

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАКРОФИТОБЕНТОСА АКВАТОРИИ БУХТЫ ЛАСПИ (КРЫМ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

© 2019 Т. В. Панкеева, Н. В. Миронова

*Институт морских биологических исследований  
им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия  
e-mail: tatyapankeeva@yandex.ru,  
dr.nataliya.mironova@yandex.ru*

Поступила в редакцию 19.07. 2016 г.

После доработки 24.03. 2017 г.

Впервые на основе ландшафтного подхода выполнен сравнительный анализ пространственно-временных изменений макрофитобентоса б. Ласпи за период с 1983 по 2008 г. Составлены ландшафтные карты акватории б. Ласпи, показано распространение донных природных комплексов с ключевыми черноморскими фитоценозами. Установлено, что за 25 лет в акватории б. Ласпи произошли существенная перестройка и деградация растительной компоненты донных природных комплексов, что обусловлено воздействием как природных факторов, так и усилением антропогенной деятельности в береговой зоне.

**Ключевые слова:** ландшафтная структура, донный природный комплекс, макрофитобентос, фитоценоз, бухта Ласпи, Черное море

DOI: [https://doi.org/10.31857/S\\_0030-15745993-107](https://doi.org/10.31857/S_0030-15745993-107)

### ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биологического и ландшафтного разнообразия является одним из необходимых условий устойчивого развития региона, приоритетным направлением природоохранной деятельности государства. Охрана морских биотопов задекларирована многими природоохранными программами, соглашениями и конвенциями. Однако, как показывают исследования, несмотря на проводимые мероприятия по охране морских акваторий, происходит негативная трансформация донных природных комплексов (ДПК) вдоль всего побережья Черного моря [14, 20, 22–25, 28].

Макрофитобентос считается одним из уязвимых и важнейших компонентов ДПК, который играет ведущую роль в стабилизации прибрежных экосистем и обеспечивает ряд экосистемных функций и услуг [37–39]. Согласно мнению К.М. Петрова [29], макрофиты являются индикатором своеобразия морфологических комплексов горизонтального расчленения подводных ландшафтов. Общеизвестно, что донная растительность реагирует на изменения

морской среды, что позволяет использовать ее при изучении динамики ДПК [27, 28].

Несмотря на то, что в настоящее время ландшафтный подход получил широкое применение в морских исследованиях, в гидробиологии его используют редко [24, 26–29, 33].

Цель представленной работы – на основе ландшафтного подхода провести сравнительный анализ пространственно-временных изменений макрофитобентоса на примере б. Ласпи за 25-летний период (1983–2008 гг.).

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельного полигона выбрана б. Ласпи, которая имеет высокую природоохранную ценность и отличается обилием уникальных местообитаний макрофитобентоса. В настоящее время ее береговая зона является привлекательной для развития рекреационной деятельности. С целью охраны морской акватории бухты создан государственный природный заказник регионального значения «Мыс Айя» и гидрологический памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный

комплекс у мыса Сарыч». Исследования макрофитобентоса бухты проводятся с 1964 г. [12, 13, 19, 20, 22, 23].

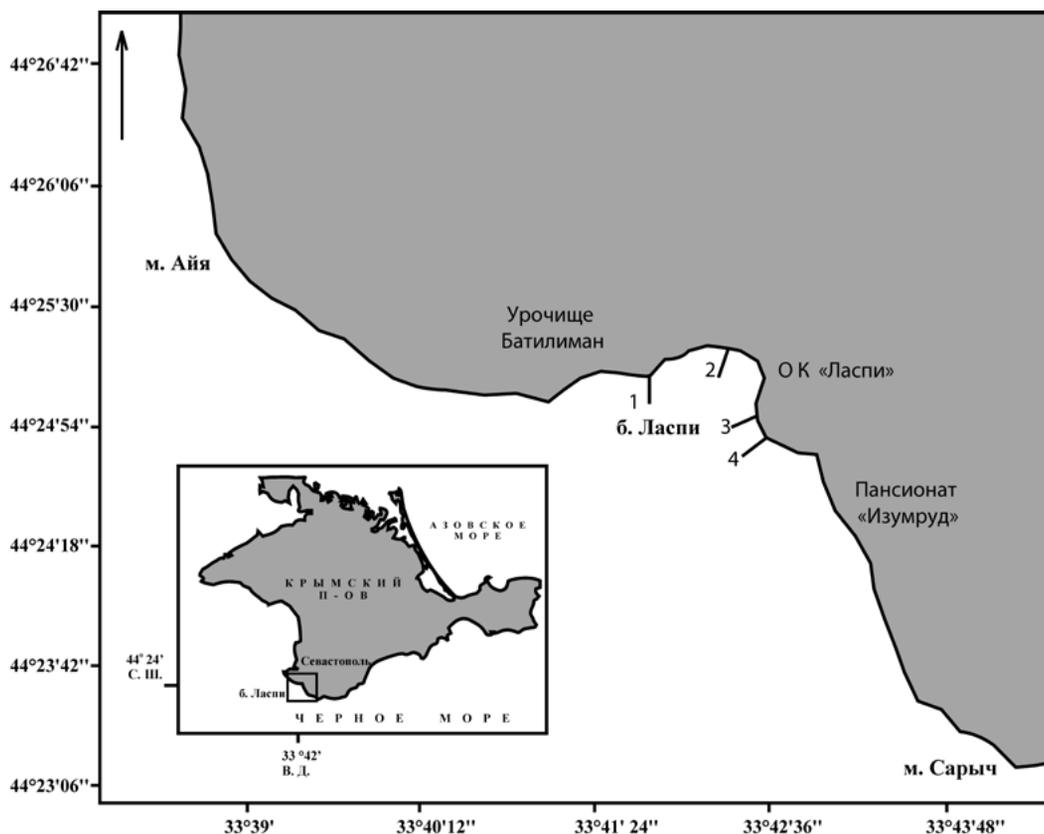
Бухта Ласпи расположена в юго-западной части Крымского полуострова (Черное море, 44°24'44"–44°25'20" с.ш.; 33°42'10"–33°42'45" в.д.); протяженность береговой линии составляет около 4 км. Подводный береговой склон приглубый, на большей части выражен глыбовый бенч. Наиболее обширная центральная часть бухты занята наклонной равниной, сложенной песчаными и алевритовыми отложениями. Бухта относится к открытому типу. Гидродинамический режим ее акватории обусловлен влиянием циркуляционных систем антициклонического типа, поступлением глубинных вод в поверхностные слои в результате сгон-

но-нагонных явлений и водообменом с открытым морем, что способствует динамической активности и аэрации вод [1]. В летнее время преобладают вдольбереговые течения, преимущественно восточного направления [34]. Своеобразие геолого-геоморфологического строения и гидродинамического режима бухты обусловили разнообразие сообществ макрофитов, где представлены фитоценозы как морских трав, так и водорослей.

Для изучения пространственно-временных изменений макрофитобентоса с учетом ландшафтной структуры дна использовали материалы трех экспедиций, проведенных в б. Ласпи летом в 1983, 1998 и 2008 гг., при этом отбор проб осуществляли по одной и той же методике и на тех же выбранных участках бухты.

**Таблица 1.** Диапазон глубин исследования и изменение ширины фитали в районе трансект в б. Ласпи по годам

№ трансект	Координаты		Диапазон глубин, м			Ширина фитали, м		
	Северная широта	Восточная долгота	1983	1998	2008	1983	1998	2008
1	44°25'07"	33°41'44"	0.5-20	0.5-20	0.5-15	261	261	143
2	44°24'49"	33°42'37"	3.0-20	1.0-20	1.0-10	575	650	125
3	44°24'31"	33°43'02"	0.5-20	0.5-20	0.5-15	530	530	355
4	44°24'28"	33°43'09"	0.5-25	0.5-25	0.5-15	330	330	180



**Рис. 1.** Карта-схема района работ: 1–4 — номера трансект.

Работы по изучению ландшафтной структуры дна б. Ласпи проводили на основе общих положений программы подводных ландшафтных исследований с использованием легковолазной техники [7, 11, 29]. В бухте заложены четыре трансекты, которые расположены перпендикулярно к берегу и охватывают все типы ландшафтов (рис. 1). Их длина варьирует в зависимости от особенностей геолого-геоморфологического строения подводного рельефа и нижней границы обитания донной растительности (табл. 1). Для обозначения маршрута вдоль трансект использовали фал, имеющий линейную метровую разметку, что позволяло определять удаленность контрольных точек от берега. Фал, начиная от уреза воды, закрепляли на дне специальными конструкциями для того, чтобы избежать смены его положения при волновых движениях. Координаты трансект определяли при помощи портативного GPS-приемника. Первоначально дайвер-исследователь, снабженный дайв-компьютером, проходил вдоль мерной линии, отмечая глубину смены ландшафта, нижнюю границу фитали, при этом выполняя фото- (1983 г.) и видеосъемку (1998, 2008 г.). В зависимости от прозрачности воды радиус исследуемой площади дна вдоль фала составляет примерно 10-15 м.

Затем на ключевых точках, которые располагали на стандартных глубинах (0.5; 1; 3; 5; 10; 15; 20 и 25 м), используемых при гидробиотических исследованиях, дайвер визуально описывал донные отложения, пользуясь классификацией морских обломочных осадков по гранулометрическому составу, разработанной Безруковым и Лисициным [3]. Также использовали данные по гранулометрическому составу донных осадков в б. Ласпи, которые были опубликованы в работах Петухова с соавт. [30, 31]. При изучении состава и структуры донных фитоценозов на этих глубинах закладывали по четыре учетные площадки размером 25x25, при этом определяя биомассу и численность макрофитов с учетом ошибки среднего, их проективное покрытие дна (ПП). Для оценки достоверности различий средних значений биомассы фитоценозов по глубинам использовали критерий Манна-Уитни (p) [36]. Всего заложено 76 станций, собрано и обработано 304 количественных и 76 качественных проб по стандартной методике, применяемой в морской фитоценологии [12]. Выделение фитоценозов проводили согласно доминантной классификации по Калугиной-Гутник [12].

Информацию о донных компонентах, полученную в ходе водолазного описания, оформляли графически в виде ландшафтного профиля. В основе ландшафтного профиля лежит батиметрическая кривая, составленная в результате предварительного анализа навигационной карты и водолазного промера. На батиметрической кривой различными условными обозначениями отражали литофациальные различия донных осадков и массовые виды макрофитов [26]. В дальнейшем выделены однотипные участки морского дна, приуроченные к одной мезоформе рельефа, имеющие одинаковые по происхождению и составу слагающие горные породы и характерные фитоценозы. Вертикальными линиями, разделяющими профиль на серию отрезков, показывали границы ДПК. При описании природных особенностей подводного рельефа использовали интерпретационные таблицы, прилагаемые к профилю. Таким образом, для прибрежной зоны б. Ласпи составлены ландшафтные профили для четырех трансект за 1983, 1998 и 2008 гг. (всего 12 ландшафтных профилей) [26].

Ландшафтное картирование акватории б. Ласпи осуществляли на основе составленных профилей и интерпретационных таблиц. Для создания ландшафтной карты использовали программный пакет MapInfo Professional версии 10.0 и 11.0 и электронную основу навигационной карты б. Ласпи. Географическую привязку границ ДПК и определение их площади осуществляли с помощью программы MapInfo. Сопряженный анализ батиграфии, карт литологического состава и данных водолазных съемок позволили провести экстраполяцию участков дна со сходными параметрами для выделения границ ДПК. Результаты обобщения исследований ДПК б. Ласпи отражены на трех ландшафтных картах за 1983, 1998 и 2008 гг., где на их основе изучены пространственные изменения макрофитобентоса.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В Черном море сведения о составе и структуре макрофитобентоса, особенностях его распределения по глубинам, наиболее полные расчеты запасов средообразующих видов макрофитов приведены в начале 70-х гг. прошлого века в монографической сводке Калугиной-Гутник [12]. В работе показано, что открытые берега крымского шельфа характеризуются доминированием поясного типа донной растительности. На глыбово-валунном субстрате и выходах коренных пород на глубине

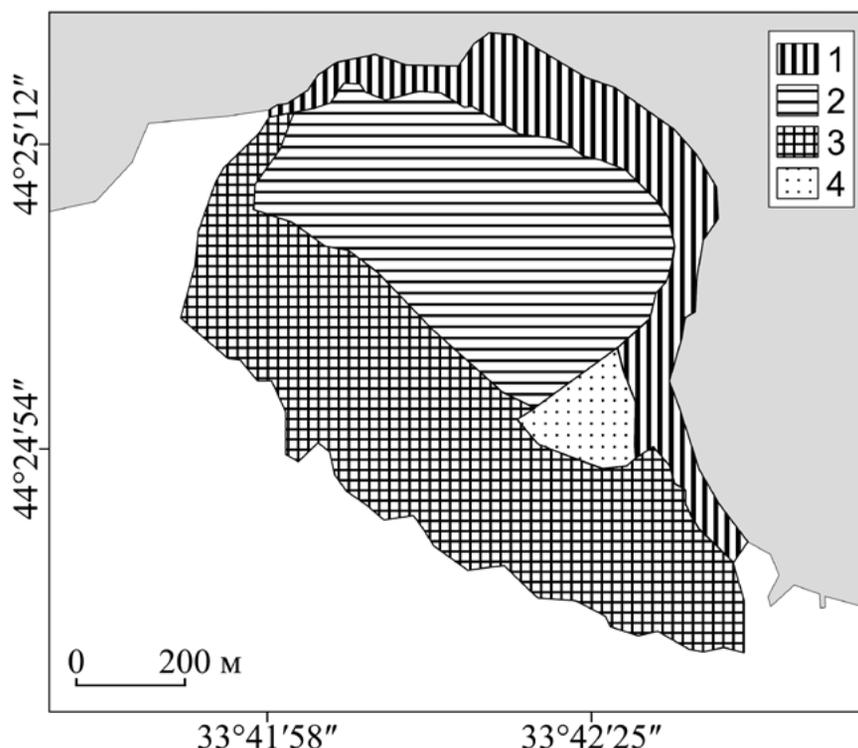
от 0.5 до 10 м распространены цистозировые фитоценозы, являющиеся ключевыми звеньями большинства прибрежных экосистем. Затем следует переходная полоса, где между валунами и глыбами встречаются участки с песчаными отложениями, на глубине 10–18 м встречается цистозирово-филлофоровый фитоценоз. Следующий пояс представлен филлофоровым фитоценозом, который описан на гравийно-песчаных с битой ракушей отложениях на глубине 18–25 м. Мелководье (глубины до 0.5 м) и глубины свыше 25 м заняты группировками макрофитов, имеющих мозаичное распределение. Основу растительного покрова заливов и бухт крымского побережья, для которых характерны илесто-песчаные донные осадки, образуют фитоценозы высших цветковых растений, при

этом на отдельных твердых включениях произрастают водоросли [12]. Однако геолого-геоморфологическое строение дна нарушает поясное распределение макрофитобентоса. Кроме того, многолетнее изучение донной растительности у берегов Крыма выявило в последние десятилетия существенные структурные перестройки фитоценозов, их трансформацию, а также вертикальное изменение глубин обитания отдельных видов [19, 21].

В ландшафтной структуре акватории б. Ласпи в 1983 г. описаны четыре типа ДПК с участием ключевых видов макрофитов: цистозирры (*Cystoseira barbata* C. Ag. и *C. crinita* (Desf.) Vory), филлофоры (*Phyllophora crispa* (Huds.) P.S. Dixon = *Ph. nervosa* (DC) Grev.) и зостеры (*Zostera marina* L.) (рис. 2).

**Таблица 2.** Изменение площади, ПП, биомассы макрофитов, доли доминирующих видов водорослей и их эпифитов на подводном береговом абразионном склоне в б. Ласпи при увеличении глубины по годам

Год	Площадь, га	ПП, %	Биомасса макрофитов, г·м <sup>-2</sup>	Доля, %		
				цистозирры	филлофоры	эпифитов
1983	28.6	100–80	5271.1±295.9–1796.3±127.6	94–71	0–10	3–19
1998	35.5	100–60	7018.8±637.3–1553.2±98.1	94–31	1–27	4–31
2008	23.5	100–25	3698.4±814.6–323.6±112.2	89–4	1–13	5–50



**Рис. 2.** Карта-схема ландшафтной структуры акватории б. Ласпи в 1983 г. Составили Панкеева Т.В., Миронова Н.В. Условные обозначения: 1 – подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями с преобладанием видов цистозирры; 2 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алевроито-псаммитовыми отложениями с преобладанием зостеры морской; 3 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с примесью битой ракуши и преобладанием филлофоры ребристой; 4 – абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями с преобладанием цистозирры бородастой, филлофоры ребристой и высокой долей участия эпифитного комплекса.

**1. Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями с преобладанием видов цистозиры.** ДПК имел широтное простираие вдоль всей береговой линии бухты на глубинах от 0.5 до 10 м, при этом глубина его распространения существенно варьировала в разных ее частях. Этот тип ДПК в северо-западной и восточной части бухты доходил до глубины 10 м, в юго-восточной – до глубины 5 м, а в центральной (вершина бухты) – он отмечен на глубинах от 3 до 5 м. В вершине бухты до глубины 3 м располагался галечный бенч, где донная растительность отсутствовала. Площадь ДПК составляла 28.6 га. Проективное покрытие дна макрофитами (ПП) при увеличении глубины в изучаемом диапазоне снижалось в 1.2 раза (табл. 2). На галечно-валунно-глибовых отложениях описан фитоценоз *Cystoseira crinita*+*C. barbata*–*Cladostephus spongiosus*–*Ellisolandia elongata* [= *Corallina mediterranea*]. Его биомасса колебалась в широком интервале, при этом наибольшие количественные величины отмечены в верхней сублиторальной зоне

(глубина 0.5–3 м), а наименьшие – в средней и нижней сублиторали (глубина 5–10 м) (табл. 2). Вдоль всего побережья вклад видов цистозиры был высоким, незначительно варьировал. В вершине бухты, в ее восточной и юго-восточной части, начиная с глубины 3 м, встречалась *Phyllophora crispa*, доля ее участия не превышала 10% общей биомассы. Вклад эпифитной синузии вдоль всего побережья бухты составлял 3–19%, среди эпифитов преобладала *Polysiphonia subulifera* (C. Ag.) Harvey (1–16% общей биомассы макрофитов).

**2. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями с преобладанием zostеры морской.** ДПК занимал центральную часть бухты на глубине от 5 до 10 м, площадью 17.1 га. ПП не превышало 50%. На равнине с илесто-песчаными отложениями описан фитоценоз *Zostera marina*. Его биомасса при увеличении глубины от 5 до 10 м снижалась в 1.5 раза (табл. 3). Доминирующая роль принадлежала эдификатору фитоценоза.

**Таблица 3.** Изменение фитоценозов, глубины, площади, ПП, биомассы макрофитов и доли доминирующих видов на слабонаклоненной аккумулятивной равнине в б. Ласпи по годам

Год	Фитоценоз	Глубина, м	Площадь, га	ПП, %	Биомасса макрофитов, г·м <sup>-2</sup>	Доля, %	
						<i>Z. marina</i>	<i>Ph. crispa</i>
1983	<i>Zostera marina</i>	5–10	17.1	50	1091.0±105.6–716.6±55.2	89–94	0
	<i>Phyllophora crispa</i>	5–25	34.1	90–100	2058.1±305.8–5741.2±962.7	0	74–97
1998	<i>Zostera marina</i>	10–15	20.0	10–20	92.3±15.1–141.6±44.5	68–87	2–6
	<i>Cladophora spp.</i>	15–20	12.8	10–15	20.8±6.7–31.5±10.3	0	0
	<i>Phyllophora crispa</i>	10–20	7.3	30–70	477.1±183.3–1793.0±334.0	0	57–97
	<i>Codium vermilara</i> + <i>Ulva rigida</i>	20–25	4.1	10–20	21.9±6.2–341.1±101.8	0	0–22
2008	<i>Cladophora spp.</i>	3–20	39.9	5–10	1,0±0.2–54.4±14.4	6	0
	<i>Cystoseira barbata</i> + <i>Phyllophora crispa</i>	10–20	15.8	15–30	160.2±86.0–489.7±52.6	4	18–25

**3. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с примесью битой ракушки и преобладанием филлофоры ребристой.** ДПК протянулся вдоль всей бухты до глубины 20 (25) м, при этом в ее северо-западной и центрально-восточной части он распространен на глубине свыше 10 м, а в юго-восточной – на глубине свыше 5 м. Площадь ДПК достигала 34.1 га, а ПП составляло 90–100%. На песчаных отложениях с примесью битой ра-

кушки описан фитоценоз *Phyllophora crispa*. Его биомасса при увеличении глубины от 5 (10) до 20 (25) м возрастала в 2.8 раза, а вклад филлофоры – в 1.3 раза, при этом доля участия видов цистозиры резко снижалась от 14 до 1% общей биомассы (табл. 3). Характерно, что вклад эпифитной синузии при увеличении глубины в этом диапазоне уменьшался более чем в 5 раз (с 17 до 3% общей биомассы), среди эпифитов доминировали виды *Ellisolandia*.

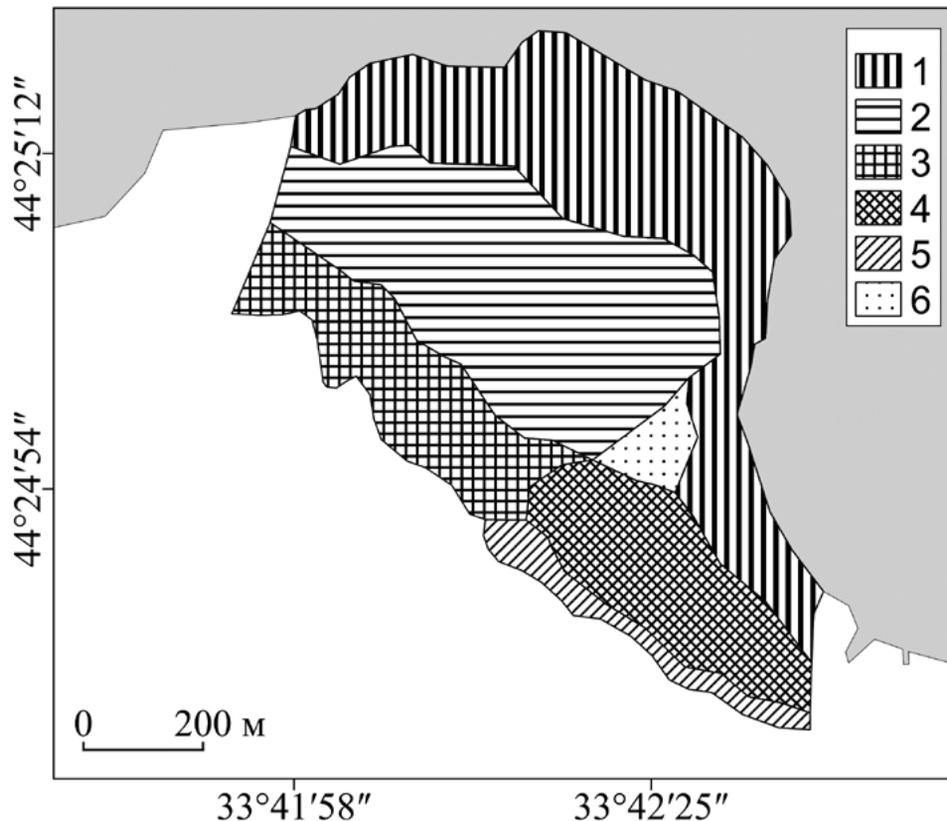


Рис. 3. Карта-схема ландшафтной структуры акватории б. Ласпи 1998 г. Составили Панкеева Т.В., Миронова Н.В.

Условные обозначения: 1 – подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями с преобладанием видов цистозеры и высокой долей участия видов кораллины; 2 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями с преобладанием зостеры морской; 3 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с примесью битой ракушки с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры; 4 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с преобладанием филофоры ребристой; 5 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с преобладанием кодидума червеобразного, ульвы жесткой и видов церамиума; 6 – абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями с преобладанием хондрии волосовидной и стилофоры нежной.

**4. Абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями с преобладанием цистозеры бородастой, филофоры ребристой и высокой долей участия эпифитного комплекса.** ДПК зарегистрирован в восточной части бухты на глубине от 10 до 15 м, площадью 2,3 га. ПП достигало 70–80%. На выровненных слабонаклоненных участках террасы характерно чередование песчаных отложений и хаотично расположенных отдельных глыб и валунов. Описан фитоценоз (*Cystoseira barbata*)–*Phyllophora crispa*–*Cladophora dalmatica*. Его биомасса составляла  $2177.0 \pm 933.6$  г·м<sup>-2</sup>. В сложении фитоценоза на долю эдификатора 1-го яруса приходилось 36%, на долю 2-го – около 1% общей биомассы. Эпифиты представлены в основном *Polysiphonia subulifera*, на долю которой приходилось более половины (56%) общей биомассы макрофитов.

В ландшафтной структуре акватории б. Ласпи в 1998 г. выявлено шесть типов ДПК (рис. 3).

**1. Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями с преобладанием видов цистозеры и высокой долей участия видов кораллины.** ДПК простирался вдоль береговой линии на глубине 0,5–10 м, за исключением вершины бухты, где он расширился по сравнению с таковым в 1983 г. и занимал глубины от 1 до 10 м. Галечный бенч, лишенный растительного покрова, располагался до глубины 1 м. Площадь этого типа ДПК возросла в 1,2 раза (табл. 2). ПП при увеличении глубины снижалось в 1,7 раза. На грубообломочном материале описан тот же фитоценоз *Cystoseira crinita*+*C. barbata*–*Cladostephus spongiosus*–*Ellisolandia elongata*. В целом, за прошедшие 15 лет его биомасса в верхней сублиторальной зоне возросла в 1,3 раза ( $p=0.08$ ),

тогда как на его нижней границе — оказалась сопоставимой ( $p=0.133$ ) (табл. 2). Вклад видов цистозирры варьировал в более широком интервале, снижаясь на глубине 5–10 м более чем вдвое. Вдоль всего побережья на глубинах 1–3 м изредка встречалась *Phyllophora crispa*, тогда как на глубинах 5–10 м вклад этого вида увеличился до 14–27% общей биомассы. За исследуемый период структура цистозирового фитоценоза вблизи его нижней границы значительно усложнилась. В сложении его биомассы высока доля участия *Ellisolandia elongata* (J.Ellis & Solander) K.R. Hind & G.W. Saunders (9–38%) и *Jania rubens* (L.) I.V. Lamouroux (8% общей биомассы). Эпифиты на глубине до 1 м представлены слабо (4–6%), тогда как на глубине 3–10 м их вклад возрастал до 8–31%, где преобладали *Ceramium virgatum* Roth. [= *C. rubrum*], *Stilophora tenella* (Esper) P.C. Silva, *Polysiphonia subulifera* (табл. 2).

**2. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями с преобладанием зостеры морской.** ДПК занимал центральную и северо-западную часть бухты на глубине 10–15 м. Его площадь несколько увеличилась, а ПП снизилось более чем вдвое (табл. 3). Через 15 лет фитоценоз *Zostera marina* описан глубже, по сравнению с его расположением в 1983 г. Биомасса фитоценоза уменьшилась почти на порядок, при этом доля эдификатора снизилась незначительно (табл. 3). Между растениями зостеры на грубообломочном субстрате и битой ракушке мозаично располагались группировки водорослей, в состав которых входили *Ulva rigida* C. Ag. (2–19%), *Phyllophora crispa* (2–6%) и виды *Cladophora* (1–6% общей биомассы).

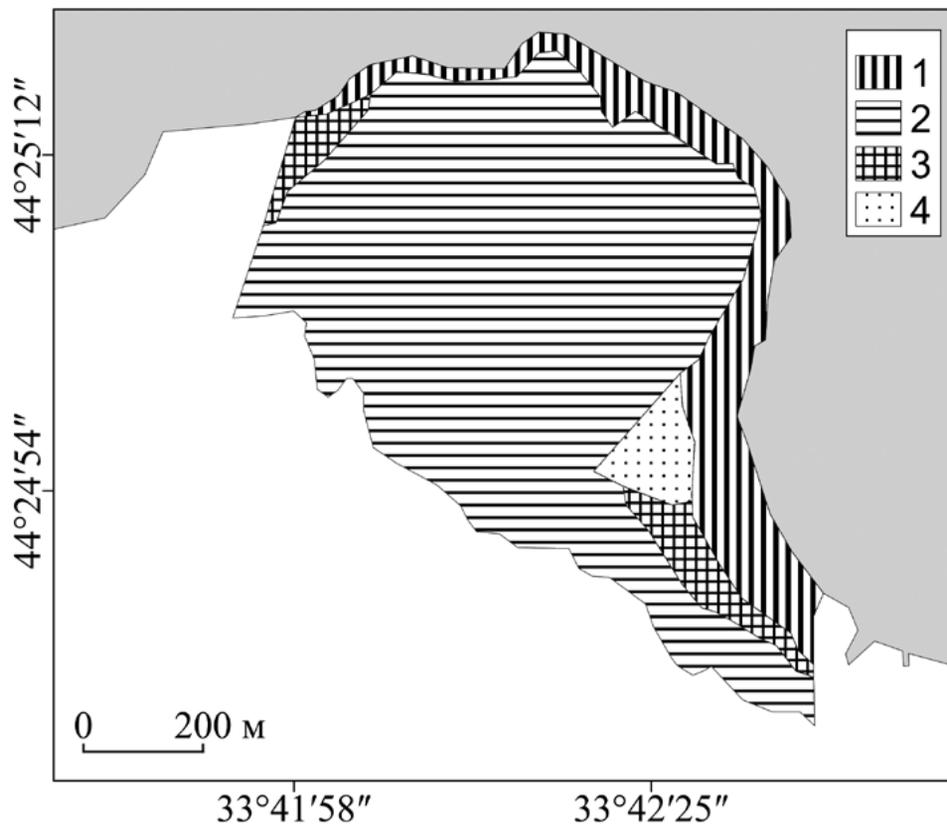
**3. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с примесью битой ракушки с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры.** ДПК расположен в центральной и северо-западной части бухты на глубине от 15 до 20 м, площадью 12.8 га. ПП не превышало 10–15%. Биомасса сообщества макрофитов низкая (табл. 3). Здесь отмечены значительные скопления видов *Cladophora*, на долю которых приходилось 42–65% общей биомассы. В составе сообщества представлены *Ulva rigida* (6–14%), *Ceramium virgatum* (20%) и *Stilophora tenella* (3–14% общей биомассы).

**4. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с преобладанием филлофоры ребристой.** ДПК занимал восточную и юго-восточную часть бухты на глубине 10 (15)–20 м. За прошедшие 15 лет его площадь снизилась почти в 5 раз, а ПП — более чем вдвое (табл. 3). Зарегистрирован фитоценоз *Phyllophora crispa*. Его биомасса значительно уменьшилась, при этом максимальная величина отмечена в юго-восточной части бухты на глубине 10 м, а минимальная — в восточной части на глубине 15 м, что в целом в 3–4 раза ниже ( $p=0.016$ ), чем эти показатели в 1983 г. (табл. 3). Доля эдификатора была достаточно высокой, при этом его наибольшая величина зафиксирована в юго-восточной части бухты на глубине 15 м, а наименьшая — в восточной части на этой же глубине. Вклад эпифитов при увеличении глубины от 10 до 20 м снижался более чем на порядок (с 36 до 3% общей биомассы), среди них на меньшей глубине преобладали известковые водоросли (виды *Ellisolandia* и *Jania rubens* — 21% общей биомассы макрофитов), а на большей — *Sphacelaria rhizoides* (Roth) C. Ag. и *Ceramium virgatum*.

**5. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с преобладанием кодиума червеобразного, ульвы жесткой и видов церамиума.** ДПК выделен в восточной и юго-восточной части бухты на глубине от 20 до 25 м площадью — 4.1 га. Суммарная биомасса мозаично-расположенных макрофитов низкая (табл. 3). В составе сообщества высокая доля участия *Codium vermilara* (Oliv) Delle Chiaje (40%), *Ulva rigida* (15–32%), *Cladophora* sp. (23%) и *Ceramium* spp. (16–18% общей биомассы). Характерно, что в юго-восточной части бухты отмечена филлофора (22% общей биомассы), тогда как в восточной — этот вид не обнаружен.

**6. Абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями с преобладанием хондрии волосовидной и стилофоры нежной.** ДПК выделен в восточной части бухты на глубине от 10 до 15 м площадью 2.4 га. ПП составляло менее 20%. Здесь описан фитоценоз *Chondria capillaries* [= *C. tenuissima*] + *Laurencia obtusa*, в котором на долю одного из эдификаторов (*Ch. capillaries*) приходилось 48%, а субдоминантом являлась *Stilophora tenella* (28% общей биомассы). Биомасса фитоценоза не превышала  $94.6 \pm 13.5$  г·м<sup>-2</sup>.

**В ландшафтной структуре акватории б. Ласпи в 2008 г. выделено четыре типа ДПК (рис. 4).**



**Рис. 4.** Карта-схема ландшафтной структуры акватории б. Ласпи в 2008 г. Составили Панкеева Т.В., Миронова Н.В. Условные обозначения: 1 – подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями с преобладанием видов цистозир и высокой долей эпифитного комплекса; 2 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алевроито-псаммитовыми отложениями с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры; 3 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями с преобладанием цистозир бородастой и филофоры ребристой; 4 – абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями с преобладанием кодиума червеобразного и стилофоры нежной.

**1. Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями с преобладанием видов цистозир и высокой долей эпифитного комплекса.** ДПК располагался вдоль береговой линии бухты на глубине от 0.5 до 15 м, при этом глубина его простираения также существенно колебалась. В северо-западной и восточной части ДПК распространен до глубины 10 м, в юго-восточной – до глубины 15 м, а в вершине бухты – на глубине 1–3 м. За период с 1998 по 2008 гг. ширина галечного пляжа в вершине бухты не изменилась. Площадь ДПК уменьшилась в 1.5 раза по сравнению с таковой в 1998 г. (табл. 2). ПП при увеличении глубины в исследуемом диапазоне резко уменьшалось. На валунно-глыбовом субстрате зарегистрирован фитоценоз *Cystoseira crinita*+*C. barbata*–*Cladostephus spongiosus*–*Ellisolandia elongata*. В целом, за прошедшие 25 лет (с 1983 по 2008 г.) биомасса фитоценоза в верхней сублиторальной зоне снизилась в 1.4 раза ( $p=0.093$ ), а на его нижней границе – более чем в

5 раз ( $p=0.057$ ) (табл. 2). За десятилетний период (с 1998 по 2008 г.) эти показатели уменьшились в 2 ( $p=0.005$ ) и 5 ( $p=0.028$ ) раз соответственно. Вклад видов цистозир существенно варьировал, снижаясь при увеличении глубины более чем в 20 раз (табл. 2). На всех исследованных глубинах доля филофоры не превышала 1–13% общей биомассы. Вклад эпифитной синузиды возрастал при увеличении глубины на порядок, при этом он был наиболее высоким за весь период наблюдений (с 1983 по 2008 г.). Среди эпифитов на глубине до 1 м преобладали виды *Ceramium* (8–34%), на глубине 3–5 м – *Laurencia obtusa* (Huds.) I.V. Lamouroux (14–28%) и *Polysiphonia subulifera* (14–22%), а на нижней границе фитоценоза их суммарный вклад достигал 10–23% общей биомассы макрофитов.

**2. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алевроито-псаммитовыми отложениями с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры.** ДПК занимал центральную часть бухты

на глубине 3–20 м. За прошедшие 10 лет (с 1998 по 2008 гг.) его площадь возросла в 3 раза (табл. 3). ПП не превышало 5–10%. Биомасса сообщества низкая. Здесь мозаично отмечены группировки водорослей (*Cladostephus spongiosus* (Huds.) C. Ag., *Ceramium virgatum*, *Chondria capillaries* (Huds.) M.I. Wynne, *Laurencia obtusa*), опутанных нитями кладофор (*Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kutzing, *C. albida* (Nees) Kutzing) и *Chaetomorpha* sp., вклад которых достигал 74–96% общей биомассы. В составе сообщества изредка встречалась зоостера, доля участия которой незначительна (табл. 3).

**3. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с преобладанием цистозирры бородатой и филофоры ребристой.** ДПК занимал северо-западную и юго-восточную часть бухты на глубине 10–15 и 15–20 м соответственно, общей площадью 15.8 га (табл. 3). Здесь характерно чередование песчаных отложений с отдельно расположенными глыбами и валунами. Описан фитоценоз (*Cystoseira barbata*)–*Phyllophora crispa*–*Cladophora dalmatica*.

В северо-западной части бухты биомасса цистозиро-филофорового фитоценоза при увеличении глубины незначительно снижалась — от  $489.7 \pm 52.6$  до  $358.6 \pm 127.3$  г·м<sup>-2</sup>, тогда как вклад цистозирры уменьшался более чем на порядок (от 26 до 2% общей биомассы). Доля участия *Phyllophora crispa* в этом интервале глубин колебалась в узких пределах (18–19% общей биомассы). На песчаных отложениях единично отмечена *Z. marina*. В сложении фитоценоза вклад эпифитной синузии при увеличении глубины от 10 до 15 м снижался в 9 раз (с 18 до 2% общей биомассы), среди эпифитов преобладала *Polysiphonia subulifera*.

Для юго-восточной части бухты биомасса этого же фитоценоза не превышала  $160.2 \pm 86.0$  г·м<sup>-2</sup>. На долю эдификаторов 1-го и 2-го ярусов приходилось 46 и 25% общей биомассы соответственно. В составе фитоценоза вклад эпифитов достигал 21%, доминировали *Stilophora tenella* (8%) и *Laurencia obtusa* (7% общей биомассы).

**4. Абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями с преобладанием кодиума червеобразного и стиллофоры нежной.** ДПК выделен в восточной части бухты на глубине 10–15 м, площадью 2.9 га. ПП составляло менее 10%. На песчаных отложениях биомасса сообщества не превышала  $10.9 \pm 6.7$ – $17.6 \pm 8.9$  г·м<sup>-2</sup>. В его составе преобладали *Codium vermilara* (47–56%) и *Stilophora tenella* (6–29% общей биомассы макрофитов).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В 1983 г. б. Ласпи представляла эталон природной экосистемы Черного моря, находящийся в естественном или близком к нему состоянии, где поддерживалось экологическое равновесие береговой зоны, а ДПК отличались высокой степенью сохранности. Косвенным подтверждением ненарушенности ДПК б. Ласпи в 1983 г. служат количественные значения биомассы макрофитов и доминирующих видов водорослей, отмеченные в 1964 г. у м. Сарыч, который расположен в непосредственной близости от бухты. В середине 60-х гг. прошлого века в этой части береговой зоны хозяйственная деятельность человека отсутствовала. Так, у м. Сарыч на глубине 1–10 м показатели биомассы цистозирового фитоценоза и доли видов цистозирры варьировали примерно в таком же интервале ( $2782.0 \pm 220.3$ – $4828.0 \pm 336.0$  г·м<sup>-2</sup> и 77–95% соответственно), как и в б. Ласпи в 1983 г. (табл. 2). Биомасса филофорового фитоценоза снижалась от  $4260.0 \pm 298.2$  до  $3520.0 \pm 253.9$  г·м<sup>-2</sup>, а вклад филофоры возрастал от 92 до 100% при увеличении глубины от 15 до 20 м. Эти величины также оказались соизмеримыми с таковыми, полученными в бухте в 1983 г. (табл. 3). В 1964 г. у м. Сарыч доля эпифитов на всех исследованных глубинах не превышала 8% общей биомассы.

Как показали результаты наблюдений, в 1998–2008 гг. в б. Ласпи отмечена трансформация ДПК, что привело к упрощению ее ландшафтной структуры. К 2008 г. в бухте сформировались новые типы ДПК, которые значительно отличаются от таковых, зарегистрированных в 1983 г. Наиболее существенные структурные изменения произошли в растительной компоненте ландшафта.

ДПК подводного берегового абразионного склона, сложенного псефитовыми отложениями с доминированием цистозирового фитоценоза, выделяли в течение 25 лет. Однако глубина его распространения и площадь варьировали по годам, при этом наибольшие изменения произошли в вершине бухты, что связано с колебанием ширины галечного бенча (табл. 2). За период исследования (1983–2008 гг.) выявлены изменения не только в границах контура этого ДПК, но и в степени покрытия дна макрофитами (ПП), качественных и количественных показателях фитоценоза (табл. 2). В 1983 г. варьирование биомассы фитоценоза и доли участия доминирующих видов водорослей было незначительным и слабо изменялось

как по глубинам, так и по участкам (табл. 4). В это время цистозировый фитоценоз образовывал сплошной растительный покров, формируя наиболее густые заросли на глубине от 1 до 5 м. В 1998 г. в ДПК отмечены количественные различия в биомассе макрофитов в зависимости от хозяйственной освоенности береговой зоны, а также с увеличением глубины.

Для примера сравнили два наиболее контрастных участка бухты, отличающихся между собой степенью антропогенной нагрузки. Так, в 1998 г. на северо-западном участке в верхней сублиторальной зоне биомасса цистозирового фитоценоза и биомасса цистозеры возросли примерно в 2 раза ( $p=0.015$ ), а на нижней границе — эти показатели снизились почти вдвое ( $p=0.095$ ) по сравнению с таковыми, зафиксированными в 1983 г. На восточном участке на всех глубинах эти величины оказались сопоставимыми с таковыми, зарегистрированными в 1983 г. ( $p=0.641$ ;  $p=0.885$ ). За следующее десятилетие (с 1998 по 2008 г.) негативная трансформация ДПК продолжилась уже на обоих участках. В северо-западной части бухты на глубине 0.5–3 м биомасса макрофитов снизилась в 2–4 раза ( $p=0.028$ ), а вклад видов цистозеры — примерно вдвое, на глубине 5–10 м биомасса фитоценоза не изменилась ( $p=0.886$ ), хотя доля участия цистозеры уменьшилась в 1.5 раза (табл. 4). Характерно, что на этом участке четверть века назад в верхней сублиторальной зоне величина биомассы макрофитов оказалась сравнимой ( $p=0.333$ ), тогда как на нижней границе фитоценоза — этот показатель снизился вдвое ( $p=0.029$ ), при этом вклад видов цистозеры сократился более чем в 3 раза. В восточной части бухты (с 1983 по 2008 г.) в двух изучаемых диапазонах глубин биомасса фитоценоза уменьшилась примерно вдвое ( $p=0.028$ ) и на порядок ( $p=0.057$ ), а доля цистозеры — в 1.2 и 17–18 раз соответственно (табл. 4).

Таким образом, за весь исследуемый период наиболее существенная перестройка ДПК отмечена на нижней границе цистозирового фитоценоза, где в его структуре, помимо количественных изменений, обнаружены и качественные. К 1998 г. вдоль всего побережья бухты на глубине 5–10 м зарегистрировано снижение роли видов 1 и 2-го ярусов наряду со значительным повышением доли участия эдификатора 3-го яруса и эпифитной синузидии. Так, если в 1983 г. вклад *Cladostephus spongiosus* составлял 4–19% общей биомассы, то 15 лет спустя роль этого вида стала выполнять прикрепленная форма *Phyllophora crispa* (14–27%). За этот промежуток времени доля участия *Ellisolandia elongata* возросла с 1–3 до 9–38% общей биомассы. Такая трансформация в ярусной структуре цистозировых фитоценозов обычно проявляется при повышении уровня эвтрофирования акваторий [20, 21]. Показательно, что у берегов Японии и юго-западного побережья о. Сахалин в условиях увеличения загрязнения воды также наблюдалось замещение многоярусных фитоценозов *Laminaria japonica* Aresch. на кораллиновые [2]. К 2008 г. перестройка ДПК усилилась. Вдоль всего побережья в верхней сублиторальной зоне показатели биомассы цистозирового фитоценоза и доли участия видов цистозеры снизились, а на его нижней границе — катастрофически. Структура цистозирового фитоценоза значительно усложнилась. В его составе зарегистрированы зеленые виды водорослей (*Ulva rigida* и виды *Enteromorpha*), резко возросла роль эпифитных синузидий, при этом среди эпифитов доминировал *Ceramium virgatum*, что свидетельствует о повышении степени эвтрофирования изучаемой акватории [12].

**Таблица 4.** Изменение биомассы макрофитов и доли видов цистозеры в верхней и средней сублиторальной зоне в зависимости от экспозиции берегового абразионного склона в б. Ласпи по годам

Участок	Год	Глубина, м			
		0.5–3		5	
		Биомасса макрофитов, г·м <sup>-2</sup>	Доля цистозеры, %	Биомасса макрофитов, г·м <sup>-2</sup>	Доля цистозеры, %
Северо-западный	1983	3694.3±279.4–3462.8±226.5	93–94	2729.8±195.8	74
	1998	7018.8±637.3–4323.8±529.1	74–94	1576.7±402.0	31
	2008	3017.1±251.5–1206.6±393.5	46–72	1423.6±271.5	21
Восточный	1983	5271.1±295.9–3175.4±208.2	71–80	2557.8±162.1	73
	1998	5098.7±296.9–2811.6±435.8	57–86	2547.8±149.1	69
	2008	3180.7±609.0–1315.2±544.6	57–75	323.6±112.2	4

За 25-летний период (1983–2008 гг.) наиболее выраженные негативные изменения произошли в центральной части бухты на слабонаклоненной аккумулятивной равнине с илесто-песчаными отложениями. В 1983 г. в этой части бухты на глубине 5–10 м отмечены заросли морской травы зостеры (рис. 2). К 1998 г. ДПК с зостеровым фитocenозом сместился на большую глубину, при этом биомасса фитocenоза снизилась на порядок, а ПП – более чем вдвое (табл. 3, рис. 3). К 2008 г. этот ДПК не был зарегистрирован (рис. 4).

В 1983 г. вдоль всей бухты на глубине 5 (10)–25 м описан ДПК слабонаклоненной аккумулятивной равнины с песчаными отложениями и примесью битой ракушки с филлофоровым фитocenозом, для которого характерны высокие значения ПП и биомассы эдификатора (табл. 3, рис. 2). Показательно, что слоевища *Phyllophora crispa* на глубине свыше 20 м практически были лишены эпифитов. К 1998 г. этот ДПК сохранился лишь в восточной и юго-восточной части бухты на глубине 10–20 м. Его площадь сократилась почти в 5 раз, а ПП уменьшилось вдвое (табл. 3, рис. 3). Резкое снижение биомассы ( $p=0.006$ ) филлофорового фитocenоза сопровождалось усложнением его структуры. В его составе отмечены *Codium vermilara* (11–19%), *Ulva rigida* (5–11% общей биомассы), а среди эпифитов доминировали кораллиновые виды водорослей. К 2008 г. в бухте этот ДПК не обнаружен (рис. 4).

К 1998 г. в северо-западной и центральной части бухты на глубине 15–20 м вместо филлофорового фитocenоза сформировалось сильно деградированное разреженное сообщество макрофитов, где доминировали виды кладофоры. К 2008 г. площадь мозаично расположенных группировок водорослей с преобладанием кладофор возросла в 3 раза, а ПП снизилось вдвое по сравнению с таковым в 1998 г. (табл. 3). Этот ДПК образовался вместо ДПК с зостеровым и филлофоровым фитocenозами.

Очевидно, что обильное развитие кладофоры в центральной части бухты на глубине от 3 до 20 м является откликом экосистемы на деградацию коренных фитocenозов цистозире, зостеры и филлофоры [20]. Показательно, что вспышки развития сопутствующих и эфемероидных зеленых видов водорослей были отмечены на многих участках крымского и кавказского шельфа, считавшихся ранее условно чистыми [6, 18].

За период с 1983 по 1998 г. ДПК абразионно-аккумулятивной террасы с цистозиро-во-филлофоровым фитocenозом сменился на

ДПК с хондриево-лауренцовым фитocenозом. К 2008 г. на этом же участке сформировалось сообщество, где преобладали *Codium vermilara* и *Stilophora tenella*. Площадь участка практически была постоянной, при этом ПП уменьшилось почти в 4 раза. Биомасса вновь образовавшихся фитocenозов была соответственно в 23 раза и более чем на два порядка ниже, чем эти показатели в 1983 г. В 1998 и 2008 гг. на этом участке не была обнаружена *Cystoseira barbata*, что, вероятно, связано с изменением гранулометрического состава донных осадков [17, 30, 31].

К 2008 г. в северо-западной и юго-восточной частях бухты на небольшой площади описан ДПК слабонаклоненной аккумулятивной равнины, сложенной псаммитовыми отложениями с цистозиро-филлофоровым фитocenозом, биомасса которого не превышала  $489.7 \pm 52.6$  г·м<sup>-2</sup> (табл. 3). Формирование этого типа ДПК, возможно, связано с поступлением терригенного материала в прибрежную зону, что послужило субстратом для прикрепленных видов макрофитов, в том числе цистозире.

Перестройка и трансформация ДПК акватории б. Ласпи, вероятно, связана с комплексным воздействием, как природных факторов, так и возросшей антропогенной деятельности на побережье. В 1983 г. береговая зона бухты испытывала слабую рекреационную нагрузку. В этот период воды бухты были хорошо аэрированы от поверхности до дна, а незначительные суточные колебания кислорода отражали хорошую сбалансированность продукционно-деструкционных процессов [15]. В 1985 г., по данным автономных буйковых станций, в бухте выявлена высокая степень обновления вод акватории с водами открытого моря [1].

В конце 80-х гг. прошлого столетия в восточной части б. Ласпи построено гидротехническое сооружение, которое частично перекрыло ее вершину. В 1998 г. в вершине бухты, начиная с глубины 3 м, зарегистрированы илесто-песчаные донные отложения. Размывание галечно-го бенча, обнажение выходов коренных пород и смещение береговых наносов, вероятно, вызвано нарушением гидродинамического режима акватории бухты. Известно, что строительство гидротехнических и берегозащитных сооружений приводит к перестройке гидродинамических процессов, снижению уровня волновой динамики, затуханию вдольбереговых течений, при этом значительно уменьшается степень их включенности в систему прибрежной циркуляции, вследствие чего происходит перераспределение участков абразии и аккумуляции [32, 33].

К существенным изменениям в ДПК мягких грунтов, по мнению В.В. Преображенского с соавт. [33], приводит, в первую очередь, перестройка гидродинамического режима акватории. Так, в заливе Петра Великого отмечено значительное сокращение площадей zostеры, вызванное проведением берегозащитных мероприятий в приурезовой зоне, строительством молов, причалов и других гидротехнических сооружений [33].

За период с 1998 по 2008 г. антропогенная нагрузка на береговую зону б. Ласпи резко возросла. В это время в ее приморской зоне активно развивались пешеходный туризм и палаточная рекреация, а акватория стала интенсивно использоваться для морских экскурсий, каякинга и дайвинга. Наибольшее негативное влияние оказывает застройка берега. Так, в восточной и юго-восточной части бухты, непосредственно у уреза воды, появился новый объект стационарной рекреации – гостиничный комплекс «Бухта Мечты». При его строительстве выполнены масштабные берегоукрепительные работы, что привело к изменению конфигурации берега и подводного берегового склона. Усиление хозяйственной деятельности привело к дополнительному поступлению терригенного материала и активизации гравитационных процессов в прибрежье. Проведенный в 2007–2009 гг. гидролого-гидрохимический мониторинг бухты показал слабое вертикальное перемешивание вод акватории, преобладание нагонной циркуляции и практически отсутствие типичных для района Южного берега Крыма, летних апвеллингов [16].

Развитие рекреационной инфраструктуры вызвало возрастание объемов береговых стоков, что способствовало увеличению степени эвтрофирования водной среды. В настоящее время в бухте имеется пять выпусков сточных вод с биологической очисткой, которые вынесены от берега на расстояние 90–150 м. Их суммарный объем превышает 210 тыс. м<sup>3</sup>·год<sup>-1</sup> [34].

Большинство исследователей связывают трансформацию и деградацию ДПК на черноморском шельфе с ухудшением качества среды, снижением прозрачности воды, что в свою очередь обусловлено эвтрофикацией, а также увеличением рекреационной нагрузки и слабо регламентируемым освоением биологических ресурсов [5, 18, 20, 21]. Ряд авторов, помимо вышеперечисленных факторов, добавляют изменение климата, который приводит к изменениям температуры воды и режима циркуляции, усилению волновой активности и колебаний уровня моря [8, 9, 32]. Н.В.

Кучерук с соавт. [14] считает, что одной из причин резкого снижения прозрачности воды в Черном море в конце 80-х гг. прошлого века явилось массовое распространение гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi*. Следствием его активного развития, питающегося в основном зоопланктоном, оказалось значительное увеличение численности фитопланктона и концентрации взвешенного органического вещества в толще воды. По мнению авторов, отмирающий фитопланктон, слизь, выделяемая *Mnemiopsis leidyi*, и останки гребневиков послужили субстратом для роста численности бактериопланктона, который способствовал заилению грунтов на глубине свыше 10 м, при этом все эти компоненты представляли собой дополнительный светорассеивающий экран. В конце 90-х гг. прошлого века популяция мнемипсиса подавлена новым гребневиком-вселенцем *Beroe ovata*. Световые условия улучшились, что стало одним из факторов восстановления пояса цистозеры [14].

Одним из ведущих факторов, определяющим ход динамических процессов ДПК б. Ласпи, является волновая гидродинамика. Известно, что в Черном море за последние 25 лет среднегодовая штормовая активность возросла на 10–15% [10]. Подъем уровня моря приводит к увеличению глубин у берега и усиливает воздействие на него волнения. Эксперименты, проводимые в б. Пограничной (залив Петра Великого), показали близкую зависимость плотности популяции морских трав от степени волновой динамики акватории. Интенсивная турбулентность воды приводит к высокой подвижности верхних слоев донных отложений, и если толщина динамически активного слоя осадков превысит определенное критическое значение, то укоренившиеся растения остаются практически незакрепленными и вихревыми движениями вод постепенно извлекаются из грунта [33].

Исходя из анализа полученных результатов, можно предположить, что восстановление ландшафтной структуры б. Ласпи маловероятно, особенно при возрастающей хозяйственной деятельности в прибрежной зоне. По мнению Беспаловой [4], изучавшей влияние антропогенного воздействия на ландшафтную структуру Азовского моря, возврат ее к ранее существовавшему состоянию невозможен из-за необратимых изменений в компонентах ландшафта. В современных условиях под влиянием природно-антропогенных флуктуаций образуются новые ДПК, содержащие в себе элементы предыдущих. В пользу выдвинутого предположения можно также привести известный в

теории эволюции «Закон Долло», из которого следует, что уменьшение или полная ликвидация действующих на систему антропогенных и природных факторов не означает, что она вернется в прежнее состояние [35].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 25 лет (с 1983 по 2008 г.) в акватории б. Ласпи обнаружена существенная перестройка и деградация ДПК, что, вероятно, связано с влиянием как природных факторов, так и возросшей антропогенной деятельностью. За исследуемый период наиболее выраженные отрицательные изменения произошли в центральной части бухты на слабонаклоненной аккумулятивной равнине, сложенной илисто-песчаными и песчаными отложениями с битой ракушкой на глубине от 3 до 20 м., где ДПК с зостеровым и филлофоровым фитоценозами заменились на ДПК с разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры. В этой части бухты негативная трансформация ДПК шла по нарастающей, так как первоначально (в 1998 г.) деградация донной растительности зарегистрирована лишь на глубине свыше 15 м, где в 80-х гг. прошлого столетия был отмечен филлофоровый фитоценоз с высокими значениями биомассы эдификатора. К 2008 г. в бухте нарушено поясное простираие ДПК, которое было типично для ее акватории в 1983 г.

В целом вопрос о причинах перестройки ДПК, в том числе структурных изменениях растительной компоненты ландшафта, которые наблюдаются вдоль всего черноморского побережья, остается дискуссионным. Многие из высказанных положений требуют дальнейшей проработки и проведения дополнительных полевых исследований.

**Благодарности.** Авторы благодарят сотрудников института ИМБИ РАН им. А.О. Ковалевского лаборатории фиторесурсов отдела биотехнологий и фиторесурсов за помощь в обработке первичного материала. Е.С. Каширину благодарим за техническую помощь в оформлении рисунков.

**Источник финансирования.** Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (гос. рег. № АА-А-А-А18-118021350003-6).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ациховская Ж.М., Чекменева Н.И. Оценка динамической активности вод района бухты Ласпи (Черное море) // Экология моря. 2002. Вып. 59. С. 5–8.

2. Балконская Л.А., Шпакова Т.А. Смена растительных сообществ у юго-западного Сахалина (г. Невельск–п. Садовники) // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: ВНИРО.– 1999. С. 71–74.
3. Безруков П.Л., Лисицин А.П. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1960. Т.32. С. 3–14.
4. Беспалова Л.А. Экологическая диагностика и оценка устойчивости ландшафтной структуры Азовского моря. Ростов-н/Д: Изд-во Ростовский ун-т, 2006. 262 с.
5. Блинова Е.И., Сабурин М.Ю. Сезонная и многолетняя динамика и скорость восстановления климаксовых фитоценозов цистозеры Черного моря // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. С. 46–59.
6. Болтачев А.Р., Мильчакова Н.А. О причинах и возможных последствиях вспышки обилия зеленой водоросли кладофоры (*Cladophora sericea*) на шельфе юго-западного Крыма весной 2004 г. // Рыб. хоз-во Украины. 2004. № 5. С. 4–7.
7. Блинова Е.И., Пронина О.А., Штрик В.А. Методические рекомендации по учету запасов промысловых морских водорослей прибрежной зоны // Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. Вып. 3. С. 80–127.
8. Горячкин Ю.Н., Иванов В.А. Уровень Черного моря: прошлое, настоящее и будущее. Севастополь: МГИ НАН Украины, 2006. 210 с.
9. Горячкин Ю.Н., Иванов В.А. Изменения климата и динамика берегов Украины // Доп. НАН України. 2008. № 10. С. 118–122.
10. Дивинский Б.В., Косьян Р.Д. Тенденции в динамике волнового климата открытой части Черного моря за период с 1990 по 2014 гг. // Океанология. 2015. Т. 55. № 6. С. 928–934.
11. Игнатов Е.И., Митина Н.П., Папунов В.Г. Методика исследований донных комплексов мелководной части шельфа // Подводные гидробиологические исследования. 1982. С. 80–83.
12. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. К.: Наукова думка, 1975. 248 с.
13. Калугина-Гутник А.А. Изменение видового состава фитобентоса в бухте Ласпи за период 1964–1983 гг. // Экология моря. 1989. Вып. 31. С. 7–12.
14. Кучерук Н.В., Флинт М.В., Максимова О.В., Чикина М.В., Симакова У.В. Современная динамика бентосных сообществ северо-восточного шельфа Черного моря // Изменение природной среды России в XX веке. М.: Молнет, 2012. С. 274–287.

15. *Куфтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Бобко Н.И.* Оценка гидрохимических условий б. Ласпи – района культивирования мидий // Экология моря. 1990. Вып. 36. С. 1–6.
16. *Куфтаркова Е.А., Шуров С.В., Родионова Н.Ю.* Результаты гидролого-гидрохимического мониторинга мидийной фермы в прибрежной зоне Южного берега Крыма (бухта Ласпи) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2010. №3 (44). С. 133–136.
17. *Лысенко В.И., Шик Н.В., Лебедева С.М.* Антраксолит в породах Таврической серии (Триас-Юра) Южного берега Крыма // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. М.: Изд-во МГУ, 2016. Т. 91. С. 83–93.
18. *Максимова О.В., Лучина Н.П.* Современное состояние макрофитобентоса у побережья северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию Черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М.: Наука, 2002. С. 297–308.
19. *Мильчакова Н.А.* Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. Еремеева В.Н., Гаевской А.В. Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2003. С. 152–208.
20. *Мильчакова Н.А., Петров А.Н.* Морфофункциональный анализ многолетних изменений структуры цистозировых фитоценозов (бухта Ласпи, Черное море) // Альгология. 2003. Т. 13. № 4. С. 355–370.
21. *Мильчакова Н.А., Миронова Н.В., Рябогина В.Г.* Морские растительные ресурсы. // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Под ред. Еремеева В.Н. и др. Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2011. Гл. 4. С. 117–139.
22. *Миронова Н.В., Мильчакова Н.А.* Современное состояние и многолетняя динамика запасов макрофитов бухты Ласпи (Крым, Черное море) // IV Международная конференция «Актуальные проблемы современной альгологии». Киев: Изд-во Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, 2012. С. 192–193.
23. *Миронова Н.В., Мильчакова Н.А., Александров В.В.* Фитомасса и запасы макрофитов как показатели состояния макрофитобентоса (б. Ласпи, Черное море) // Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск, 2015. С. 412–419.
24. *Митина Н.Н.* Геоэкологические исследования ландшафтов морских мелководий. М.: Наука, 2005. 197 с.
25. *Митина Н.Н., Чуприна Е.В.* Подводные ландшафты Черного и Азовского морей: структура, гидроэкология, охрана. М.: ИВП РАН ФГУП «Типография» Россельхозакадемии, 2012. 320 с.
26. *Панкеева Т.В., Мильчакова Н.А., Миронова Н.В. и др.* Ландшафтный подход к оценке состояния макрофитобентоса в условиях конфликтного природопользования // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2014. Т. 10 (29). С. 70–79.
27. *Паунов Д.В.* Межгодовая динамика донных природных комплексов береговой зоны Черного моря на полуострове Абрау // «Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность»: Сборник трудов Второй науч. конф. молодых ученых и талантливых студентов. М.: ИВП РАН, изд-во Россельхозакадемии, 2008. С. 77–79.
28. *Паунов Д.В.* Макрофитобентос как индикатор динамики подводных ландшафтов береговой зоны моря // Вопросы современной альгологии. 2012. № 2(2). URL: <http://algology.ru/121>
29. *Петров К.М.* Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Л.: Наука, 1989. 126 с.
30. *Петухов Ю.М., Шаловенков Н.Н., Ревков Н.К., Петров А.Н.* Анализ пространственного распределения макрозообентоса в черноморской бухте Ласпи с использованием методов многомерной статистики. // Океанология. 1991. Вып. 5. С. 78–786.
31. *Петухов Ю.М., Шаловенков Н.Н., Ревков Н.К., Петров А.Н.*, 1990. Пространственное распределение макрозообентоса в черноморской бухте Ласпи. Деп.ВИНИТИ.15.11.90, N 5764-B90.
32. *Пешков В.М.* Береговая зона моря. Краснодар: Лаконт, 2003. 350 с.
33. *Преображенский Б.В., В.В. Жариков, Л.В. Дубейковский.* Основы подводного ландшафтоведения: (Управление морскими экосистемами). Владивосток: Дальнаука, 2000. 352 с.
34. Разработка практических рекомендаций по оздоровлению природной среды прибрежной зоны морей Украины. Экологическая экспертиза морской прибрежной акватории от Балаклавы до мыса Сарыч // Отчет о НИР/НАН Украины Ин-БЮМ. Рук. А.Л. Морозова, № Г.Р. 0101U000697. Инв. № 0201U001877. 2000. Т. 1. 90 с.
35. *Dollo L.* Les lois de l'évolution. New York: Arno, 1893.
36. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 2001. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
37. *Costanza R., d'Arge R., de Groot R. et al.* The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital // Nature. 1997. V. 387, P. 150–156.
38. *Phillips R.C., Milchakova N.A.* Seagrass ecosystems // Morskoi ekologichesky zhurnal. 2003. V. 2(2). P. 29–39.
39. *Short F.T., Polidoro B., Livingstone S.R. et al.* Extinction risk assessment of the world's seagrass species // Biol Conserv. 2011. V. 144(7). P. 961–971.

## Spatial-Temporal Changes of Macrophytobenthos in the Laspi Bay (Crimea, Black Sea)

© 2019 T. V. Pankeeva, N. V. Mironova

*Kovalevskii Institute for Marine Biological Research,  
Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

*e-mail: tatyapankeeva@yandex.ru,  
dr.nataliya.mironova@yandex.ru*

Received July 19, 2016

After revision March 24, 2017

For the first time, a comparative analysis of spatial-temporal changes in macrophytobenthos based on a landscape approach was performed in the Laspi Bay for the period from 1983 to 2008. Landscape maps of the Laspi Bay was created, the distribution of the bottom natural complexes with the key Black Sea phytocoenoses was shown. It was found that the plant components of the bottom natural complexes in the Laspi Bay had undergone significant restructuring and degradation during 25 years due to the impact of natural factors and anthropogenic activities in the coastal zone.

**Keywords:** landscape structure, bottom natural complexes, macrophytobenthos, phytocoenoses Laspi Bay, Black Sea