной деятельности в государствах с переходной экономикой: Материалы межгосударственной научно-практической конференции к 80-летию Национальной академии наук Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 70–71.
12. Морозова-Водяницкая Н. В. Водоросли окрестностей Карадага // Труды Севастопольской биологической станции. – 1936. – Т. 5. – С. 233–271.

N. Kostenko, E. Dyky, A. Zakletsky, V. Marchenko

LONG-TERM CHANGES OF MACROPHYTOBENTOS OF ROCKS OF THE KARADAG NATURE RESERVATION'S AQUATORY (CRIMEA, UKRAINE)

The changes in quality and quantity composition of seaweeds were explored, these researches took place on the Golden Gate rock (Zolotye Vorota), the objects of researches – macro seaweeds on the hard substratum. This exploration took place from 15 up to 0 meters deep for the time from 1981 to 2002. The process of restoration succession which started in 1992 after destructive gale was depicted in the article. The regularity changes of dominant species were shown in the article.